

Capítulo 4

Aplicación de modelos ecológicos para el análisis de la estructura y dinámica de los bosques Ibéricos en respuesta al cambio climático

Paloma Ruiz-Benito^{1,2}, Marta Benito-Garzón^{3,4}, Raúl García-Valdés^{2,5,6}, Lorena Gómez-Aparicio⁷, Miguel A. Zavala²

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

²Grupo de Ecología y Restauración Forestal. Departamento de Ciencias de la Vida. Edificio de Ciencias. Universidad de Alcalá. Campus Universitario, 28871 Alcalá de Henares (Madrid), Spain.

³CNRS, Centre International de Recherche sur l'Environnement et le Développement. (CIRED), 94736, Nogent-sur-Marne Cedex, France.

⁴CNRS, Laboratoire d'Ecologie, Systématique et Evolution, UMR 8079 Univ. Paris-Sud, CNRS, F-91405 Orsay Cedex, France.

⁵Department of Biogeography and Global Change. National Museum of Natural Sciences (CSIC). C/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006. Madrid, Spain.

⁶Instituto de Ciencias Ambientales - Facultad de Ciencias del Medio Ambiente. Avda. Carlos III, s/n. 45071. Toledo.

⁷Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC, PO BOX 1052. 41080. Sevilla. Spain.

palomaruibenito@gmail.com

Doi: <http://dx.doi.org/10.3926/oms.179>

Referenciar este capítulo

Ruiz-Benito, P., Benito-Garzón, M., García-Valdés, R., Gómez-Aparicio, L., & Zavala, M.A. (2013). Aplicación de modelos ecológicos para el análisis de la estructura y dinámica de los bosques Ibéricos en respuesta al cambio climático. En J.A. Blanco (Ed.). *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. (pp. 77-107). Barcelona: OmniaScience.

1. Introducción

El estudio de los factores ambientales y bióticos que determinan la distribución geográfica y la abundancia de las especies es un objetivo fundamental de la Ecología (MacArthur, 1984; Crawley, 1997). La estructura y dinámica de las comunidades presenta una serie de regularidades en el espacio y en el tiempo, en parte condicionada por factores abióticos y bióticos que determinan los mecanismos y procesos subyacentes a los patrones de distribución y abundancia (Watt, 1947; Levin, 1992). Un mayor conocimiento de los factores y mecanismos que determinan dichos patrones de distribución es esencial para comprender la posible respuesta de los bosques ante nuevos riesgos ambientales (e.g. cambio climático), así como identificar prioridades en las estrategias de gestión frente a dichos riesgos.

Los bosques cubren actualmente más del 30% de la superficie terrestre (FAO, 2010), albergan cerca de dos tercios de la diversidad mundial (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) y proporcionan múltiples servicios ecosistémicos (Gamfeldt, Snäll, Bagchi, Jonsson, Gustafsson, Kjellander, et al., 2013). Sin embargo, la estructura y dinámica de estos ecosistemas clave podrían verse particularmente alteradas por los efectos del cambio global ya que los árboles tienen una capacidad de dispersión limitada y ciclos de vida largos que dificultan adaptaciones rápidas a las variaciones ambientales (Jump & Peñuelas, 2005; Jump, Hunt & Peñuelas, 2006). Existen evidencias empíricas de que los cambios en el uso del suelo y el clima han causado importantes impactos en la estructura de los bosques a nivel mundial y se prevé que este impacto aumente a lo largo de este siglo (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Por otro lado, el cambio climático puede tener efectos positivos en el crecimiento y la productividad de especies arbóreas, tal y como se ha observado en los bosques Europeos durante la segunda mitad del siglo XX (Nabuurs, Schelhaas, Mohren & Field, 2003). Este aumento se ha atribuido en parte al efecto positivo de la fertilización de carbono y periodos vegetativos más prolongados (Ciais, Schelhaas, Zaehle, Piao, Cescatti, Liski, et al., 2008; Bellassen, Viovy, Luysaert, Le Maire, Schelhaas & Ciais, 2011). No obstante, también se han observado efectos negativos del cambio global sobre el crecimiento arbóreo, debido principalmente al estrés hídrico, el aumento de la frecuencia e intensidad de eventos climáticos extremos, y las elevadas densidades resultantes del abandono de la gestión forestal, principalmente en regiones Mediterráneas, donde la disponibilidad de agua es menor y el abandono de zonas rurales ha sido particularmente intenso (Ciais, Reichstein, Viovy, Granier, Ogee, Allard et al., 2005; Vayreda, Martínez-Vilalta, Gracia & Retana, 2012b). Otro ejemplo de los efectos negativos del cambio climático en los bosques Mediterráneos es el incremento de la defoliación y el riesgo de mortalidad arbórea observado durante las últimas décadas (Allen, Macalady, Chenchouni, Bachelet, McDowell, Vennetier et al., 2010; Carnicer, Coll, Ninyerola, Pons, Sánchez & Peñuelas, 2011). Dichos cambios podrían afectar a las tasas demográficas básicas de las especies y a sus patrones de distribución (Purves, 2009), si bien el conocimiento de la relación demografía-distribución en un escenario de cambio climático es aún muy escaso (Doak & Morris, 2010).

Los bosques Ibéricos se desarrollan en un contexto abiótico heterogéneo gracias a la amplitud de los gradientes climáticos (desde el clima continental Mediterráneo hasta el templado

Atlántico), altitudinales (hasta 3500 m sobre el nivel del mar) y edáficos (zona silíceo y calcáreo) existentes en la Península Ibérica (Costa, Morla & Sáinz, 1997). Además, el relativo aislamiento de la Península determinado por su situación geográfica (Pirineos en el norte y el estrecho de Gibraltar al sur) y el hecho de que fuera un refugio climático durante la última glaciación (Carrión, Munuera, Navarro & Sáez, 2000; Carrión, Errikarta, Walker, Legaz, Chaín & López, 2003) ha favorecido una elevada heterogeneidad florística y un alto número de endemismos (Galán, Gamara & García, 1998). Todos los factores anteriores han contribuido a que la Península Ibérica sea una de las zonas de mayor riqueza de especies a nivel mundial (Myers, Mittermeier, da Fonseca & Kent, 2000), albergando aproximadamente 7.900 especies de flora y más de 80 especies arbóreas (Ruiz de la Torre, 1990).

Los patrones actuales de distribución de las especies arbóreas en la Península Ibérica están fuertemente determinados por factores abióticos como la temperatura media y la precipitación de verano, o el pH del suelo y la disponibilidad de agua (i.e. relación entre evaporación y precipitación; Figura 1). A escalas regionales o locales, factores como la interacción entre especies (e.g. competencia o facilitación, dispersión zoócora) o el papel de las perturbaciones (e.g. fuego, pastoreo) tienen un papel fundamental dirigiendo la dinámica y composición de las comunidades vegetales (Valladares, Camarero, Pulido & Gil-Peregrin, 2004; Zavala, 2004a).

La extensión y estructura de los bosques en la Península Ibérica han estado altamente influenciadas por la acción del ser humano durante milenios (Valbuena-Carabaña, de Heredia, Fuentes-Utrilla, González-Doncel & Gil, 2010). A finales del siglo XIX la Península presentaba un alto grado de deforestación y de degradación de su cubierta vegetal, debido a la conversión histórica de bosques en tierras para agricultura y pastoreo, así como a la extracción de madera para la industria naval, la revolución industrial y los procesos de desamortización que supusieron la privatización y explotación de grandes extensiones de monte (Bauer, 1980). Debido a este elevado nivel de deforestación se llevó a cabo el Plan de Repoblación de 1940 que supuso la repoblación de unos 3,5 millones de hectáreas (Ortuño, 1990; Montero, 1997). Actualmente, España es el cuarto país Europeo con mayor superficie forestal y el decimotercer país en extensión de repoblaciones a nivel mundial, habiendo aumentado la superficie forestal aproximadamente en 5 millones de hectáreas entre 1990 y 2010 (FAO, 2006; FAO, 2010). El aumento de la superficie arbolada en España se debe principalmente al abandono de la actividad agraria, junto con la forestación de tierras agrícolas y a la sucesión natural de las masas forestales (MMA, 1999). Actualmente, los bosques suponen aproximadamente el 33% de la superficie española, unos 16,5 millones de ha (considerando por bosques las zonas forestales arboladas con una fracción de cabida cubierta superior al 20%, según datos del tercer Inventario Forestal Nacional). La mayor parte de las zonas forestales de la Península Ibérica están en áreas montañosas (Ruiz de la Torre, 1990), y aproximadamente el 50% de los bosques son de titularidad privada (AEF, 2010).

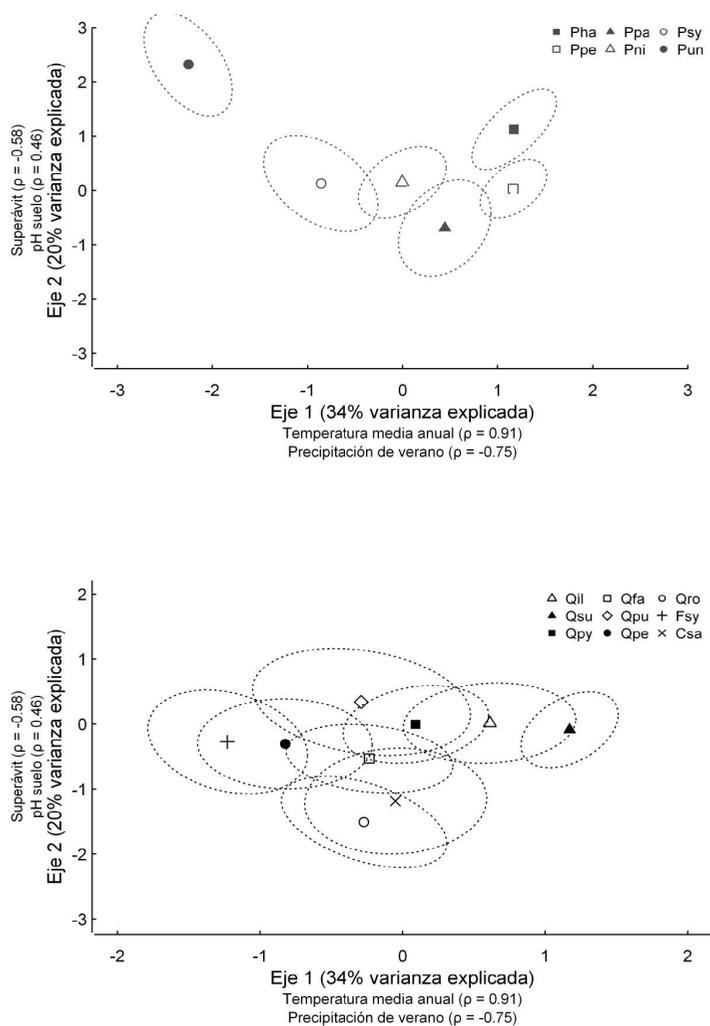


Figura 1. Distribución de las 15 especies más abundantes de la Península Ibérica (Tercer Inventario Forestal Nacional) para los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónico (se muestra el centroide de abundancia y las elipses están basadas en la desviación estándar con un intervalo de confianza del 95%). Las especies incluyen: (a) especies de coníferas: *Pinus halepensis* (Pha), *P. pinea* (Ppe), *P. pinaster* (Ppa), *P. nigra* (Pni), *P. sylvestris* (Psy) y *P. uncinata*; y (b) especies de frondosas: *Quercus ilex* (Qil), *Q. suber* (Qsu), *Q. pyrenaica* (Qpy), *Q. faginea* (Qfa), *Q. pubescens* (Qpu), *Q. petraea* (Qpe), *Q. robur* (Qro), *Fagus sylvatica* (Fsy) y *Castanea sativa* (Csa). Las variables con mayores correlaciones de Spearman se muestran en los ejes del CCA, en el primer eje se muestra la temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$) y precipitación de verano (mm), y en el segundo eje el pH del suelo (básico, neutro o ácido) y superávit (mm, calculado como la suma de la diferencia anual entre precipitación y evapotranspiración considerando todos los meses en los que esta diferencia fue positiva), (ver Ruiz-Benito, 2013)

En la actualidad, e cambio climático es considerado una de las principales amenazas para los bosques Ibéricos (MMA, 2008; Serrada, Aroca, Roig, Bravo & Gómez, 2011). El cambio climático

en la Península Ibérica está causando un incremento de las temperaturas ligado a un probable descenso de las precipitaciones, así como un aumento de la frecuencia e intensidad de eventos climáticos extremos (Christensen, Hewitson, Busuioc, Chen, Gao, Held et al., 2007; Lindner, Maroschek, Netherer, Kremer, Barbatí, García-Gonzalo et al., 2010). La aridificación del clima de la Península supondría un incremento general del estrés hídrico para las especies forestales, lo cual podría tener serios impactos negativos sobre algunas especies en un sistema ya de por sí limitado por la sequía estival y con alto riesgo de erosión y desertificación (Schröter, Cramer, Leemans, Prentice, Araujo, Arnell et al., 2005; WWF, 2012). Así, algunos estudios recientes sugieren que el cambio climático podría provocar cambios en la distribución (Sanz-Elorza, Dana, González & Sobrino, 2003; Peñuelas, Ogaya, Boada & Jump, 2007; Urli, Delzon, Eyermann, Couallier, García-Valdés, Zavala et al., 2013) y en la fenología de las especies (Peñuelas & Filella, 2001; Peñuelas, Rutishauser & Filella, 2009; Serrada et al., 2011), todo lo cual podría conllevar una notable reducción en los rangos de distribución potencial de la mayoría de las especies Ibéricas (Benito-Garzón, Sánchez de Dios & Ollero, 2008a). Sin embargo, otros marcos de modelización que miden procesos demográficos han observado que muchas especies forestales no están en equilibrio climático y que de hecho sus distribuciones reales están en proceso de expansión. Esta inercia expansiva, no obstante, podría verse truncada por el cambio global (García-Valdés, Zavala, Araujo & Purves, 2013), incluyendo éste tanto efectos de cambio climático como de pérdida de hábitat.

2. Estudio de patrones y procesos mediante análisis de inventarios forestales: del rodal a la región

El estudio de patrones y procesos en bosques supone un importante desafío ya que se trata de sistemas complejos compuestos por especies de gran tamaño y longevidad, lo que dificulta la realización de estudios experimentales. Además, el uso de enfoques experimentales clásicos es particularmente difícil cuando se pretenden realizar estudios a escalas espaciales amplias. Complementariamente al uso de experimentos para analizar patrones y procesos ecosistémicos en bosques se pueden aplicar modelos calibrados con datos observaciones disponibles a escalas espaciales amplias (e.g. Inventarios Forestales Nacionales). Existen diferentes tipos de modelos que pueden utilizarse dependiendo del objetivo del estudio (e.g. teórico o aplicado, mecanístico o fenomenológico) y el tipo de variable respuesta (Bolker, 2008; Tabla 1). Los detalles técnicos de los modelos consideran el conjunto de métodos usados, incluyendo decisiones sobre cómo representar los individuos, el tiempo y el espacio. La aplicación de diferentes técnicas estadísticas y modelos hacen que se asuman una serie de supuestos estadísticos en función del tipo de técnica y parametrización realizada.

La disponibilidad de datos observacionales es fundamental a la hora de parametrizar modelos estadísticos que analicen variaciones en procesos y servicios ecosistémicos forestales a lo largo de gradientes abióticos y bióticos (Sagarin & Pauchard, 2009). En este sentido, los Inventarios Forestales Nacionales (IFN) constituyen una fuente de datos extremadamente valiosa, pues presentan un sólido diseño estadístico y proporcionan un gran número de muestras, asegurando una amplia representatividad de los procesos observados. Además, los IFN normalmente tienen parcelas localizadas geográficamente, lo que permite su unión con información climática,

topográfica, edáfica y cualquier otro tipo de información disponible espacialmente. Inicialmente los IFN estaban enfocados a conocer las existencias de madera y superficie forestal, pero actualmente cuentan con información adicional como la diversidad de especies y estructura del rodal (Chirici, Winter & McRoberts, 2011). Por ello, los IFN pueden ser utilizados para cuantificar y comprender procesos y servicios ecosistémicos claves en bosques Ibéricos, como la distribución de sumideros de carbono (Vayreda, Gracia, Canadell & Retana, 2012a; Vayreda et al., 2012b) y procesos regionales asociados al uso de madera (Ojea, Ruiz-Benito, Markanda & Zavala, 2012), factores que influyen en procesos demográficos (Plieninger, Rolo & Moreno, 2010; Gómez-Aparicio, García-Valdés, Ruiz-Benito & Zavala, 2011; Ruiz-Benito, Gómez-Aparicio & Zavala, 2012) o el efecto de la biodiversidad en la productividad forestal (Vilà, Vayreda, Comas, Ibáñez, Mata & Obón, 2007; Vilà, Carrillo-Gavilán, Vayreda, Bugmann, Fridman, Grodzki et al., 2013).

Alcance y enfoque		
Teórico	Aplicado	Los modelos teóricos son en numerosas ocasiones matemáticamente difíciles y ecológicamente sobre-simplificados. Los modelos aplicados normalmente son matemáticamente más sencillos, pero tienden a capturar mejor la complejidad ecológica, necesaria para hacer predicciones detalladas
Descriptivo	Predictivo	Depende del objetivo de la técnica utilizada, es decir, usar para describir la relación entre dos o más variables o para predecir un determinado valor de la variable respuesta bajo unas condiciones determinadas
Matemático	Estadístico	Los modelos matemáticos normalmente usan modelos determinísticos que tratan de modelizar procesos, mientras que las técnicas estadísticas se centran más en modelos estáticos y estocásticos que tratan el ruido y la incertidumbre cuidadosamente
Mecanicístico (proceso)	Fenomenológico (patrón)	Los modelos fenomenológicos se centran en patrones observados, usando funciones y distribuciones para modelizar los patrones. Los modelos mecanicísticos (o de proceso) se centran en los procesos subyacentes, usando funciones y distribuciones que se basan en lo esperado bajo un marco teórico
Detalles técnicos		
Analítico	Computacional	Los modelos analíticos están compuestos de ecuaciones que se resuelven mediante álgebra y cálculo. Los modelos computacionales consisten en programas que calculan una serie de valores de los parámetros para proyectar su comportamiento
Dinámico	Estático	En los modelos dinámicos el valor de la variable respuesta en un momento determinado del tiempo retroalimenta para afectar a las variables respuesta en el futuro. La mayor parte de los modelos estadísticos son estáticos, es decir, la relación entre las variables explicativas y la respuesta es fija a lo largo del tiempo
Determinístico	Estocástico	Los modelos determinísticos representan la media de la predicción de la variable respuesta, el comportamiento esperado de un sistema sin considerar variaciones al azar. Los modelos estocásticos incorporan el ruido o un grado de azar dentro de los procesos modelizados.

Tabla 1. Dicotomías comunes de modelos usados en Ecología en función del alcance y enfoque del modelo y de los detalles técnicos (Bolker, 2008)

2.1. Técnicas estadísticas para la formulación y selección de modelos

La inferencia estadística recoge diferentes enfoques, siendo las técnicas de máxima verosimilitud y estadística Bayesiana una alternativa a los métodos frecuentistas tradicionales (i.e. basados en una distribución de probabilidad). Las diferencias entre ambas técnicas engloban desde el modo en que se estiman los parámetros y se construyen los modelos hasta la formulación y comparación de hipótesis (Ellinson, 2004). En estadística frecuentista tradicional generalmente se asumen distribuciones de errores normales y datos sin ningún tipo de autocorrelación o dependencia temporal o espacial, mientras que en inferencia estadística de máxima verosimilitud y estadística Bayesiana se pueden determinar distribuciones de errores específicas y tratar la autocorrelación espacial (Gelman, Carlin, Stern & Rubin, 2004). Además, en la inferencia estadística frecuentista las formas funcionales de la variable respuesta generalmente se basan en criterios estadísticos, mientras que bajo un enfoque de máxima verosimilitud y estadística Bayesiana las relaciones funcionales son construidas explícitamente para representar procesos biológicos de muy distintas formas (frecuentemente no lineales, e.g. Hobbs & Hilborn, 2006). Finalmente, la estadística frecuentista se basa en la comparación única de una hipótesis alternativa con la hipótesis nula (Quinn & Keough, 2002; Johnson & Omland, 2004). Por el contrario, los métodos basados en máxima verosimilitud y estadística Bayesiana permiten evaluar múltiples hipótesis plausibles representadas como modelos basándose en la fuerza de la evidencia en los datos usados (Hilborn & Mangel, 1997; Burnham & Anderson, 2002; Stephens, Buskirk, Hayward & Martínez Del Rio, 2005).

El proceso de formulación y selección entre modelos candidatos conlleva varias etapas (ver Figura 2; Burnham & Anderson, 2002; Johnson & Omland, 2004; Stephens et al., 2005; Bolker, 2008). En primer lugar, se debe formular el problema, determinando los objetivos e hipótesis de partida. El segundo paso es transformar estas ideas en un modelo conceptual, donde se determinen las relaciones entre las variables basándose en la pregunta biológica a la que se pretende responder. En tercer lugar, se debe transformar el modelo conceptual en un modelo estadístico, considerando las restricciones impuestas por los datos (e.g. tipo de variable respuesta, tipo de variables independientes o existencia de dependencia en los datos). Finalmente, se pasa a la formulación, comparación y selección de modelos candidatos y plausibles basados en las hipótesis establecidas *a priori*. La selección de modelos puede realizarse usando diferentes métodos que incluyen desde métodos secuenciales de eliminación o introducción de variables hasta validaciones cruzadas de modelos o métodos basados en criterios de información sobre la parsimonia del modelo (Crawley, 2007). Criterios de Información como el criterio de Akaike Information Criterion, AIC (Burnham & Anderson, 2002) evalúan la bondad de ajuste del modelo considerando su grado de ajuste a los datos y su complejidad (número de parámetros). Otros criterios de información como el Bayesiano (Bayesian Information Criterion, BIC) tienen en cuenta el tamaño muestral a la hora de penalizar el modelo, siendo más conservadores que el AIC (Burnham & Anderson, 2002).

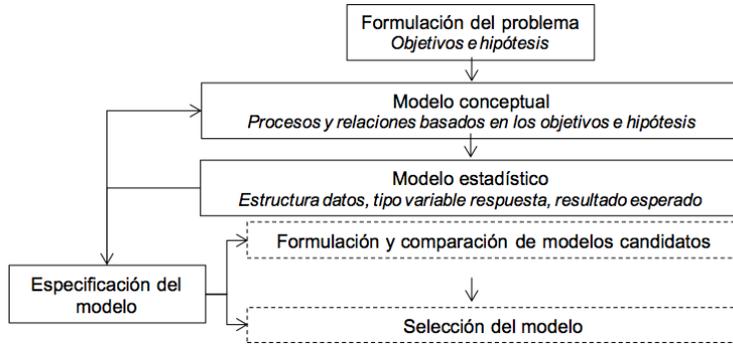


Figura 2. Pasos a seguir desde el planteamiento del problema ecológico a resolver hasta la selección del mejor modelo (Burnham & Anderson, 2002; Johnson & Omland, 2004; Stephens et al., 2005; Bolker, 2008)

Las técnicas de regresión estándar pueden ser elegidas por diferentes razones como la rapidez computacional y la estabilidad o el uso de definiciones estándar (Bolker, 2008). El uso de modelos estáticos y fenomenológicos incluyen diferentes aproximaciones estadísticas y su aplicación depende tanto de los detalles del modelo como del objetivo del estudio, tipo de variable respuesta o diseño del muestreo (Figura 3). Los “modelos lineales generales” tienen asunciones como la normalidad, varianza constante o independencia de los datos, pero ante el incumplimiento de estas asunciones se pueden aplicar otras técnicas como “modelos lineales generalizados” (para estructuras de errores no normales), “modelos mixtos” (cuando existe algún tipo de variable “al azar” que puede afectar a nuestra variable respuesta) o “modelos aditivos generalizados” (modelos no paramétricos cuando la distribución de la variable respuesta no es normal) (Figura 3). Otros modelos no lineales incluyen técnicas de aprendizaje automático de datos (e.g. Redes Neuronales, Random Forest, Maxent) y otras técnicas que permiten que el modelo sea construido explícitamente usando aproximaciones estadísticas de máxima verosimilitud o estadística Bayesiana, estudiando el proceso de interés mediante parámetros representativos del mismo (Burnham & Anderson, 2002; Bolker, 2008).

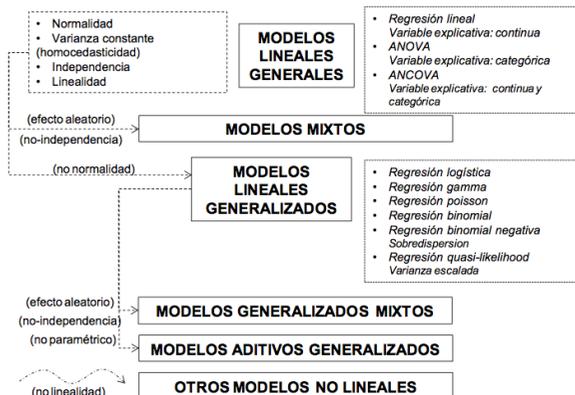


Figura 3. Técnicas estadísticas más utilizadas en Ecología (negrita), tipos de modelos para cada técnica (cursiva) y asunciones estadísticas que se deben considerar en cada técnica estadística (Bolker, 2008)

2.2. Ejemplos específicos de aplicación de modelos para analizar patrones y procesos en bosques Ibéricos

Dentro de la clasificación de modelos en función del alcance y enfoque del mismo (Tabla 1) se pueden distinguir los modelos fenomenológicos o correlacionales (que describen patrones) o modelos mecanicísticos o que simulan determinados procesos ecológicos (i.e. considerando los procesos subyacentes que dan lugar a un determinado patrón, ver Zavala, 2004b; Díaz-Sierra, Zavala & Rietkerk, 2010). Los modelos correlacionales (i.e. “*top-down*”) no incorporan mecanismos causales y se utilizan tanto para describir un determinado patrón de distribución de especies como para describir un determinado mecanismo o proceso (e.g. una fase demográfica). Por otra parte, los modelos basados en procesos (i.e. “*bottom-up*”) se conocen como modelos que analizan niveles de organización menores infiriendo sus efectos sobre la estructura y dinámica del bosque (Landsberg, 1986; Zavala, 2004a). Los modelos basados en procesos permiten por tanto corroborar ciertas hipótesis y trasladar los resultados a nivel de comunidad como por ejemplo considerar los procesos fisiológicos para describir el estado de la planta completa o analizar los cambios en los ciclos biogeoquímicos e hidrológicos para inferir cambios en la comunidad (e.g. Modelos de la Dinámica Global de la Vegetación, Cramer, Bondeau, Woodward, Prentice, Betts, Brovkin et al., 2001). Otros modelos de proceso consideran espacialmente cómo los procesos demográficos inducen cambios a nivel de rodal como los modelos basados en individuos, modelos espaciales de rodal o modelos analíticos (e.g. SORTIE, Pacala, Canham & Silander, 1993; Zavala & Zea, 2004; Zavala, Angulo, de la Parra & López-Marcos, 2007).

En este apartado presentamos modelos utilizados dentro de las categorías de modelos correlacionales (Ficha 1) y modelos basados en procesos (Ficha 2). Dentro de los modelos correlacionales incluimos modelos clásicos de distribución de especies y modelos estadísticos fenomenológicos para la parametrización de patrones demográficos (Figura 4). Dentro de los modelos de procesos incluimos modelos pseudo-dinámicos y dinámicos que consideran cómo los procesos demográficos determinan la presencia/ausencia o abundancia de especies. Los ejemplos mostrados se centran en: (i) modificaciones de los modelos clásicos de distribución de especies considerando cómo se ven modificadas por procesos de crecimiento y mortalidad (Ficha 2.A.), modelos de metapoblaciones (Ficha 2.B.) y modelos de simulación basados en individuos (Ficha 2.C). Para cada Ficha se muestran los detalles técnicos del modelo (parametrización y calibración), la variable respuesta y variables independientes usadas para el ajuste del modelo, e información obtenida tras la aplicación del modelo en los bosques Ibéricos.

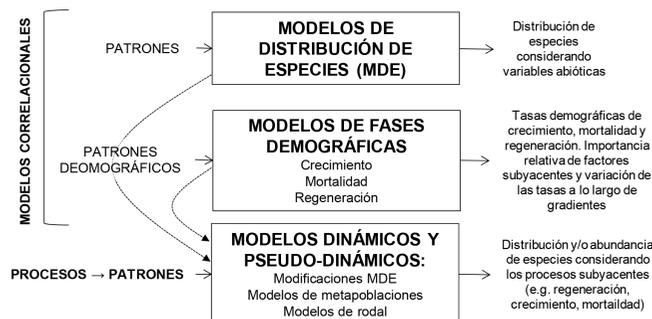


Figura 4. Ejemplos de aplicaciones de modelos usados para estudiar patrones y/o procesos en bosques Ibéricos, tipo de modelo y tipo de variable respuesta obtenida

Ficha 1: Modelos correlacionales

1.A. Modelos de Distribución de Especies (MDE)

- Detalles técnicos del modelo.** Los modelos de distribución se basan en correlaciones lineales o no lineales de la presencia/ausencia o abundancia de las especies en función de las condiciones abióticas (ver MDE clásico conceptual en Figura 5). Existen modificaciones de los MDE clásicos de forma que la presencia de las especies no se incluya inicialmente como variable respuesta, sino que se pueden usar otras variables con significado biológico como la abundancia, la variabilidad fenotípica o la demografía. De esta forma, los modelos son capaces de reproducir otros patrones que no se basan únicamente en presencia/ausencia, produciendo unos resultados más realistas que los MDE clásicos.

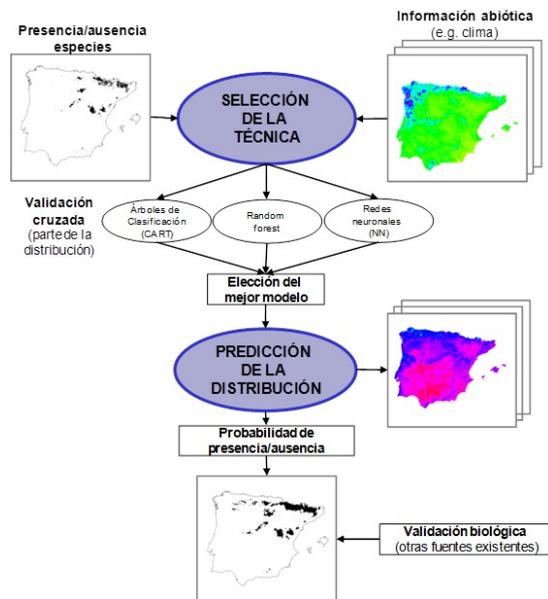


Figura 5. Diagrama clásico conceptual de modelización de la distribución de las especies adaptado para la Península Ibérica basado en técnicas de aprendizaje automático (Benito-Garzón, Blazek, Neteler, Sánchez de Dios, Ollero & Furlanello, 2006)

- Variable respuesta/objeto de estudio.** En los MDE clásicos la variable respuesta es la presencia/ausencia o abundancia de una especie o una población en un determinado lugar.
- Variables independientes/datos de entrada.** Tradicionalmente variables climáticas y topográficas. Sin embargo, se puede incluir otra información abiótica (e.g. variables edáficas), biótica (e.g. estructura de la parcela, variabilidad fenotípica, adaptación local, competencia o demografía) o antrópica (e.g. frecuencia o

intensidad de incendios). Gracias a la correlación a gran escala de las distribuciones de las especies con el clima, los MDE pueden ser usados para estimar el área que ocuparon las especies en el pasado o la idoneidad de hábitat que las especies pueden encontrar en el futuro. Para ello, las variables de entrada deben incluir escenarios climáticos del pasado o del futuro respectivamente.

- Información obtenida para la Península Ibérica:** Para la Península Ibérica se han aplicado diversos MDE cambiando los datos de entrada y el po de variable respuesta. Por un lado, los MDE aplicados al clima pasado han ayudado a la delimitación de las áreas de distribución de las especies forestales en el pasado, especialmente durante el último máximo glacial y la recuperación posterior durante el Holoceno medio (Benito-Garzón, Sánchez de Dios & Ollero, 2007; Benito-Garzón et al., 2008b). Por otro lado, los MDE clásicos combinados con escenarios de cambio climático para el futuro dan una visión pesimista sobre el futuro de los bosques en la Península Ibérica (Figura 6) (Benito-Garzón et al., 2008a), donde la idoneidad en el área de distribución de bosques tiende generalmente a disminuir con el cambio climático. Sin embargo, hemos observado que incluir la variabilidad fenotípica y la adaptación local de las especies puede modificar significativamente su rango de distribución (e.g. *P. pinaster* y *P. sylvestris*, Benito-Garzón, Alía, Robson & Zavala, 2011).

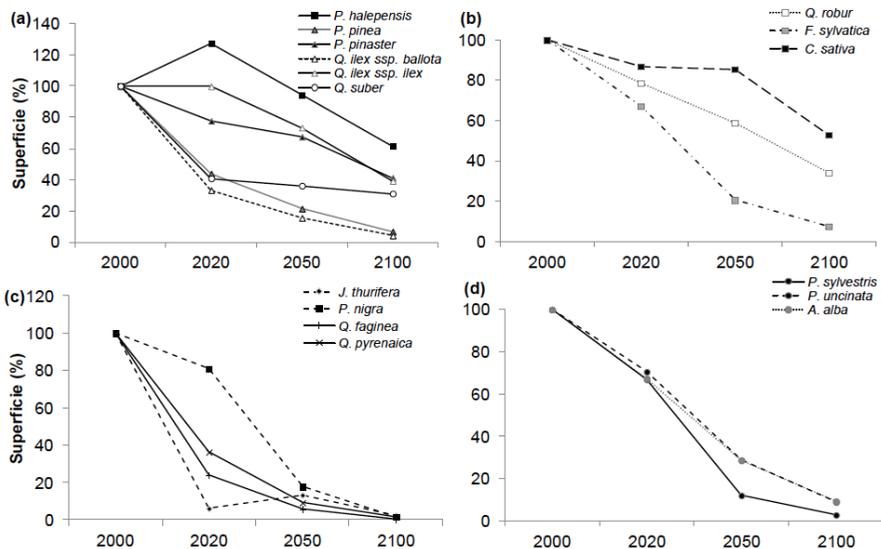


Figura 6. Variación para el periodo 2000-2100 en el porcentaje de la superficie ocupada por las principales especies arbóreas de la Península Ibérica: (a) especies Mediterráneas, (b) especies sub-Mediterráneas, (c) especies de montaña y (d) especies con distribución Europea. Datos obtenidos de modelos de distribución de especies según Benito-Garzón et al. (2008a)

Ficha 1: Modelos correlacionales

1.B. Modelos de fases demográficas específicas

- **Detalles técnicos del modelo.** Los modelos estáticos fenomenológicos basados en procesos demográficos (e.g. crecimiento, mortalidad) pueden ser realizados a nivel de individuo (Gómez-Aparicio et al., 2011; Ruiz-Benito, Lines, Gómez-Aparicio, Zavala & Coomes, 2013), aunque la parametrización a nivel de rodal también es ampliamente usada (e.g. Ruiz-Benito et al., 2012; Vayreda et al., 2012b). Se pueden usar diferentes técnicas de parametrización de modelos, incluyendo desde aproximaciones frecuentistas hasta aproximaciones de máxima verosimilitud o estadística Bayesiana (ver Figura 7). Igualmente se pueden usar diferentes técnicas estadísticas, desde regresiones lineales o modelos lineales generalizados hasta aproximaciones no lineales donde los parámetros son informativos del proceso biológico (Figura 3).

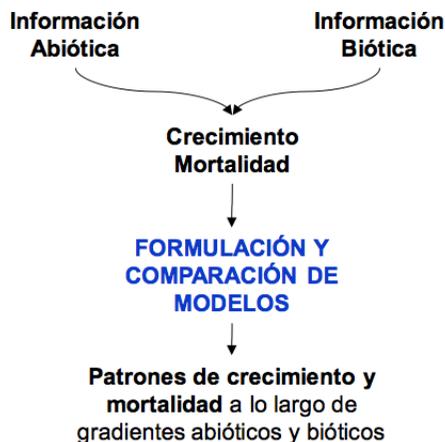


Figura 7. Proceso conceptual de los datos de entrada, formulación y comparación de modelos para la parametrización de procesos demográficos como el crecimiento y la mortalidad

- **Variable respuesta/objeto de estudio.** Procesos demográficos de crecimiento, mortalidad, regeneración o cambios en abundancia de especies.
- **Variables independientes/datos de entrada.** Introducción de variables que afectan a la variable respuesta (e.g. crecimiento o mortalidad). Estas variables incluyen desde variables abióticas (clima, topografía o variables edáficas) hasta variables bióticas relacionadas con el tamaño del árbol, competencia simétrica o asimétrica (e.g. área basal total o área basal de individuos más grandes), o competencia intra-específica (e.g. área basal de la misma especie).
- **Información obtenida para la Península Ibérica.** En la Península Ibérica se ha observado consistentemente que la estructura del rodal es relativamente más importante que el clima determinando procesos de regeneración (Olano,

Laskurain, Escudero & De La Cruz., 2009; Ruiz-Benito et al., 2012), crecimiento (Gómez-Aparicio et al., 2011) y mortalidad (Carnicer et al., 2011; Ruiz-Benito, 2013). La densidad del rodal condiciona la disponibilidad de los recursos hídricos necesarios para las plantas, siendo en bosques Mediterráneos el recurso más limitante para el crecimiento. Entre los factores climáticos, se ha encontrado que la temperatura juega de manera general un papel más importante que la precipitación como condicionante de las tasas demográficas de especies arbóreas (ver Figura 8, Gómez-Aparicio et al., 2011; Ruiz-Benito et al., 2013). Este resultado puede deberse a que el estrés inducido por altas temperaturas es particularmente importante en bosques Mediterráneos (van Mantgem & Stephenson, 2007; Carnicer et al., 2011). Además, es necesario destacar la existencia de importantes interacciones entre los efectos del clima y de la estructura del rodal (Gómez-Aparicio et al., 2011; Ruiz-Benito et al., 2013). Por ejemplo, las tasas de mortalidad serían especialmente altas en bosques sometidos a elevadas temperaturas y altos niveles de competencia, probablemente causado por los efectos combinados de una menor disponibilidad de agua por alta competencia entre vecinos y a una elevada demanda hídrica por altas evapotranspiraciones (Valladares & Pearcy, 2002; Linares, Camarero & Carreira, 2009). Los resultados de los trabajos realizados para la Península Ibérica sugieren que los bosques de alta densidad serían especialmente susceptibles a sufrir colapsos demográficos, independientemente de su composición específica. Todas las especies verían incrementada su mortalidad a altos niveles de competencia, ya sea directamente (como las coníferas) o indirectamente a través de su interacción con el clima (como las planifolias) (Ruiz-Benito et al., 2013).

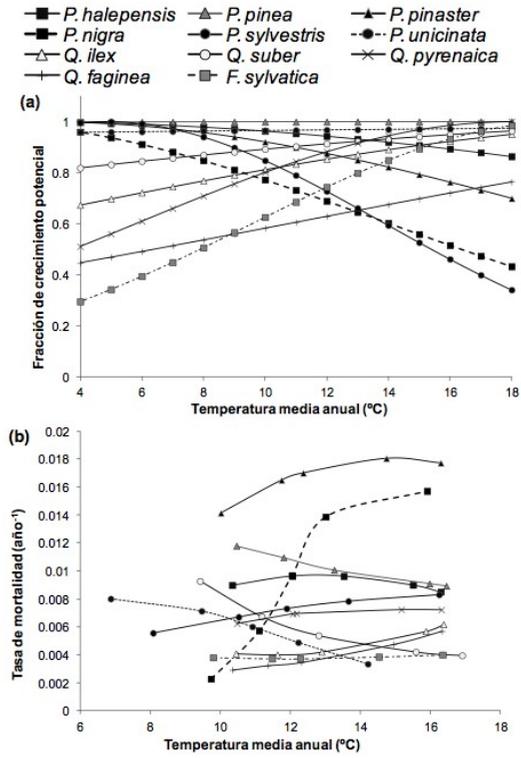


Figura 8. Efecto predicho de la temperatura media anual en (a) la fracción de crecimiento potencial y (b) en la tasa de mortalidad para las especies más abundantes de la Península Ibérica. Figura basada en Gómez-Aparicio et al. (2011) y Ruiz-Benito et al. (2013).

Ficha 2: Modelos de procesos dinámicos y pseudo-dinámicos

2.A. Modelos de Distribución de Especies (MDE) incluyendo mortalidad y crecimiento

- **Detalles técnicos del modelo.** Los detalles técnicos y el marco conceptual es el mismo que los MDE clásicos (ver Figura 5). Estos modelos permiten la obtención de resultados más realistas de la idoneidad de hábitat de las especies respecto a los modelos de distribución de especies clásicos al no estar basados en datos binarios de distribución de las especies (presencia/ausencia) sino constreñidos por tasas demográficas (crecimiento, mortalidad) estimadas con datos observacionales (e.g. Inventario Forestal Nacional).
- **Variable respuesta/objeto de estudio.** Además de las mismas variables que en los MDE clásicos, deben incluirse tasas demográficas como el crecimiento, el reclutamiento o la mortalidad.
- **Variable Independiente/datos de entrada.** Información abiótica y biótica similar a la usada en los MDE clásicos.
- **Información obtenida para la Península Ibérica.** Hemos obtenido que las diferencias inter-específicas en crecimiento y la mortalidad dirigen los patrones de distribución de las especies (Benito-Garzón, Ruiz-Benito & Zavala, 2013). Además, bajo un escenario de cambio climático observamos que la tendencia más probable sería hacia un incremento del crecimiento que podría verse contrarrestado por un incremento de la mortalidad. Los modelos de nicho parametrizados con crecimiento y mortalidad presentan importantes diferencias en los rangos de distribución de especies respecto a los modelos tradicionales de nicho (parametrizados únicamente con clima y presencia-ausencia de especies, ver ejemplo Figura 9). Nuestros modelos revelan dos tendencias claras y opuestas de los efectos de la demografía en la distribución de especies. Así, las especies que tienen el límite sur de su rango de distribución en la Península (e.g. *Abies alba*, *Fagus sylvatica* y *Quercus robur*) tenderían a ver reducido su rango de distribución, particularmente bajo cambio climático, presumiblemente debido a aumentos en la mortalidad. Por otra parte, especies con carácter Mediterráneo (*Pinus pinea* y *Pinus nigra*) podrían sufrir alguna expansión en su distribución en el norte de la Península Ibérica, presumiblemente debido a un aumento del crecimiento bajo el cambio climático. En conjunto, los modelos realizados para la Península Ibérica ponen de manifiesto que el límite sur de distribución de las especies forestales está fuertemente constreñido por la mortalidad, y que en el futuro variaciones en las tasas de mortalidad pueden condicionar la distribución de las especies.

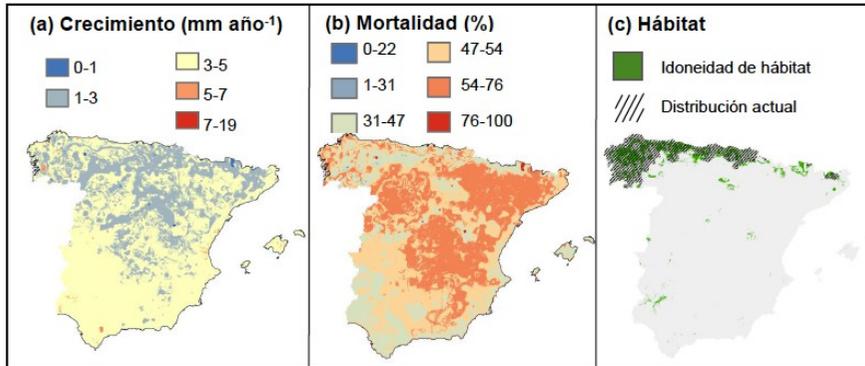


Figura 9. Ejemplo de simulaciones para *Quercus robur* de (a) el crecimiento (mm año^{-1}), (b) la mortalidad (porcentaje de árboles muertos), (c) la idoneidad de hábitat (que combina los modelos de crecimiento y la mortalidad por maximización del True Skill Statistics), y la distribución actual de especies (Euforgen, http://www.euforgen.org/distribution_maps.html). Figura basada en Benito-Garzón et al. (2013)

Ficha 2: Modelos de procesos dinámicos y pseudo-dinámicos

2.B. Modelos de metapoblaciones

- Detalles técnicos del modelo.** Existen muchas variantes de los modelos de metapoblaciones. Estos pueden ser deterministas o estocásticos, utilizar un tamaño de tesela fjo o variable, etc. Los Modelos Estocásticos de Metapoblaciones ("*Stochastic Patch Occupancy Models*", SPOM) son un tipo específico de modelo de metapoblaciones que incluye la estocasticidad en las predicciones (el porcentaje al azar del proceso), incluyendo por tanto la incertidumbre asociada a un determinado proceso. Este tipo de modelos permite analizar las variaciones en la ocupación de las parcelas en un determinado Inventario, siendo un modelo espacialmente explícito parametrizado con datos de presencia ausencia (ver Figura 10). Así por ejemplo, Purves, Zavala, Ogle, Prieto y Benayas (2007) y Montoya, Zavala, Rodríguez y Purves (2008) usaron datos provenientes de un único inventario forestal (Villaescusa & Díaz, 1998) y ajustaron el modelo asumiendo que el sistema había alcanzado un estado de pseudoequilibrio (equilibrio entre colonizaciones y extinciones locales). Modificaciones a este modelo han considerado cambios en la ocupación de las parcelas entre el segundo y tercer Inventario Forestal Nacional (Villanueva, 2004) para estimar los ratios de colonización y extinción local de cada especie en función de variables climáticas y la distancia entre teselas (García-Valdés et al., 2013). En García-Valdés, Gotelli, Zavala, Purves y Araújo (En Revisión) se incluyeron las interacciones entre especies como variable independiente para estudiar cómo

afecta a la extinción y la colonización local.

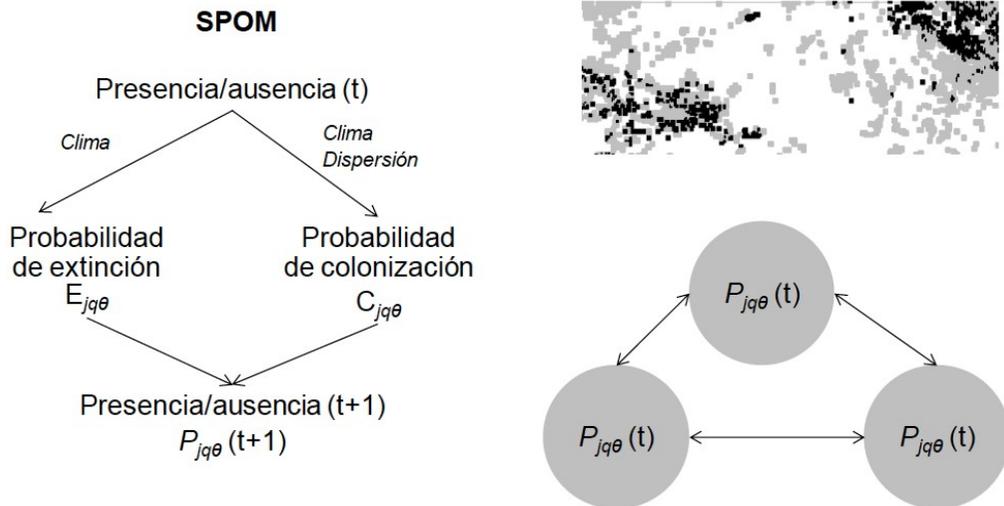


Figura 10. Representación conceptual del flujo de información en un modelo de metapoblaciones SPOM (“Stochastic Patch Occupancy Models”) para obtener la probabilidad de ocupación en las parcelas a lo largo del tiempo usando las probabilidades de extinción y colonización. Figura basa en Purves et al. (2007)

- Variable respuesta/objeto de estudio.** Estructura espacial de las poblaciones de una especie. Puede ser solamente la localización de las distintas poblaciones o incluir también el tamaño de las teselas de hábitat que estas ocupan, las teselas que podrían ser potencialmente colonizadas pero que están desocupadas, etc. Se pueden utilizar datos de un solo momento en el tiempo o series temporales que permitan calcular cambios en las ocupaciones entre distintos momentos.
- Variables independientes/datos de entrada.** Los primeros modelos de metapoblaciones (Levins, 1969; Hanski, 1991) consideran únicamente las distancias entre las teselas de hábitat apto para cada especie. Existen algunas variaciones de estos modelos donde se incluyen además variables ambientales para determinar la adecuación de cada tesela. También puede incluirse variables bióticas, como la presencia de otras especies en las teselas o sus densidades poblacionales.
- Información obtenida para la Península Ibérica.** En García-Valdés et al. (2013) se observó una expansión en las parcelas ocupadas en nueve de las diez especies más comunes, especialmente dentro del rango actual de distribución (Figura 11). Las posibles causas de esta inercia de crecimiento son el abandono rural que ha sufrido el país en las últimas décadas, y parcialmente la progresiva ocupación del espacio de algunas especies desde la última glaciación. Este aumento en la frecuencia de ocupación a nivel regional podría mantenerse durante el siglo XXI. El cambio climático probablemente no cambiará drásticamente esta expansión, pero podría modificar patrones de crecimiento, produciendo que especialmente

especies atlánticas alcancen niveles inferiores de ocupación que los que hubieran alcanzado si el cambio climático no existiera. Sin embargo, las especies Mediterráneas probablemente no verán afectada su distribución bajo cambio climático, pudiendo incluso alcanzar mayores niveles de ocupación que los que hubieran alcanzado bajo un clima estable (ver Figura 12).

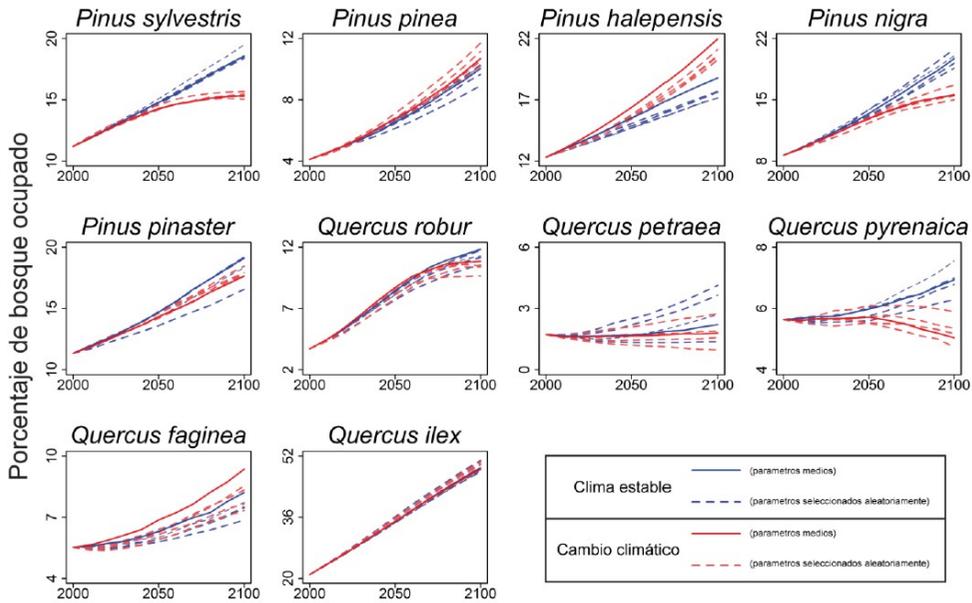


Figura 11. Variación para el periodo 2000-2200 de la frecuencia de ocupación real (porcentaje de parcelas ocupadas) de las 10 especies forestales más comunes en la Península Ibérica, con y sin cambio climático. Datos obtenidos a partir de SPOM (“Stochastic Patch Occupancy Models”; García-Valdés et al., 2013). Para el escenario de cambio climático se utilizó un ensamblaje de siete Modelos Generales de Circulación. Las líneas discontinuas representan la incertidumbre del modelos (incluye la estocasticidad y la incertidumbre en los parámetros). La línea continua se realizó usando los valores más probables para cada uno de los parámetros (medias bayesianas). Figura modificada de García-Valdés et al. (2013)

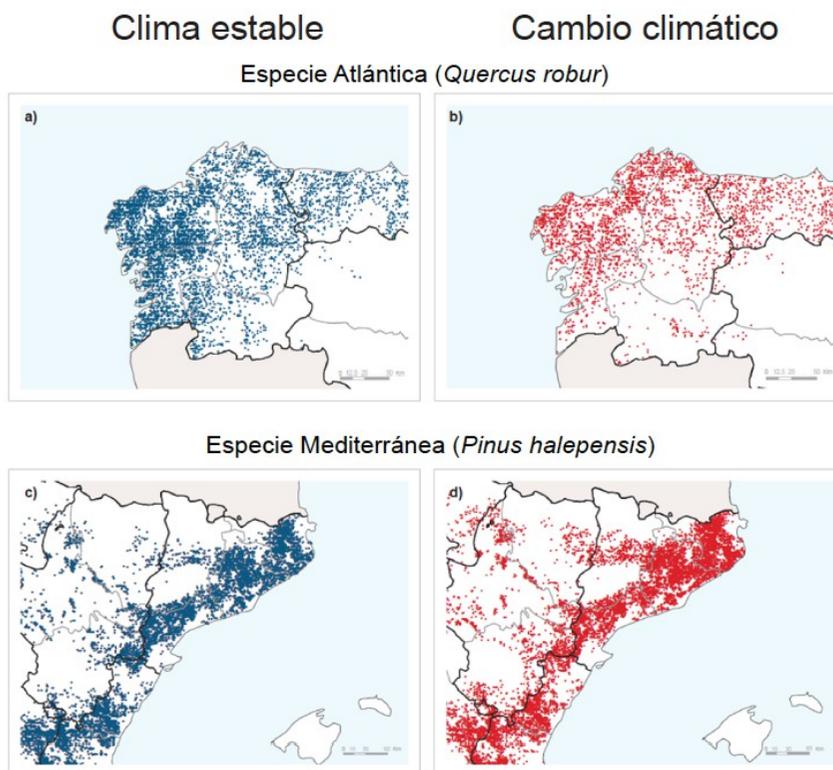


Figura 12. Proyecciones de la fracción de ocupación de la especie Atlántica *Quercus robur* en el 2100 con y sin escenarios de cambio climático (a y b respectivamente) y para la especie Mediterránea *Pinus halepensis* (c y d, respectivamente). Con y sin escenarios de cambio climático está mostrado en rojo y azul, respectivamente, adaptado del (OSE, 2011)

Ficha 2: Modelos de procesos dinámicos y pseudo-dinámicos

2.C. Modelos a nivel de rodal

- **Detalles técnicos del modelo.** El modelo parametriza rutinas de crecimiento, mortalidad y alometría de las especies considerando competencia y clima. Simula el desarrollo del bosque, empezando en rodales abiertos. El modelo PPA (*Perfect Plasticity Approximation*, Purves, Lichstein, Strigul & Pacala, 2008) para calcular el nivel de competencia por luz considera que cada árbol puede localizarse en cualquier parte del plano horizontal asumiendo una captura de luz máxima.
- **Variable respuesta/objeto de estudio.** Predicciones de dinámica sucesional: dominancia observada a lo largo del tiempo.
- **Variables independientes/datos de entrada.** Variables climáticas (e.g. temperatura anual media, precipitación anual, duración de la sequía), bióticas (e.g. área de la copa, tamaño del árbol) y parametrización de las tasas de mortalidad, crecimiento y regeneración.
- **Información obtenida para la Península Ibérica.** Lines (2012) han parametrizado un modelo forestal espacialmente implícito basado en individuos usando PPA. Este tipo de modelos es capaz de reproducir patrones observados de abundancia de especies, asumiendo que los procesos de crecimiento y mortalidad a lo largo de gradientes climáticos determinan los cambios en dominancia en la Península Ibérica.

3. Implicaciones teóricas y aplicadas: del conodel conocimiento a la adaptación de los bosques Ibéricos

Los patrones de distribución y abundancia de especies forestales en la Península Ibérica (e.g. Figura 1) y los procesos demográficos subyacentes varían a lo largo de gradientes bióticos (e.g. estructura del rodal) y gradientes climáticos (e.g. temperatura media anual, Figura 8). Diversos autores sugieren que la estructura del rodal es una variable relativamente más importante que el clima determinando procesos demográficos en bosques como el crecimiento y la mortalidad (Carnicer et al., 2011; Gómez-Aparicio et al., 2011; Vayreda et al., 2012b; Ruiz-Benito et al., 2013). Además, las variaciones en las tasas demográficas a lo largo de gradientes de competencia dependen de la etapa demográfica considerada (i.e. regeneración, crecimiento o mortalidad). Se ha observado que generalmente los máximos en las diferentes tasas demográficas ocurren a diferentes niveles de competencia, de forma que los máximos de regeneración generalmente ocurren a niveles de competencia intermedios (Ruiz-Benito et al., 2012), de crecimiento a niveles de competencia bajos (Gómez-Aparicio et al., 2011; Vayreda et al., 2012b) y de mortalidad a niveles de competencia altos (Carnicer et al., 2011; Ruiz-Benito et al., 2013).

El clima es otro factor clave que ejerce un papel fundamental sobre los diferentes estadios demográficos de las especies forestales. Así la temperatura aparece como uno de los principales determinantes de las tasas de crecimiento y mortalidad en estos bosques, incluso con una importancia relativa mayor que la precipitación (Carnicer et al., 2011; Gómez-Aparicio et al., 2011; Ruiz-Benito et al., 2013). Así, se ha observado una tendencia generalizada de aumentos en la tasa de mortalidad en zonas de altas temperaturas, independientemente de la especie considerada (Carnicer et al., 2011; Ruiz-Benito et al., 2013). Sin embargo, los mecanismos subyacentes al efecto de las altas temperaturas sobre la mortalidad podrían variar dependiendo de la especie considerada. Así en las especies de coníferas el estrés hídrico podría causar un cierre estomático que limitara su fijación de carbono, mientras que las especies planifolias presentarían una mayor tendencia a sufrir fallos hidráulicos (McDowell, 2011; McDowell, Beerling, Breshears, Fisher, Raffa & Stitt, 2011).

La existencia de fuertes interacciones entre los efectos del clima y la estructura del bosque sobre los principales procesos demográficos, sugiere que en situaciones de elevada densidad algunas poblaciones podrían ser particularmente susceptibles a sufrir colapsos demográficos, independientemente de su composición (Ruiz-Benito et al., 2013). Esto se debe a que todas las especies pueden verse fuertemente afectadas por la competencia bien directamente (como las coníferas que son más susceptibles a niveles de competencia elevados) o indirectamente a través de su interacción con el clima (en el caso de las planifolias). Sin embargo, en bosques de densidad intermedia donde las tasas demográficas no estuvieran tan constreñidas por la competencia, las diferencias inter-específicas en la respuesta al clima serían más patentes. Así, las especies con el límite sur de su distribución en la Península Ibérica (e.g. especies de montaña) serían más sensibles a reducciones en la regeneración (Ruiz-Benito et al., 2012), supresión del crecimiento (Gómez-Aparicio et al., 2011) y a incrementos en la mortalidad bajo el cambio climático (Ruiz-Benito et al., 2013), que las especies Mediterráneas adaptadas a las condiciones climáticas afectando significativamente a los patrones de distribución de las especies en la Península Ibérica (Benito-Garzón et al., 2013; García-Valdés et al., 2013).

El hecho de que consistentemente se haya observado que la estructura del bosque es un factor determinante en los procesos demográficos y en los patrones de distribución, sugiere que la gestión constituye una oportunidad y una posible herramienta para incrementar la resistencia y la resiliencia de los bosques frente a los efectos del cambio climático (Schröter et al., 2005; Lindner et al., 2010). Bajo los escenarios de cambio climático en la Península Ibérica (i.e. aumento de la aridez IPCC, 2007) la demografía de las especies arbóreas podría verse particularmente alterada teniendo implicaciones para la distribución de especies. Esto hace que la adaptación de los bosques Ibéricos deba ser una prioridad a nivel nacional, particularmente la de las masas densas procedentes de repoblaciones y que ocupan importantes extensiones en la Península Ibérica sin recibir un manejo adecuado (Madrigal, 1998; MMA, 2008; Serrada et al., 2011; Ruiz-Benito et al., 2012). Reducciones de la densidad, y por tanto de los niveles de competencia, en masas de elevada densidad sería recomendable para promover heterogeneidad estructural, favorecer el suministro de semillas y el establecimiento de plantones (Mendoza, Gómez-Aparicio, Zamora & Matías, 2009; Zamora, Hódar, Matías & Mendoza, 2010) y mejorar la resiliencia frente a perturbaciones como incendios y cambio climático (Pausas, Blade, Valdecantos, Seva, Fuentes, Alloza, et al., 2004; Seppälä, Buck & Katila, 2009). Estas medidas de disminución de la competencia serían particularmente necesarias en masas jóvenes, por ser

éstas particularmente sensibles a los efectos del clima, en especial en bosques limitados por agua como en la región Mediterránea (Vayreda et al., 2012b).

Las especies con el límite sur de su distribución en la Península Ibérica (e.g. especies de montaña) son particularmente vulnerables a los efectos negativos potenciales del cambio climático y a elevadas densidades. Por una parte, ante el cambio climático, aumentos potenciales en la tasas de mortalidad pueden limitar fuertemente su distribución (Benito-Garzón et al., 2013) y condicionar consistentemente sus posibilidades de expansión (García-Valdés et al., 2013) ya que dependen de la existencia de poblaciones cercanas para que puedan producirse procesos de recolonización (García-Valdés et al., En Revisión). Además, se ha identificado que las coníferas de montaña son particularmente proclives al decaimiento por su sensibilidad a la sequía (Galiano, Martínez-Vilalta & Lloret, 2010; Sánchez-Salguero, Navarro-Cerrillo, Swetnam & Zavala, 2012) y susceptibles a una reducción de su hábitat por modificaciones climáticas bajo escenarios de cambio climático (Benito-Garzón et al., 2008a).

La disponibilidad de datos a escalas regionales, como los Inventarios Forestales Nacionales (Villanueva, 2004) o ensayos de procedencia (e.g. Alía, García del Barrio, Iglesias, Mancha, de Miguel, Nicolás, et al., 2009), junto con el uso aproximaciones teóricas y de modelización (algunas de ellas sintetizadas en el presente capítulo) han supuesto un importante avance en el conocimiento teórico sobre el funcionamiento de los bosques Ibéricos. Dicho conocimiento es esencial para identificar prioridades en la gestión forestal sostenible incluyendo medidas de adaptación para incrementar su resistencia y resiliencia frente al cambio climático.

Agradecimientos

Agradecemos al Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA) el acceso a información del segundo y tercer Inventario Forestal. Esta revisión ha sido financiada por el proyecto FUNDIV Europe (ENV.2010.2.1.4-1) y REMEDINAL-2 (S2009/AMB-1783). Agradecemos a Jaime Madrigal-González y Asier Herrero Méndez comentarios sobre versiones previas del capítulo. PRB ha estado financiada por una beca F.P.U. (AP2008-01325) y MBG por una beca postdoctoral *Juan de la Cierva*. Parte del presente capítulo de libro se basa en contenidos de la Tesis de Paloma Ruiz Benito (2013) titulada “*Patterns and drivers of Mediterranean forest structure and dynamics: theoretical and management implications*” (Universidad de Alcalá, 2013).

Referencias

Alía, R., García del Barrio, J.M., Iglesias, S., Mancha, J.A., de Miguel, J., Nicolás, J.L., et al. (2009). *Regiones de procedencia de especies forestales en España*. DGB, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, España.

AEF., (2010). Anuario de Estadística Forestal 2010. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, España.

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Bauer, E. (1980). *Los montes de España en la historia*. Servicio de Publicaciones Agrarias del Ministerio de Agricultura, España.
- Bellassen, V., Viovy, N., Luyssaert, S., Le Maire, G., Schelhaas, M.J., & Ciais, P. (2011). Reconstruction and attribution of the carbon sink of European forests between 1950 and 2000. *Global Change Biology*, 17, 3274-3292. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02476.x>
- Benito-Garzón, M., Alía, R., Robson, T.M., & Zavala, M.A. (2011). Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 766-778. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>
- Benito-Garzón, M., Blazek, R., Neteler, M., Sánchez de Dios R., Ollero, H.S., & Furlanello, C. (2006). Predicting habitat suitability with machine learning models: The potential area of *Pinus sylvestris* L. in the Iberian Peninsula. *Ecological Modelling*, 197, 383-393. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.015>
- Benito-Garzón, M., Sánchez de Dios R., & Ollero, H.S. (2007). Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the last Glacial Maximum and mid-Holocene. *Ecography*, 30, 120-134.
- Benito-Garzón, M., Sánchez de Dios R., & Ollero, H.S. (2008a). Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, 11, 169-178. <http://dx.doi.org/10.3170/2008-7-18348>
- Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P., & Zavala, M.A. (2013). Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography*. En Prensa. <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12075>
- Benito-Garzón, M., Sánchez de Dios, R., & Sainz Ollero, H. (2008b). The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian Peninsula from the last glacial maximum to 2100 under climate change. *The Holocene*, 18, 705-714. <http://dx.doi.org/10.1177/0959683608091781>
- Bolker, B. (2008). *Ecological models and data in R*. , New Jersey: Princeton University Press, Princeton.
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York, USA: Springer-Verlag.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G., & Peñuelas, J. (2011). Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 1474-1478. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1010070108>

Carrión, J.S., Errikarta, I.Y., Walker, M.J., Legaz, A.J., Chaín, C., & López, A. (2003). Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography*, *12*, 119-129. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00013.x>

Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., & Sáez, F. (2000). Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico: viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum*, *11*, 115-142.

Chirici, G., Winter, S., & McRoberts, R. (2011). *National Forest Inventories: contributions to forest biodiversity assessments*, Managing Forest Ecosystems. Dordrecht, The Netherlands: Springer Science + Business Media.

Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., et al. (2007). Regional climate projections. En: Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L. (Eds.) *Climate change 2007: The physical science bases*. Cambridge and New York: Cambridge University Press. 847-943.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., et al. (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, *437*, 529-533. <http://dx.doi.org/10.1038/nature03972>

Ciais, P., Schelhaas, M.J., Zaehle, S., Piao, S.L., Cescatti, A., Liski, J., et al. (2008). Carbon accumulation in European forests. *Nature Geosciences*, *1*, 425-429. <http://dx.doi.org/10.1038/ngeo233>

Costa, M., Morla, C., & Sáinz, H. (1997). *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Barcelona: Editorial Planeta.

Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F.I., Prentice, I.C., Betts, R.A., Brovkin, V., et al. (2001). Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, *7*, 357-373. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00383.x>

Crawley, M.J. (1997). *Plant ecology*. Blackwell Publishing.

Crawley, M.J. (2007). *The R Book*. UK: John Wiley & Sons, Chichester. <http://dx.doi.org/10.1002/9780470515075>

Díaz-Sierra, R., Zavala, M.A., & Rietkerk, M. (2010). Positive interactions, discontinuous transitions and species coexistence in plant communities. *Theoretical Population Biology*, *77*, 131-144. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tpb.2009.12.001>

Doak, D.F., & Morris, W.F. (2010). Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*, *467*, 959-962. <http://dx.doi.org/10.1038/nature09439>

Ellison, A.M. (2004). Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, 7, 509-520.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00603.x>

FAO. (2006). *Global planted forests thematic study. Results and analysis*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.

FAO. (2010). *Global forest resource assessment 2010*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.

Galán, P., Gamara, R., & García, J.I. (1998). *Árboles y arbustos de la península Ibérica e Islas Baleares*. Madrid, España: Jaguar.

Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2010). Drought-induced multifactor decline of scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems*, 13, 978-991. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-010-9368-8>

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., et al. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4, 1340. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms2328>

García-Valdés, R., Gotelli, N.J., Zavala, M.A., Purves, D.W., & Araújo, M.B. Effects of climate, density, and dispersal on decadal colonization and extinction rates of Iberian tree species. *Ecology*.

García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B., & Purves, D.W. (2013). Chasing a moving target: projecting climate change-induced changes in non-equilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology*, 101, 441-453. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12049>

Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., & Rubin, D.B. (2004). *Bayesian data analysis*. New York, USA: Chapman & Hall/CRC Press.

Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruiz-Benito, P., & Zavala, M.A. (2011). Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for management under global change. *Global Change Biology*, 17, 2400-2414. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02421.x>

Hanski, I. (1991). Single species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 17-38. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00549.x>

Hilborn, R., & Mangel, M. (1997). *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton, USA: Princeton University Press.

Hobbs, N.T., & Hilborn, R. (2006). Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications*, 16, 5-19. <http://dx.doi.org/10.1890/04-0645>

IPCC. (2007). *Climate change 2007: Synthesis report*. Cambridge, UK.

- Johnson, J.B., & Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*, 101-108. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Jump, A.S., Hunt, J.M., & Peñuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, *12*, 2163-2174. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x>
- Jump, A.S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, *8*, 1010-1020. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Landsberg, J.J. (1986). *Physiological ecology of forest production*. Cambridge, UK: Academic Press.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, *73*, 1943-1967. <http://dx.doi.org/10.2307/1941447>
- Levins, R. (1969). Some genetic and demographic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, *15*, 237-240.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00465.x>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., et al. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, *259*, 698-709. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
- Lines, E.R. (2012). *Forest dynamics at regional scales: predictive models constrained with inventory data*. Plant Sciences Department. Cambridge, UK: Cambridge University.
- MacArthur, R.H. (1984). *Geographical ecology: patterns in the distributions of species*. Princeton, UK: Princeton University Press.
- Madrigal, A. (1998). Problemática de la ordenación de masas artificiales en España. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, *6*, 13-20.
- McDowell, N.G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, *155*, 1051-1059. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- McDowell, N.G, Beerling, D.J, Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F, & Stitt, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*, 523-532. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.003>

- Mendoza, I., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., & Matías, L. (2009). Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *Journal of Vegetation Science*, 20, 367-376. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05705.x>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis*. Washington D.C., USA: World Resources Institute.
- MMA. (1999). *Estrategia Forestal Española*. Ministerio de Medio Ambiente, España.
- MMA. (2008). *Plan Nacional de Adaptación al Cambio Climático (PNACC): Marco para la coordinación entre administraciones públicas para las actividades de evaluación de impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente, España.
- Montero, G. (1997). Breve descripción del proceso repoblador en España (1940-1995). *Legno Celulosa Carta*, 4, 35-42.
- Montoya, D., Zavala, M.A., Rodríguez, M.A., & Purves, D.W. (2008). Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science*, 320, 1502-1504. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1158404>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858. <http://dx.doi.org/10.1038/35002501>
- Nabuurs, G.J., Schelhaas, M.J., Mohren, G.M.J., & Field, C.B. (2003). Temporal evolution of the European forest sector carbon sink from 1950 to 1999. *Global Change Biology*, 9, 152-160. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00570.x>
- Ojea, E., Ruiz-Benito, P., Markanda, A., & Zavala, M.A. 2012. Wood provisioning in Mediterranean forests: a bottom up spatial valuation approach. *Forest Policy and Economics*, 20, 78-88. <http://dx.doi.org/10.1016/j.forpol.2012.03.003>
- Olano, J.M., Laskurain, N.A., Escudero, A., & De La Cruz, M. (2009). Why and where do adult trees die in a young secondary temperate forest? The role of neighbourhood. *Annals of Forest Science*, 66, 105. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2008074>
- Ortuño, F. (1990). El Plan para la repoblación forestal de España del año 1939. Análisis y comentarios. *Ecología Fuera de Serie*, 1, 373-392.
- OSE. (2011). *Biodiversidad en España: Base para la sostenibilidad ante el cambio global*. Mundiprensa, Madrid, España.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., & Silander, Jr. (1993). Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 1980-1988. <http://dx.doi.org/10.1139/x93-249>

Pausas, J.G., Blade, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., et al. (2004). Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: New perspectives for an old practice - a review. *Plant Ecology*, 171, 209-220.

<http://dx.doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029381.63336.20>

Peñuelas, J., & Filella, I. (2001). Phenology - Responses to a warming world. *Science*, 294, 793-794. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1066860>

Peñuelas, J., Ogaya, R., Boada, M., & Jump, A.S. (2007). Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30, 829-837.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05247.x>

Peñuelas, J., Rutishauser, T., & Filella, I. (2009). Phenology feedbacks on climate change. *Science*, 324, 887-888. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1173004>

Plieninger, T., Rolo, V., & Moreno, G. (2010). Large-scale patterns of *Quercus ilex*, *Quercus suber* and *Quercus pyrenaica* regeneration in central-western Spain *Ecosystems*, 13, 644-660.

Purves, D.W. (2009). The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1477-1484.

<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1241>

Purves, D.W., Lichstein, J.W., Strigul, N., & Pacala, S.W. (2008). Predicting and understanding forest dynamics using a simple tractable model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 17018-17022. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0807754105>

Purves, D.W., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F., & Benayas, J.M.R. (2007). Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs*, 77, 77-97.

Quinn, G., & Keough, M. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. New York, USA: Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511806384>

Ruiz-Benito, P. (2013). *Patterns and drivers of Mediterranean forest structure and dynamics: theoretical and management implications*. Ciencias de la Vida, Unidad Docente Ecología, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, España.

Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., & Zavala, M.A. (2012). Large scale assessment of regeneration and diversity in Mediterranean planted pine forests along ecological gradients. *Diversity and Distributions*, 18, 1092-1106.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00901.x>

Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., & Coomes, D.A. (2013). Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PloS ONE*, 8, e56843. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0056843>

- Ruiz de la Torre, J. (1990). Distribución y características de las masas forestales Españolas. *Ecología, Fuera de Serie*, 1, 11-30.
- Sagarin, R., & Pauchard, A. (2009). Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 379-386. <http://dx.doi.org/10.1890/090001>
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Swetnam, T.W., & Zavala, M.A. (2012). Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case of southern Iberian pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 271, 158-169. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.040>
- Sanz-Elorza, M., Dana, E.D., González, A., & Sobrino, E. (2003). Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*, 92, 273-280. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcg130>
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., et al. (2005). Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310, 1333-1337. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1115233>
- Seppälä, R., Buck, A., & Katila, P. (2009). *Adaptation of forest and people to climatic change: a global assessment report*. IUFRO World Series Volume 22, Heksinki, Finlandia.
- Serrada, R., Aroca, M.J., Roig, S., Bravo, A., & Gómez, V. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático del sector forestal. Notas sobre gestión adaptativa de las masas forestales ante el cambio climático*. Madrid, España: V.A. Impresores S.A.
- Stephens, P.A., Buskirk, S.W., Hayward, G.D., & Martínez Del Rio, C. (2005). Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology*, 42, 4-12. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01002.x>
- Urli, M., Delzon, S., Eyermann, A., Couallier, V., García-Valdés, R., Zavala, M.A., et al. (2013). Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains. *Journal of Vegetation Science*. En Prensa. Doi: 10.1111/jvs.12079. <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12079>
- Valbuena-Carabaña, M., de Heredia, U.L., Fuentes-Utrilla, P., González-Doncel, I., & Gil, L. (2010). Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 492-506. <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.11.003>
- Valladares, F., Camarero, J.J., Pulido, F., & Gil-Peregrin, E. (2004). El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico. En: Valladares F. (ed), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid, España: EGRAF, S.A. 13-25.

Valladares, F., & Pearcy, R.W. (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell & Environment*, *25*, 749-759. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00856.x>

van Mantgem, P.J., & Stephenson, N.L. (2007). Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters*, *10*, 909-916. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01080.x>

Vayreda, J., Gracia, M., Canadell, J.G., & Retana, J. (2012a). Spatial patterns and predictors of forest carbon stocks in western Mediterranean. *Ecosystems*, *15*, 1258-1270. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-012-9582-7>

Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Gracia, M., & Retana, J. (2012b). Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology*, *18*, 1028-1041. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02606.x>

Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., et al. (2013). Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLoS ONE*, *8*, e53530. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0053530>

Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T., & Obón, B. (2007). Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, *10*, 241-250. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01016.x>

Villaescusa, R., & Díaz, R. (1998). *Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1996)*. Ministerio de Medio Ambiente, ICONA, Madrid, España.

Villanueva, J.A. (2004). *Tercer Inventario Forestal Nacional (1997-2007)*. Comunidad de Madrid. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

Watt, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, *35*, 1-22. <http://dx.doi.org/10.2307/2256497>

WWF. (2012). *Modelos de dinámica forestal como fuente de información para la adaptación de los bosques al cambio climático*. Informe de conclusiones del Taller WWF. WWF, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, España.

Zamora, R., Hódar, J.A., Matías, L., & Mendoza, I. (2010). Positive adjacency effects mediated by seed disperser birds in pine plantations. *Ecological Applications*, *20*, 1053-1060. <http://dx.doi.org/10.1890/09-0055.1>

Zavala, M.A. (2004a). Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque Mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia. En Valladares F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid, España: EGRAF, S.A. 249-277.

Zavala, M.A. (2004b). Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecological Modelling*, 176, 211-226. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.11.013>

Zavala, M.A., & Zea, E. (2004). Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology*, 171, 197-207. <http://dx.doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029387.15947.b7>

Zavala, M.A., Angulo, O., de la Parra, R.B., & López-Marcos, J.C. (2007). An analytical model of stand dynamics as a function of tree growth, mortality and recruitment: The shade tolerance-stand structure hypothesis revisited. *Journal of Theoretical Biology*, 244, 440-450. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.08.024>

