



2025 | **16-20**
GIJÓN | JUNIO
9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-2010

Organiza





El nicho climático de las especies como herramienta para analizar la vulnerabilidad de los bosques al cambio climático

LLORET, F. (1,2), MARGALEF-MARRASE, J. (3), JAIME, L. (4), ELVIRA, N.J. (1,2), CODINA, G. (1,2), PÉREZ-NAVARRO, M.A. (1), BATLLORI, E. (5)

(1) Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF)

(2) Universitat Autònoma de Barcelona

(3) Centro Investigaciones Desertificación (CIDE, CSIC)

(4) Universitat de Lleida

(5) Universitat de Barcelona

Resumen

El cambio climático afecta a la dinámica forestal promoviendo episodios de mortalidad o comprometiendo la regeneración post-incendio. Las causas de los episodios de mortalidad son múltiples, pero la sequía aparece como un agente determinante. Además, la resiliencia frente a los incendios depende de las condiciones climáticas previas y posteriores al fuego. Así, la adecuación de las poblaciones a las condiciones climáticas históricas y futuras es clave en la vulnerabilidad de los bosques al decaimiento inducido por sequía, o a la regeneración post-incendio. El nicho climático de las especies - generado a partir de su distribución geográfica y de los registros climáticos de sus localidades - permite calcular las distancias entre la ubicación de las poblaciones en dicho espacio y las condiciones climáticas óptimas (centroide del nicho) o extremas para la especie(límite). En esta ponencia, se reportan varios estudios que ilustran la viabilidad de dicho análisis, mostrando la vulnerabilidad a la sequía de poblaciones que viven en condiciones próximas a su límite de tolerancia, pero también de aquellas que históricamente han vivido en condiciones favorables y experimentan episodios climáticos extremos. También se muestra cómo la variabilidad climática anterior y posterior a incendios, traducida al nicho climático, determina la regeneración post-incendio.

Palabras clave

Decaimiento forestal, dinámica forestal, incendio forestal, modelos de nicho ecológico

1. Introducción

El cambio climático afecta a la dinámica de los bosques a través de su impacto en procesos demográficos esenciales como la supervivencia de los árboles y el reclutamiento de nuevos individuos. Estos procesos se ven acelerados por eventos ambientales extremos como episodios de sequía, a menudo acompañados por olas de calor, o incendios forestales. En los últimos años, los bosques españoles están experimentando fenómenos de decaimiento que pueden afectar a grandes extensiones y a múltiples especies (LLORET 2012; GAZOL & CAMARERO 2022). El fenómeno no es exclusivo de los bosques españoles, sino que se está observando en bosques de todas las regiones biogeográficas del mundo, incluyendo bosques boreales, templados, mediterráneos y tropicales (ALLEN et al 2015, HAMMOND et al 2022). Aunque las causas de la muerte de los árboles están determinadas en última instancia por colapsos fisiológicos y/o por los daños causados por plagas o agentes patógenos (McDOWELL et al 2022), en muchos casos es posible identificar la existencia de un déficit hídrico acentuado, asociado a unas condiciones meteorológicas de sequía más o menos prolongadas, enmarcadas en el cambio



climático (HARTMANN et al 2022). A estos detonantes se suman múltiples factores de predisposición, como la calidad de la estación, en la que juega un gran papel las características topográficas y edáficas - en particular la profundidad del suelo -, la estructura y la composición de especies de la masa forestal, que son, en gran medida, resultado de un legado de gestión y régimen de perturbaciones. A su vez, el riesgo climático de incendios ha aumentado en los últimos años (TURCO et al 2018), propiciando unas dinámicas del fuego que conducen a severidades sin precedentes (DUANE et al 2021). Además, la combinación de incendios frecuentes y de alta intensidad con condiciones climáticas de sequía, amenaza los procesos de regeneración post-incendio (BATLLORI et al 2019).

La respuesta demográfica de las especies forestales frente a las nuevas condiciones climáticas y a las plagas, patógenos y otras perturbaciones asociadas requiere ser analizada no sólo a partir de los valores absolutos o de las anomalías de las variables climáticas, sino también teniendo en cuenta lo que representan respecto a los requerimientos de las especies. Existen diferentes métricas para caracterizar las poblaciones, atendiendo a la idoneidad climática de las localidades para la respectiva especie (GUISAN et al 2017), o a la localización de las poblaciones en el nicho climático de dicha especie (PEREZ-NAVARRO et al 2020). El nicho climático de una especie (NCE de aquí en adelante) corresponde al espacio ambiental definido por el clima en el que sus poblaciones pueden prosperar, y puede inferirse a partir de las condiciones climáticas existentes en las localidades donde aparece la especie (GUISAN & ZIMMERMANN 2000). De esta forma, puede establecerse el espacio ambiental climático que correspondería al nicho efectivo u observado de la especie, es decir, el que realmente está ocupando, y que es una fracción del nicho fundamental o potencial. Atendiendo a la densidad de ocurrencias de la especie en dicho espacio climático se pueden estimar zonas del nicho próximas al óptimo, es decir con condiciones climáticas más idóneas, y zonas marginales o periféricas, que corresponderían a los límites de tolerancia climática, y por tanto con menos idoneidad (PEREZ-NAVARRO et al 2022). Una vez construido el espacio ambiental es posible determinar la distancia de las poblaciones a dichas zonas centrales - óptimas - o marginales - límite - del nicho y evaluar su comportamiento demográfico (p.e., mortalidad, regeneración). Aunque esta aproximación elude en primera instancia el papel en la distribución de las especies de otros factores que no sean climáticos y que determinan su nicho, su aplicación permite estandarizar las condiciones climáticas observadas en relación a los requerimientos de las especies. Así, es posible analizar el comportamiento de las poblaciones de una misma especie en diferentes situaciones o de diferentes especies que coexisten en un bosque. Estos análisis son importantes para comprender y evaluar los fenómenos actuales de decaimiento y los procesos de regeneración, ya sea después de dichos eventos de decaimiento o de incendios. Esta información permite proyectar la vulnerabilidad de los bosques en escenarios futuros de cambio climático (LECINA-DIAZ et al 2020).

2. Objetivos

El objetivo principal de esta contribución es analizar el papel de la caracterización climática de las poblaciones a la hora de interpretar los patrones de vulnerabilidad y resiliencia de los bosques ante episodios de decaimiento o de perturbaciones como incendios, atendiendo a unas condiciones climáticas cambiantes como consecuencia del cambio climático. En particular, nos planteamos las siguientes cuestiones:

(1) ¿La vulnerabilidad al decaimiento está determinada por la posición de las poblaciones en el NCE? En concreto, ¿son más vulnerables las poblaciones que experimentan una mayor disminución de la idoneidad climática durante el episodio? ¿son más vulnerables las poblaciones que se encuentran en localidades con menor idoneidad climática, o que se sitúan en zonas más marginales del NCE?

(2) Cuando el decaimiento está asociado a interacciones bióticas antagonistas, como en el caso de insectos perforadores escolitinos, ¿la vulnerabilidad está determinada por la posición de las poblaciones en el NCE, y en particular por la combinación de la localización en los NCEs del árbol huésped y los insectos implicados?

(3) La regeneración post-perturbación, como en el caso de incendios, ¿está determinada por la posición de las poblaciones en el NCE?

(4) Como consecuencia de los episodios de decaimiento y mortalidad asociados a sequía, ¿se produce un cambio en la composición de especies en favor de aquellas con un nicho climático propio de condiciones más áridas?

Para contestar a estas cuestiones, sintetizaremos los resultados de varios estudios realizados en bosques de diferentes regiones del mundo, con especial foco en los de la península Ibérica, y en los que se han aplicado diferentes métricas de nicho para describir la idoneidad climáticas de las localidades y la ubicación de las poblaciones en el NCE.

3. Metodología

3.1. Vulnerabilidad al decaimiento asociado a sequía

La vulnerabilidad al decaimiento en relación a la idoneidad climática se ha analizado en diferentes sistemas de estudio. El primer sistema corresponde a bosques de Francia que experimentaron un importante episodio de mortalidad como consecuencia de la ola de calor de 2003 que afectó a Europa occidental (MARGALEF-MARRASE et al 2020). Mediante imágenes MODIS se estimó la severidad del episodio en términos de pérdida de NDVI durante el episodio en casi 3000 inventarios forestales dominados por una única especie (>66% de la cubierta, con una fracción de cabida cubierta superior al 40%). En total se estudiaron bosques de 14 especies, con un mínimo de 40 parcelas por especie. Se utilizaron SDMs (Species Distribution Models), obtenidos a partir de la base de European Forest DataEU-Forest (MAURI et al 2017) y la base de datos climáticos CHELSAv.1.2 (resolución de ~1 km²) (KARGER et al 2017) para calcular la idoneidad climática de cada especie en cada parcela utilizando técnicas de "boosted regression tree" (BRT). Estas idoneidades se calcularon para un periodo previo histórico (1979-2002) y durante el episodio (2003). Finalmente, la relación entre el grado de severidad del decaimiento y la idoneidad climática se analizó mediante modelos lineares mixtos generalizados (GLMM). El segundo sistema de estudio analizó el decaimiento en bosques de *Pinus edulis* del sudoeste de Norteamérica que tuvo lugar en 2001-2007 como consecuencia de un periodo de sequía acompañado por altas temperaturas, combinado con infestación de escolitinos (LLORET & KITZBERGER 2018). El procedimiento fue similar al descrito en el caso anterior, y en este caso se utilizaron datos climáticos procedentes de PRISM (Climate Group at Oregon State University) (resolución de ~4 km²) para construir SDMs a partir de datos de distribución de *P. edulis* obtenidos de ForeCASTS Project Tree Atlas V5, que sirvieron para calcular idoneidades climáticas mediante MaxEnt v3.4.1 (PHILLIPS et al 2006) durante el periodo histórico de 1972-2000 y durante el episodio (2001-2007). Esta idoneidad se analizó mediante modelos lineares (GLMs) a partir de



datos de muestreos aéreos (MEDDENS et al 2012). En el tercer sistema, se estudiaron bosques de *Pinus halepensis* de la región de Murcia (PEREZ-NAVARRO et al 2020), afectados por decaimiento en 2013-2014. En este estudio se obtuvo la información sobre afectación a partir de ortografía aérea (Plan Nacional de Ortofotografía Aérea PNOA) y de la información proporcionada por el Servicio de Sanidad Vegetal de la Comunidad de Murcia. Los nichos climáticos se construyeron en base a los datos de dicha especie en el Inventario Forestal Nacional (IFN3) y de 12 variables bioclimáticas proporcionadas por CHELSAv.1.2 (resolución de ~1 km²) (1979-2007). La idoneidad de cada pixel del espacio climático para *P. halepensis* se calculó con funciones de densidad kernel (CHACON & DUONG, 2018) sobre las ocurrencias de las poblaciones de la especie. Finalmente, esta idoneidad se correlacionó con los niveles de afectación mediante GLMs.

La vulnerabilidad al decaimiento en relación a la ubicación de las poblaciones en el NCE se ha estudiado a nivel global en un conjunto de bosques de las regiones templadas y boreales, cubriendo más de un centenar de localidades y decenas de especies en las que se han reportado episodios de mortalidad forestal (BATLLORI et al 2020). Los datos de afectación fueron recopilados mediante encuestas a los grupos de investigación que habían reportado cada uno de los casos y con la información de la base de datos descrita por HAMMOND et al (2022). Los nichos climáticos de las especies se construyeron mediante análisis de componentes principales (PCA; BROENNIMANN et al 2012) a partir de los datos de distribución proporcionados por Global Biodiversity Information Facility GBIF (GBIF 2020, <https://www.gbif.org/>) y los datos de las variables bioclimáticas extraídas de las bases de datos de WorldClim v.2.0 (FICK & HIJMANS, 2017) (<https://worldclim.org/>), la Global Potential Evapotranspiration database (CGIAR-CSI) y CHELSA (1979 – 2018) (ZOMER et al 2007, 2008) (resolución de 10x10 km). En estos espacios ambientales se estimaron las regiones centrales (óptimo o "core") y marginales, particularmente las correspondientes a condiciones más áridas del nicho climático, mediante funciones de densidad kernel. Se caracterizaron las condiciones climáticas de cada localidad afectada por decaimiento de acuerdo con el óptimo climático de las especies dominantes o mediante distancias euclidianas desde las poblaciones afectadas a las zonas centrales o marginales de los respectivos NCEs.

3.2. Vulnerabilidad a infestaciones por escolitinos

La vulnerabilidad a infestaciones por escolitinos se ha estudiado a nivel regional, en bosques de *Pinus sylvestris* de Catalunya, y a nivel continental en bosques de diferentes especies de coníferas de Europa y Norte América.

En el primer caso, se estudió la afectación por *Tomicus piniperda* y *Ips sexdentatus* en 22 parcelas de bosques de *P. sylvestris* muestreadas en 2013-2014 y distribuidas a lo largo del gradiente climático de Cataluña (JAIME et al 2019). Se construyeron SDMs a partir de las distribuciones de *P. sylvestris* proporcionadas por la base de datos EU-Forest, mientras que para las especies de escolitinos se utilizó GBIF, ICP Forests Level I (EICHHORN et al 2016; LORENZ & FISCHER 2013), así como publicaciones con datos de Europa y la Cuenca Mediterránea. Los datos de las variables bioclimáticas se obtuvieron de WorldClim v.2.0 (resolución ~1 km²), y se escogieron 6 variables bioclimáticas para caracterizar la distribución de *P. sylvestris* y 6 variables para la de las especies de escolitinos. Con esta información se calculó la idoneidad climática de las tres especies mediante



MaxEntv3.4.1. La afectación por escolitinos a nivel de individuo y de parcela se analizó con GLMMs y técnicas basados en PLS ("Partial Least Squares")(BASTIEN et al 2005), para ver el efecto de la idoneidad climática de *P. sylvestris* y de las especies de escolitinos, además del de diferentes variables estructurales (tamaño, densidad, riqueza y distribución espacial de los árboles, área basal de la parcela) y de intensidad del ataque porescolitinos.

En el caso de los bosques de Norteamérica, se estudiaron infestaciones del escolitino *Dendroctonus rufipennis* en bosques de *Picea engelmannii* de sur de las Montañas Rocosas de Norteamérica durante el episodio de sequía y altas temperaturas de 2000-2013(JAIME et al 2021). Las afectaciones se estimaron a partir de mapas basados en imágenes LANDSAT (HART & VEBLEN 2015; HART et al 2017). Se aplicaron SDMs basados en la distribución de *P. engelmannii* - proporcionada por el Fore-CASTS Project Tree Atlas V5 con datos del oeste de Norteamérica - y en la distribución de *D. rufipennis* según la ADS del US Forest Service(McCONNELL et al 2000) y del AerialOverview Survey (AOS) del Canadian Forest Service (KOOT 1997). Los datos climáticos fueron obtenidos de CHELSA v.1.2 y CHELSAcruts (resolución de ~1 km²) para el periodo 1969-2013, utilizando 19 variables bioclimáticas. Con esta información se utilizaron diferentes algoritmos (GLM, GAM, Random Forest, MaxEnt) a los que se aplicó un algoritmo de ensamblaje (ARAUJO & NEW 2007) para calcular la idoneidad climática de *P. engelmannii* durante los periodos 1969-1998 (periodo histórico de referencia) y 2000-2013 (periodo del episodio) y de escolitino *D. rufipennis* durante 2000-2013. Finalmente, las fases de inicio y expansión de la infestación se analizaron en función de dichas estimas de idoneidad climática mediante GLMs, GLMMs y modelos autoregresivos (CARs) (RUE et al 2009), que también incluyeron descriptores de cobertura y tamaño de los árboles.

En el caso de los bosques europeos, se utilizó la base de datos de ICP Forests Level I correspondiente a los años 2010-2018 para identificar parcelas de varias especies de coníferas(*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. uncinata*, *P. pinaster*) con diferente grado de afectación causada por especies de escolitinos (*Ips typographus*, *I. sexdentatus*, *I. acuminatus*, *T. piniperda*, *T. minor*) (JAIME et al 2022). La caracterización del nicho climático se realizó en base a EU-Forest para las especies de árboles y de GBIF para los escolitinos, considerando las ocurrencias entre 1960 y 2000. Los datos de 19 variables bioclimáticas se obtuvieron de la base de datos TerraClimate v.1.2 (resolución de ~4 km²) (ABATZOGLOU et al 2018) durante el periodo 1960–2000. Los nichos climáticos de las especies se construyeron mediante PCA de las variables climáticas, y se estimó la densidad de ocurrencias de cada especie en el espacio bidimensional definido por los dos ejes principales mediante funciones de densidad kernel y se definió el óptimo climático de cada especie a partir de los valores superiores al percentil 0.05. A continuación se calcularon las distancias euclidianas de la posición de cada parcela con respecto al óptimo climático para cada año del periodo 2010-2018, así como del periodo 1960-2000, que se utilizó como base histórica de referencia. Finalmente, para cada especie de árbol se analizaron mediante GLMMs los niveles de afectación en relación a las distancias a los óptimos climáticos de árboles y escolitinos, en cada uno de los años de afectación. También se analizó el efecto de la duración, la intensidad y el tiempo transcurrido desde el episodio de sequía más intensa (mediante el índice SPEI, VICENTE-SERRANO et al 2010), así como de las características de la parcela (abundancia relativa de la especie de conífera afectada, riqueza de especies de árboles).

3.3. Regeneración post-incendio

El papel de la posición de las poblaciones en el NCE en la regeneración post-incendio se ha estudiado a nivel regional a partir de muestreos de campo en bosques de *Pinus halepensis* incendiados en el levante de la península Ibérica y a partir de parcelas del Inventario Forestal Nacional (IFN) que han experimentado incendios en las últimas décadas.

En el primer caso, se muestrearon 43 bosques de *P. halepensis* incendiados entre 1994 y 2013 a lo largo de la región costera de la península Ibérica, desde Girona a Alicante para determinar la densidad de regenerado de dicha especie (ELVIRA et al 2021). El nicho climático de *P. halepensis* se construyó a partir de las ocurrencias de esta especie en el IFN3 y de las correspondientes variables climáticas, incluyendo temperatura y precipitación anuales y las correspondientes al trimestre más cálido, proporcionadas por CHELSAv.1.2 (resolución de ~1 km²) para el periodo 1979-2013. A continuación, se estimó la densidad de ocurrencias mediante funciones de densidad kernel para definir el óptimo y el límite del nicho climático. Los datos climáticos de los cinco años anteriores y posteriores al incendio de cada bosque muestreado se trasladaron a dicho espacio ambiental y se calcularon las distancias al centroide del nicho de la especie. Finalmente, se utilizaron GLMs para analizar la densidad del regenerado en función de dichas distancias y de estimas de la severidad de los incendios, obtenidas a partir de Google Earth Engine® (PARKS et al 2018). Una aproximación similar se ha utilizado para analizar el crecimiento de los árboles de *P. carrasco* establecidos después de incendios. En este caso, el muestreo se ha realizado en 19 bosques incendiados en Catalunya donde se recolectaron registros dendroecológicos. El NCE se construyó a partir de la distribución del pino carrasco proporcionada por la base de datos de EU-Foresty los ejes obtenidos al realizar un PCA con 12 variables bioclimáticas de CHELSAv.1.2 (resolución de ~1 km²) (1979-2018). En el espacio climático de la especie se reconoció la zona limítrofe correspondiente a condiciones áridas y se calcularon las distancias de las zonas muestreadas a dicho límite, además de al centroide, en cada año posterior al incendio. Finalmente, se analizó mediante GLMMs el tamaño de los árboles del regenerado en relación a dichas distancias, además de a variables descriptoras de la vegetación y del suelo circundantes a los árboles muestreados.

El estudio de la regeneración post-incendio en parcelas del IFN se ha centrado en las regiones de Murcia y Cataluña, considerando los incendios ocurridos entre 1991 y 1998, afectando a parcelas dominadas por *P. halepensis* o *P. nigra*. Este diseño permite obtener información de la composición y estructura de las parcelas antes (IFN2), simultáneamente (IFN3) y posterior (IFN4) al incendio. Con esta información se estimó la resiliencia de estas parcelas incendiadas en base a sus regímenes ecológicos dinámicos (EDR) (SÁNCHEZ- PINILLOS et al 2023, 2024), que están determinados por los cambios en estructura y composición de los respectivos tipos de bosque en las parcelas del inventario forestal que no se han quemado. La resiliencia se estimó a partir de diferentes indicadores (amplitud, recuperación y cambio neto) que relacionan las trayectorias de estructura y composición de las parcelas quemadas respecto a la trayectoria representativa definida mediante EDR. Estos indicadores de resiliencia se analizaron mediante modelos lineares mixtos (LMMs) en relación con la caracterización bioclimática de las parcelas atendiendo a sus especies, además de con variables relativas al incendio (severidad, tiempo transcurrido desde el fuego, distancia al perímetro del



incendio) y a la calidad de la estación (exposición, pedregosidad del suelo). El NCEse construyó a partir de la distribución de las especies de árboles censadas en las parcelas, proporcionada por la base de datos de EU-Foresty 15 variables bioclimáticas de CHELSAv.1.2 (resolución de ~1 km²) (periodo 1979-2010). A continuación, se construyó un PCA con los datos anuales de dichas variables y se estimó la densidad de ocurrencias de cada especie mediante funciones de densidad kernel, definiéndose el óptimo (centroide) y el límite (percentil 0.05 de densidad) del nicho climático para cada especie. Por último, se calcularon para cada parcela las distancias al óptimo y al límite del NCE, ponderando los valores de las especies presentes en la parcela por su abundancia relativa. Estas distancias se calcularon para los tres y diez años anteriores al incendio y para los tres años posteriores al mismo.

3.4. Cambios en la composición de especies

Los cambios en las características climáticas de las especies de las comunidades forestales afectadas por decaimiento se han estudiado a nivel europeo y a nivel global. A nivel europeo, a partir de muestreos de campo en 48 bosques del sur y centro de Europa afectados por episodios de mortalidad en los que se estimó las tasas de reemplazamiento de especies arbóreas y su idoneidad climática (LLORET et al 2022). Para este estudio, se utilizaron datos climáticos y de aridez procedentes de WorldClim2.0 (resolución de ~1 km², periodo 1970-2000) y de CGIAR-CSI Global-Aridity and Global-PET Database, para construir SDMs de las especies a partir de datos de distribución obtenidos de GBIF. Estos datos fueron utilizados para calcular idoneidades climáticas mediante MaxEnt v3.4.1 durante el periodo histórico de 1970-2000. A continuación, se calcularon índices de cambio o resiliencia de estas idoneidades considerando las especies dominantes en los bosques afectados y las que estaban estableciendo bajo su cubierta. Finalmente, estos índices de cambio se analizaron mediante GLMMs en función de la idoneidad de la especie dominante antes del decaimiento, del grado de decaimiento, de la intensidad de la sequía (estimada a partir del índice SPEI), de variables estructurales y de riqueza de especies arbóreas y de la existencia de indicios de perturbación o gestión reciente a nivel de parcela. A nivel global, los cambios en las características climáticas de las especies se han analizado en el mismo sistema de estudio de bosques templados y boreales que han experimentado recientemente episodios de mortalidad, descrito anteriormente (BATLLORI et al 2020), y comparando la caracterización climática de las especies reemplazantes con la de las especies previamente dominantes.

4. Resultados

4.1. Vulnerabilidad al decaimiento asociado a sequía

La correspondencia entre decaimiento y baja idoneidad climática durante episodios climáticos extremos se ha verificado en los bosques de *Pinus edulis* del Sudoeste de Norteamérica, donde la disminución de la idoneidad climática respecto a la histórica fue del 26.9% (LLORET & KITZBERGER 2018) y en los bosques de *P. halepensis* de Murcia, donde el 36.7% de las zonas afectadas presentan una idoneidad climática inferior al percentil 0.95, mientras que sólo el 6.7% de las zonas no afectadas presentan valores tan bajos de idoneidad (PEREZ-NAVARRO et al 2020). Sin embargo, no existe una sincronía perfecta a escala anual entre decaimiento y clima, y, por ejemplo, en los bosques de *P. edulis* el decaimiento no aumentó en 2005 a pesar de darse unas condiciones climáticas muy desfavorables en ese año. Aunque el desajuste puede explicarse por cierto



retraso en el decaimiento respecto a las condiciones climáticas desfavorables, este patrón no es regular cuando se consideran periodos de uno o dos años. La correspondencia entre decaimiento y disminución de la idoneidad climática, de hecho, varía entre especies y puede interactuar con otras variables, como las que describen las características estructurales de las parcelas (MARGALEF-MARRASE et al. 2020). Por ejemplo, en el episodio de 2003 en Francia, en *Betula pendula* y *Fagus sylvatica*, el decaimiento fue mayor cuando la pérdida de idoneidad se dio en parcelas con menor área basal, probablemente indicadora de una baja calidad de la estación.

La vulnerabilidad frente a episodios climáticos extremos de las poblaciones que se encuentran en localidades que históricamente presentan menor idoneidad climática se ha comprobado en los bosques de *P. halepensis* de Murcia, particularmente cuando la idoneidad climática integra la variabilidad climática interanual. A escala global, las poblaciones que experimentan episodios de mortalidad asociadas a sequía y altas temperaturas también tienden a estar más cerca de la periferia de su respectivo NCE que del centro. Sin embargo, la realidad es más compleja y poblaciones que se encuentran en localidades que históricamente han sido idóneas también pueden presentar niveles apreciables de decaimiento. En concreto, este patrón aparece cuando la idoneidad climática baja substancialmente durante los episodios de sequía. Por ejemplo, en el estudio realizado en bosques de *P. edulis* del sudoeste de Norteamérica, se comprueba que las localidades que experimentan decaimiento presentan una alta idoneidad histórica en combinación con menores niveles de idoneidad durante el episodio de decaimiento (LLORET & KITZBERGER 2018). Este mismo patrón se repite de una forma general en el episodio de decaimiento de Francia de 2003, aunque con diferencias entre especies (MARGALEF-MARRASE et al 2020).

Finalmente, la variabilidad en la idoneidad climática histórica también explica los patrones de decaimiento inducidos por sequía y altas temperaturas, aunque en menor grado y con notables diferencias entre las diferentes especies estudiadas. En el caso de los bosques de *P. edulis*, dicha variabilidad acentúa la vulnerabilidad al decaimiento, particularmente en sitios con menor idoneidad histórica. Por el contrario, en el episodio de decaimiento en Francia, la tendencia es la opuesta y el decaimiento tiende a aumentar cuando las condiciones climáticas previas al episodio han sido históricamente más estables (menos variabilidad) para la mayoría de las especies, excepto en bosques de *Quercus ilex* y *Castanea sativa*. De hecho, el efecto de la variabilidad climática histórica es dependiente e interacciona con los niveles de idoneidad histórica y durante el episodio. Por ejemplo, en bosques de *Q. ilex*, el mayor impacto de la variabilidad de la idoneidad se da cuando se combina con baja idoneidad histórica, mientras que en los de *C. sativa* lo es con alta idoneidad histórica. En definitiva, condiciones históricas más estables conducen a una mayor vulnerabilidad durante eventos de alto estrés hídrico.

4.2. Vulnerabilidad a infestaciones por escolitinos

Aunque puede haber ciertas diferencias entre las especies de escolitinos implicadas, en los estudios realizados se constata que sus ataques más intensos aparecen asociados a condiciones prolongadas de sequía, además de otros factores como una alta densidad y una baja riqueza de especies de árboles. Estas condiciones climáticas se traducen en una mayor infestación en años con baja idoneidad climática para la especie de huésped, como se ha comprobado en bosques de *P. engelmannii* de las Montañas Rocosas (JAIME et al 2021). La

mortalidad de los árboles eventualmente aparece cuando las condiciones de sequía se hacen intensas y duraderas, como se ha reportado los bosques de coníferas de Europa (JAIME et al 2022). Este patrón se mantiene cuando se dan ataques combinados por más de una especie de escolitino.

Por otro lado, la vulnerabilidad mencionada de poblaciones de árboles que históricamente han experimentado condiciones climáticas favorables y que sufren actualmente eventos anómalos de sequía, también se ve mediada por las interacciones antagonistas con escolitinos, tal y como se observa en bosques de *P. edulis* del sudoeste de Norteamérica (LLORET & KITZBERGER 2018). La vulnerabilidad de estas poblaciones históricamente favorecidas por el clima se acrecienta cuando las condiciones climáticas se vuelven favorables a los insectos, como se comprueba en todos los casos estudiados: poblaciones de *P. sylvestris* de Cataluña (JAIME et al 2019), poblaciones de *P. engelmannii* de Norteamérica y poblaciones de coníferas de Europa, donde el ataque por una o varias especies de escolitinos fue mayor en zonas próximas al óptimo climático tanto de árboles como de insectos. Conviene reseñar que mientras que el efecto combinado de alta idoneidad climática histórica del árbol huésped y alta idoneidad del insecto es consistente para explicar la fase inicial de ataque agudo, la expansión de la plaga vendría en gran medida determinada por las características estructurales del bosque (árboles de gran tamaño, continuidad de la cubierta arbórea), además de por una mayor variabilidad en la idoneidad climática histórica, según se ha observado en las infestaciones masivas de *P. engelmannii* por *D. rufipennis* en Norteamérica.

4.3. Regeneración post-incendio

Los estudios realizados en bosques de *P. halepensis* del levante de la península Ibérica muestran que la regeneración posterior al fuego es explicada por variables climáticas, analizadas en base a su traslación al NCE. Así, la densidad del regenerado es favorecida por condiciones más cálidas antes del incendio, y más lluviosas y menos cálidas en los años posteriores al mismo (desviación respecto al óptimo del NCE en los ejes que representan dichas variables climáticas). La severidad del incendio, también favorece la densidad de regenerado, probablemente al promover la dispersión de semillas desde los frutos serotinos de esta especie, a la par que reduce la competencia con otras especies vegetales, y de hecho amplifica los efectos de la meteorología reseñados anteriormente (ELVIRA et al 2021). Así mismo, unas condiciones más húmedas, estimadas como una mayor distancia al límite seco del nicho de la especie, en los años posteriores al fuego favorece el crecimiento de los pinos establecidos. Sin embargo, unas condiciones secas en alguno de los primeros años posteriores al fuego pueden tener un efecto positivo en el éxito de estos árboles jóvenes, probablemente debido al efecto deletéreo de individuos competidores próximos, los cuales tendrían un papel importante en el crecimiento del regenerado, reduciendo su cobertura, aunque promuevan su crecimiento en altura.

A nivel de comunidad, las condiciones climáticas previas y posteriores al fuego, relativas al NCE, determinan la resiliencia post-incendio, referida a la trayectoria de referencia de las parcelas no quemadas (regímenes ecológicos dinámicos, EDR), en bosques de *P. halepensis* de Cataluña y Murcia y de *P. nigra* de Cataluña, en combinación con el efecto de la severidad del incendio. Los bosques ubicados más cerca del límite climático de sus especies fueron menos afectados por el incendio (menor amplitud de cambio), en términos de estructura y composición, que los que tenían especies más próximas a su óptimo climático cuando la severidad fue baja, pero este patrón desapareció en parcelas que experimentaron una alta severidad.



A su vez, la recuperación del bosque fue mayor en las parcelas de *P. halepensis* y *P. nigra* de Cataluña con especies más próximas a su óptimo climático, cuando las severidades no habían sido muy pronunciadas. Cuando la severidad es alta, en Cataluña la recuperación de las parcelas de *P. nigra* es muy baja, independientemente de la posición de las condiciones climáticas en el NCE, a diferencia de los bosques de *P. halepensis*, que presentan mejor recuperación en parcelas con especies más próximas al límite climático. Este patrón se corresponde con la bien conocida capacidad de regeneración del pino carrasco después de incendio, a diferencia de lo que ocurre en el pino. Finalmente, unas condiciones más alejadas del límite climático de las especies del bosque en los años anteriores y posteriores (3 años) al incendio favorecen su resiliencia en términos de estructura y composición (cambio neto respecto a las trayectorias de referencia de parcelas no quemadas), mientras que si estas condiciones se han prolongado antes del incendio (10 años), la disminuyen.

4.4. Cambios en la composición de especies

Después de los episodios recientes de mortalidad en bosques de regiones templadas y boreales, sólo en aproximadamente un 33% de los casos aparece una tenencia a corto plazo a un auto-reemplazamiento de las especies dominantes previas al episodio. En el 28% de los casos la especie reemplazante es también arbórea, mientras que en un 39% la tendencia sería a una sustitución por formaciones arbustivas o herbáceas (BATLLORI et al 2020). Estos cambios que afectan a la estructura y composición de los bosques son más acusados cuando las condiciones son menos húmedas después del episodio de mortalidad. A su vez, las especies reemplazantes tienden a vivir en condiciones más secas del espacio climático común, lo cual lleva a una tendencia en la que en el 55% de los casos, las comunidades posteriores al episodio presentan unos óptimos climáticos más áridos y con mayor estacionalidad de las precipitaciones. En contraposición, sólo en el 24% de los casos, el reemplazamiento se produce por especies de ambientes más húmedos que la especie dominante previa, probablemente debido a que estas especies reemplazantes pueden vivir en un amplio rango bioclimático. Finalmente, en el 21% de los casos no aparece un cambio relevante en la caracterización climática de las especies reemplazantes. El resultado es que los bosques dominados por especies más húmedas presentan una tendencia a corto plazo a ser reemplazados por comunidades más xéricas. Los cambios entre la idoneidad climática de las especies previamente dominantes y las reemplazantes tienden a incrementarse con el tiempo, en gran parte debido a una mayor abundancia de las especies más xéricas, y por tanto con menor idoneidad climática en las condiciones previas al episodio, tal y como se aprecia en bosques del sur de Europa (LLORET et al 2022). Estos cambios también tienden a ser más acentuados cuando la especie previa dominante presenta valores altos de idoneidad climática, reflejando la vulnerabilidad a los episodios de decaimiento de estas especies en localidades próximas a su óptimo climático, tal y como se ha comentado anteriormente. Finalmente, cabe constatar que la dinámica post-decaimiento y los patrones de sustitución de especies están determinados por otros factores, como los rasgos de las especies, particularmente los relacionados con la capacidad de rebrotar, las interacciones con otros agentes de perturbaciones, como los incendios, las plagas y los patógenos, o el legado de gestión anterior, especialmente si ha implicado replantaciones con especies exóticas.

5. Discusión

5.1. ¿Qué hemos aprendido sobre el decaimiento y la regeneración post-incendio

aplicando la caracterización del nicho climático de las especies?

Los estudios realizados muestran lo adecuado y oportuno de utilizar la caracterización climática de las especies para analizar las respuestas de poblaciones y comunidades ante eventos climáticos, como episodios de sequía y olas de calor. También muestran su utilidad para analizar las primeras fases de regeneración después de perturbaciones como incendios, o la vulnerabilidad a plagas, donde el clima tiene un papel importante. La actual situación de cambio climático aumenta el potencial de estas aproximaciones analíticas, ante el incremento de extremos climáticos, juntamente con la tendencia generalizada al calentamiento. Por tanto, la caracterización climática de las especies es particularmente apropiada ante dichas situaciones extremas, aunque la capacidad predictiva de los modelos de idoneidad climática pueda disminuir a la hora de explicar patrones geográficos de procesos, como el crecimiento arbóreo, en los que el impacto del clima queda diluido por otros factores (VAN DER MAATEN et al 2016).

En particular, la adecuación de esta aproximación bioclimática se pone de manifiesto por las repetidas evidencias de que los episodios de mortalidad forestal se corresponden con disminuciones de la idoneidad climática, o por un acercamiento a los límites del NCE, que pueden incluso hacer que las condiciones experimentadas por las poblaciones se sitúen más allá de las estimaciones del nicho efectivo de la especie, definido en base a condiciones históricas. En el caso de las afectaciones por escolitinos, esta disminución de la idoneidad climática del árbol huésped aparece simultánea al incremento de la idoneidad de los insectos. Esto corrobora la utilidad de una caracterización bioclimática de las especies frente a análisis exclusivamente basados en datos climáticos directos, sin una traducción en la biología de las especies.

Sin embargo, la hipótesis de que las poblaciones que se encuentran más próximas al límite de su NCE son más vulnerables no se cumple siempre. Nuestros estudios demuestran que poblaciones que han vivido históricamente en lugares climáticamente idóneos, próximos al óptimo climático, también pueden ser vulnerables. Es necesario interpretar la localización en el NCE en combinación con otros factores que determinan las características genéticas y funcionales en las poblaciones y que, eventualmente, pueden conllevar procesos de aclimatación que otorguen resistencia a las poblaciones situadas próximas a los límites de tolerancia, o que incrementen la vulnerabilidad de poblaciones que históricamente han experimentado unas condiciones favorables (CAVIN & JUMP 2016; JUMP et al 2017). Otros factores que modifican el papel de la localización en el NCE son los relacionados con las interacciones bióticas, particularmente las antagonistas, sobre todo cuando éstas, a su vez, dependen de las condiciones climáticas. Así, unas condiciones idóneas para una especie forestal pueden serlo aún más para una plaga, produciendo un aumento de la afectación cuando se combinan altas idoneidades del árbol huésped y el insecto (JAIME et al 2022). Alternativamente, unas condiciones climáticas poco idóneas para una especie pueden serlo aún menos para especies competidoras, produciendo un resultado beneficioso en condiciones adversas (ELVIRA et al 2021). Finalmente, las características del régimen de perturbación o de los propios eventos climáticos, y en particular su severidad y recurrencia, pueden amplificar los efectos negativos de una baja idoneidad climática, o, por el contrario, amortiguarlos a través de su impacto diferenciado en especies antagonistas. A su vez, la calidad de la estación, puede jugar un papel similar amplificando o diluyendo el efecto de la idoneidad

climática. Finalmente, es importante considerar también el legado de gestión, que determina las características estructurales y de composición de los rodales, y que hemos visto que puede determinar el grado y el signo de las interacciones bióticas.

Una de las conclusiones relevantes que emerge de los estudios realizados es la importancia de considerar la variabilidad de las condiciones climáticas, trasladadas al espacio climático de las especies. Esto se manifiesta en los mejores resultados obtenidos cuando los nichos climáticos se elaboran considerando la variabilidad interanual, y no los promedios para los periodos de referencia establecidos. Este uso de la variabilidad interanual para elaborar los NCEs es especialmente importante cuando consideramos las respuestas a episodios climáticos extremos, cuya ubicación en el NCE puede llegar a quedar fuera del espacio climático estimado en base a un período histórico de referencia. Por tanto, cuando se analizan procesos que ocurren a una escala anual, como el establecimiento de plántulas o el crecimiento de los árboles, es importante correlacionarlos con la correspondiente variabilidad climática en el espacio ambiental, o en términos de variabilidad de la idoneidad climática. En ocasiones es interesante utilizar ventanas temporales para captar respuestas retardadas, ya que los procesos ecológicos no están perfectamente acoplados a la escala temporal en la que varían las condiciones meteorológicas. Por ejemplo, los años con situaciones climáticas extremas pueden tener efectos irreversibles como la muerte de los árboles, y afectar a las interacciones con otras especies, por ejemplo, reduciendo la competencia con otras especies más sensibles a esas condiciones extremas (ELVIRA et al 2025).

Una de las aplicaciones más interesantes del marco de trabajo de los NCEs es la estandarización de como las condiciones climáticas son experimentadas por diferentes especies en una misma situación espacial y temporal. Esta estandarización ha permitido comprobar como los episodios de decaimiento inducido por la sequía están favoreciendo un filtrado de especies que conduce a comunidades con mayor afinidad climática a condiciones termófilas y áridas (BATLLORI et al 2020). Esta tendencia concuerda con la termalización de especies y comunidades como consecuencia del cambio climático apuntada por varios autores (ZELLWEGGER et al 2020), o con un aumento de especies con distribución semiárida en experimentos de manipulación de sequía (BILTON et al 2016). El análisis mediante la caracterización del NCE permite discernir las variables climáticas más determinantes de estos cambios, por ejemplo, mediante la evaluación del desequilibrio climático de las comunidades, es decir, de la diferencia entre el clima observado y el clima inferido a partir del óptimo climático de las especies de la comunidad (BLONDER et al 2017).

Aunque a medio plazo cabe esperar que las especies adecuen su distribución a un nuevo entorno mediante plasticidad fenotípica, adaptación, migración o extinción, esto se traduce a nivel de comunidad en cambios en la abundancia relativa de las especies. Nuestros estudios muestran que estas transformaciones se están acelerando como resultado de los episodios de mortalidad forestal. Estos procesos, sin embargo, no son inmediatos. Con frecuencia, la dinámica post-decaimiento observada puede interpretarse como una sucesión secundaria (BATLLORI et al 2020). Aún así, muchos bosques presentan una notable capacidad de auto-reemplazamiento de las especies dominantes, es decir de una resiliencia climática en términos de sus características bioclimáticas. Sin embargo, es notable que en general se puedan apreciar ya una tendencia a estas transformaciones en las características bioclimáticas de los bosques más acordes con las condiciones



climáticas futuras, probablemente por reajustes en la abundancia relativa de las especies. Puesto que no ha habido tiempo para migraciones sustanciales, el mecanismo principal se basaría en el balance entre la mortalidad de las especies dominantes y la regeneración diferencial de las especies tras el evento climático, de forma que las especies de ambientes más áridos y térmicos tendrían más posibilidad de resistir el episodio de sequía.

5.2. ¿Qué hemos aprendido desde el punto de vista metodológico?

La caracterización climática de las especies tiene una larga tradición, basada en adjudicar las especies a tipos o categorías climáticos, que suelen corresponderse con su distribución geográfica. Esta información a nivel de especies puede escalarse a nivel de comunidad y se ha utilizado para describir cambios asociados al cambio climático (por ejemplo, PEREZ-NAVARRO et al 2023). Las caracterizaciones basadas en datos cuantitativos, como los índices de idoneidad climática o las métricas usadas para medir la posición de las poblaciones en el espacio climático de la especie, permiten mejores comparaciones entre poblaciones, especies y comunidades, así como establecer trayectorias en el tiempo (PEREZ-NAVARRO et al 2023), y realizar proyecciones en escenarios climáticos (ALGAR et al 2009). Los índices de idoneidad climática se suelen obtener a través de procedimientos estadísticos que integran diferentes variables climáticas y los resultados pueden llegar a ser sensibles al algoritmo empleado, por lo que se recomienda emplear diferentes métodos y ensamblar los resultados (ARAUJO & NEW 2007). La construcción del NCE permite discernir mejor la contribución de las distintas variables climáticas, calcular diferentes métricas que ayuden a interpretar mejor los procesos ecológicos (p.e., distancias al centroide o al límite) y escalar de forma integrada diferentes especies, al compartir el mismo espacio ambiental. De hecho, se pueden estimar índices de idoneidad climática estandarizando los valores de las funciones de densidad kernel empleadas para construir los nichos de las especies a partir de sus ocurrencias (PEREZ-NAVARRO 2020). Cuando se aplican distancias de las poblaciones consideradas al centroide o al límite del nicho, es importante tener en cuenta la topología del volumen de dicho nicho, ya que un determinado valor de distancia puede corresponder a situaciones más o menos alejadas del límite. Por ese motivo, se recomienda utilizar índices compuestos de distancia que consideren sus valores relativos. Así mismo, para una interpretación ecológica de las distancias los límites del nicho es importante determinar a qué parte del gradiente climático (por ejemplo, más o menos árido o cálido) corresponde dicho límite (BATLLORI et al 2020; ELVIRA et al 2021).

Por tanto, en general, el empleo de los nichos climáticos es particularmente adecuado cuando se quiere analizar en detalle el papel de variables climáticas biológicamente relevantes, y su variabilidad interanual incluyendo situaciones extremas, así como cuando se quiere trabajar a nivel de comunidad. Esta metodología es muy flexible a la hora de proyectar las localidades y periodos concretos que se quieran analizar en el espacio climático (por ejemplo, antes y después de perturbación, como incendios, ELVIRA et al 2021). Esta flexibilidad se pone de manifiesto a la hora de integrar en un mismo espacio climático el nicho de especies que están interactuando, como es el caso de árboles huéspedes y escolitinos que los infestan, permitiendo incluso analizar diferentes fases del desarrollo de la infestación (JAIME et al 2022).



La construcción de espacios climáticos a partir de datos anuales se ha revelado una práctica particularmente recomendable para definir mejor las situaciones climáticas extremas actuales en relación a la variabilidad climática histórica. El uso de valores promedio reduce el espacio ambiental que realmente es ocupado por las especies y puede llevar a situar fuera del nicho de la especie valores climáticos, por ejemplo, de sequía, a pesar de que la especie haya podido persistir históricamente en situaciones similares en algún momento a lo largo de su área de distribución. Así mismo, cuando se analiza la variabilidad climática experimentada por una población, es relevante considerar el papel de los años con condiciones extremas (por ejemplo, distancia al centroide o al límite del nicho en los años climáticamente más áridos o calurosos de un periodo determinado) (ELVIRA et al 2025).

Finalmente, es posible aplicar el marco de NCE al conjunto de la comunidad forestal promediando (y en su caso ponderando cada especie por su abundancia relativa) los valores de los centroides de las diferentes especies que la componen. Esta métrica caracteriza climáticamente la comunidad al ubicarla en el espacio ambiental y correspondería al clima inferido para la comunidad. La desviación de este valor respecto al clima observado en un momento dado indica el desacoplamiento respecto el clima y recibe el nombre de desequilibrio climático. Aunque en general el cambio climático tiende a producir un desacoplamiento temporal entre los requerimientos climáticos de las especies y el nuevo clima (BERTRAND et al 2011), las situaciones de sequía, incluyendo los episodios de decaimiento forestal, pueden disminuir el desequilibrio al afectar más negativamente a aquellas especies más alejadas de su óptimo climático (PEREZ-NAVARRO et al 2023), actuando como filtros ambientales en favor de especies más adaptadas. Por el contrario, cualquier factor, como por ejemplo la facilitación en las fases de regeneración, que atenúe las condiciones macro-climáticas y desacople la abundancia de las especies respecto del clima tenderá a aumentar el valor de desequilibrio climático (DÍAZ-BORREGO et al 2024). Por tanto, este tipo de métricas que integran varias especies permiten analizar las respuestas de las comunidades en su conjunto al cambio climático, en combinación con otros factores, como las interacciones bióticas.

5.3 ¿Cuales son los desarrollos futuros en la utilización de los NCEs?

El análisis de las respuestas de los bosques al cambio climático mediante los NCEs tiene abierto numerosas líneas de desarrollo. En primer lugar, es importante avanzar en la comparación de su capacidad predictiva con la del uso de variables climáticas de resolución más precisa que se acerquen a las condiciones directamente experimentadas por las especies. Para procesos que tienen lugar a escalas microlocales o en los que intervienen factores alejados de la influencia del clima, el uso de métricas basadas en los patrones de distribución geográfica y en datos climáticos a nivel de mesoescala (p.e. 1x1 km) probablemente carezca de la suficiente precisión. Estas métricas no se ajustarían a las resoluciones espacio-temporales locales a las que operan la reproducción, el establecimiento, el crecimiento o la mortalidad. Sin embargo, en los últimos años se están desarrollando aproximaciones estadísticas para acoplar la información climática disponible a nivel de mesoescala con datos microclimáticos (KEMPPINNEN et al 2024). Estas metodologías pueden ayudar, por ejemplo, a definir mejor el NCE aplicable a las diferentes fases del ciclo de vida de las especies, las cuales suelen

tener distintos requerimientos climáticos (GRUBB 1977) o interpretar mejor las respuestas locales ante la variabilidad climática.

El marco de trabajo de los NCEs también permite integrar diferentes especies en el mismo espacio ambiental. Esto facilita profundizar en el análisis de las relaciones entre especies. Por ejemplo, se puede estimar el solapamiento entre sus nichos climáticos, el cual es particularmente relevante en las relaciones antagonistas, como entre árboles huésped y sus plagas. Esta aproximación puede ser muy útil para elaborar mapas de vulnerabilidad a plagas en escenarios futuros. Por otro lado, las métricas integradas de la caracterización climática de las comunidades forestales (p.e, desequilibrio climático) a lo largo del tiempo nos informan de la capacidad de la comunidad para seguir en equilibrio con las condiciones climáticas a la velocidad impuesta por el cambio climático (PEREZ-NAVARRO et al 2023), o la capacidad de amortiguar por parte de la cubierta forestal el impacto de los extremos climáticos en el regenerado (DE FRENNE et al 2013; DIAZ-BORREGO et al 2024). Alternativamente, se puede explorar el nicho climático de la comunidad analizando los patrones de solapamiento o diferenciación de los nichos climáticos de las diferentes especies coexistentes, o utilizando métricas de diversidad del NCE, análogas a las empleadas para caracterizar la diversidad funcional de las comunidades (VILLEGER et al 2008). Además, las métricas que caracterizan climáticamente las especies y las comunidades forestales, pueden correlacionarse con sus rasgos funcionales, teniendo en cuenta el legado filogenético. Partiendo de la hipótesis de una correspondencia entre la caracterización climática y los síndromes funcionales (LI & PRENTICE 2024), se puede escalar a nivel de comunidad para investigar el papel de la diversidad funcional en la respuesta a la variabilidad y la tendencia climática asociada al cambio climático, de forma integrada en los NCEs, así como una nueva generación de SDMs que integre los rasgos funcionales de las especies (BENITO GARZON et al. 2019).

De hecho, los NCEs son una herramienta especialmente útil para proyectar la dinámica de los bosques en escenarios futuros de cambio climático. Los modelos de distribución de especies (SDMs) han sido ampliamente utilizados para realizar este tipo de proyecciones (DEL RIO et al 2021), a pesar de sus constricciones metodológicas (PEREZ-NAVARRO et al 2020). Las limitaciones de utilizar modelos correlacionales basados exclusivamente en variables climáticas se han abordado incorporando otros factores, como, por ejemplo, la capacidad de migrar en el territorio (HAMANN & AITKEN 2012). Alternativamente, se han desarrollado modelos basados en procesos, a su vez, dependientes del clima, ya sea considerando el funcionamiento ecofisiológico (por ejemplo, DE CACERES et al 2023), o el demográfico (MARGALEF-MARRASE et al 2023). Estos modelos tendrían la capacidad de realizar proyecciones en el futuro, incorporando alternativas de gestión, además de diferentes escenarios climáticos (AMEZTEGUI et al 2024). La comparación entre modelos correlacionales y funcionales muestra a grandes rasgos una convergencia de sus resultados (SERRA-DIAZ et al 2013), pero se necesita una mayor integración entre ellos. Por ejemplo, en los modelos basados en procesos se pueden incorporar las métricas derivadas de los NCEs, en combinación con los datos climáticos directos (MARGALEF-MARRASE et al 2023). Este esfuerzo de modelización debe encauzarse no sólo para la mejor comprensión de los procesos implicados, sino para proyectar también con más precisión las tendencias de cambio en los bosques y su vulnerabilidad y sostenibilidad multifuncional ante diferentes alternativas de uso en el contexto climático actual y futuro.

6. Conclusiones

El marco de trabajo del NCE está permitiendo interpretar mejor la respuesta de los bosques a eventos extremos derivados del cambio ambiental, como los episodios de decaimiento o los incendios forestales, en los que el clima juega un papel decisivo. Así, es común que los episodios de decaimiento coincidan con una disminución de la idoneidad climática o un acercamiento a los límites del NCE. El grado de disminución de la idoneidad aparece más determinante que las condiciones climáticas históricas que han experimentado las poblaciones, trasladadas al NCE. Tanto las poblaciones que han crecido en condiciones favorables como los que han vivido cerca de los límites de tolerancia de la especie pueden ser vulnerables a episodios de mortalidad asociados a la sequía y las altas temperaturas. Los procesos de mala adaptación a la sequía en las poblaciones que han crecido en condiciones favorables más húmedas, y de aclimatación en las que han persistido en situaciones secas desfavorables, explicarían estos patrones. La complejidad del rol del NCE se pone de manifiesto cuando incorporamos interacciones entre diferentes especies, como los ataques por escolitinos. La aparición de situaciones climáticas favorables para el insecto hace que incluso condiciones adecuadas para el árbol huésped puedan contribuir a un mayor éxito de la infestación.

La utilización del NCE también ayuda a explicar los procesos de resiliencia y regeneración posteriores a los incendios, poniendo de relieve la importancia de las condiciones climáticas tanto posteriores como anteriores al incendio. Estos efectos pueden ser complejos cuando las condiciones climáticas afectan sustancialmente a otras especies potencialmente competidoras.

Finalmente, la aplicación del NCE permite identificar las tendencias a cambios en las características climáticas de las comunidades forestales, con un incremento de las especies con distribución en regiones más cálidas y áridas. Los episodios de decaimiento inducidos por sequía y olas de calor aparecen como detonantes a escala global de estos cambios, al actuar como filtros en favor de este tipo de especies.

En conclusión, el NCE aparece como una herramienta útil no sólo para evaluar las modificaciones asociadas al cambio climático que están experimentando los bosques, sino para proyectar sus dinámicas futuras, considerando las alternativas de gestión que aseguren su sostenibilidad y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que proporcionan.

7. Agradecimientos

Los estudios descritos han sido financiados por los proyectos (CGL2012-32965, CGL2015-67419-R, CGL2017-87176-P, PID2020-115264RB-I00), del Gobierno de España, y los fondos del programa SGR (2017 SGR 1001, 2021 SGR 00849) y del proyecto 2023 CLIMA 00109 de la AGAUR (Generalitat de Catalunya), así como las diferentes becas y contratos de los programas FPU, FPI, Serra Hunter, BES, SEMP, Marie Skłodowska-Curie.

Los autores agradecen a todas las personas que han asistido en las campañas de campo y procesamiento de datos, y muy especialmente a M. Sánchez-Pinillos, R. Díaz Borrego, M.T. Sánchez Mejía, J.M. Moya, M.A. Esteve, J.M. Serra, J. Vayreda, T. Kitzberger, O. Broennimann y A. Guisan por su asesoramiento y colaboración en el

desarrollo de estas investigaciones.

8. Bibliografía

- ABATZGOLOU, J.T.; DOBROWSKI, S.Z.; PARKS, S.A.; HEGEWISCH, K.C.; 2018. Terraclimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data* 5:1958–2015
- ALGAR, A.C.; KHAROUBA, H.M.; YOUNG E.R.; KERR, J.T.; 2009. Predicting the future of species diversity: macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography* 32:22–33
- ALLEN, C.D.; BRESHEARS D.D.; McDOWELL N.G.; 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6:1–55
- AMEZTEGUI, A.; COLL, L.; DE CACERES, M.; MORAN-ORDOÑEZ, A.; 2024. Disturbance impacts on Mediterranean forests across climate and management scenarios. *J Environ Manag*:123193
- ARAUJO, M.B.; NEW M.; 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol Evol* 22:42–47
- BASTIEN, P.; VINZI V.E.; TENENHAUS M.; 2005. PLS generalised linear regression. *Comput Stat Data Anal* 48:17–46
- BATLLORI, E.; De Cáceres M.; Brotons L.; Ackerly D.; Moritz M., Lloret, F.; 2019. Compound fire-drought regimes promote ecosystem transitions in Mediterranean ecosystem. *J Ecol* 107:1189–1198.
- BATLLORI, E.; et al.; 2020. Forest and woodland replacement patterns following drought-related mortality. *PNAS* 117:29720–29729
- BENITO GARZON, M.; ROBSON, T.M.; HAMPE, A.; 2019. Δ TraitSDMs: species distribution models that account for local adaptation and phenotypic plasticity. *New Phytologist* 222:1757–1765
- BERTRAND, R.; et al.; 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479: 517–520
- BILTON, M.C.; METZ, J.; TIELBORGER, K.; 2016. Climatic niche groups: A novel application of a common assumption predicting plant community response to climate change. *Perspectives Plant Ecol Evol Syst* 19:61–69
- BLONDER, B.; et al.; 2015. Linking environmental filtering and disequilibrium biogeography with a community climate framework. *Ecology* 96:972–985
- BROENNIMANN, O.; et al.; 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Glob Ecol Biogeogr* 21:481–497
- CHACON, J., DUONG T.; 2018. Multivariate kernel smoothing and its applications, Chapman and Hall/CRC, New York
- CAVIN, L.; JUMP, A.S.; 2016. Highest drought sensitivity and lowest resistance to growth suppression are found in the range core of the tree *Fagus sylvatica* L. not the equatorial range edge. *Glob Change Biol* 23: 362–379
- DE CACERES, M.; et al.; 2023. MEDFATE 2.9.3: a trait-enabled model to simulate Mediterranean forest function and dynamics at regional scales. *Geosci Model Develop* 16:3165–3201
- DE FRENNE P.; et al.; 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *PNAS* 110:18561–18565
- DEL RIO S.; CANAS, R.; CANO-ORTIZ, A.; MUSARELLA, C.; PINTO-GOMES, C.; PENAS, A.; 2021. Modelling the impacts of climate change on habitat suitability and vulnerability in deciduous forests in Spain. *Ecol Indic* 131:108202
- DIAZ-BORREGO R.; PÉREZ-NAVARRO M.A.; JAIME L.A.; LLORET F.; 2024. Climatic



disequilibrium of recruit communities across a drought-induced die-off gradient in Mediterranean shrubland. *Oikos*:e10465

DUANE, A., CASTELLNOU M., BROTONS L.; 2021. Towards a comprehensive look at global drivers of novel extreme wildfire events. *Clim Change* 165:43

EICHHORN, J., ROSKAMS P., POTOIC N., TIMMERMAN V., FERRETTI M., MUES V., WULFF S.; 2016. Part IV: Visual assessment of crown condition and damaging agents. In Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests (UNECE ICP). Eberswalde, Germany

ELVIRA, N.J.; LLORET F.; JAIME L.; MARGALEF-MARRASE J.; PÉREZ-NAVARRO M.A.; BATLLORI E.; 2021. Species climatic niche explains post-fire regeneration of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) under compounded effects of fire and drought. *Sci Tot Envir* 798: 149308

ELVIRA, N.J.; 2025. Resilience of Mediterranean forests in front of compound fire-drought regimes: the role of the species climatic niche. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma Barcelona

FICK, S.E.; HIJMANS R.J.; 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 37:4302–4315

GAZOL, A.; CAMARERO, J.J.; 2022. Compound climate events increase tree drought mortality across European forests. *Sci Total Environ* 816:151604

GBIF; 2020. Global Biodiversity Information Facility. Retrieved from <http://www.gbif.org>

GRUBB, P.J.; 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev* 52:107–145

GUISAN, A.; THUILLER, W.; ZIMMERMANN, N.E.; 2017. Habitat suitability and distribution models: With Applications in R. Cambridge University Press

GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N.E.; 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model* 135:147–186

HAMANN, A.; AITKEN, N.S.; 2012. Conservation planning under climate change: Accounting for adaptive potential and migration capacity in species distribution models. *Div Dist* 19: 269-280

HAMMOND, W.M.; et al.; 2022. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nature Communications* 13:1761

HARTMANN, H.; et al.; 2022. Climate change risks to global forest health: emergence of unexpected events of elevated tree mortality worldwide. *Ann Rev Plant Biol* 73:673–702

HART, S.J.; VEBLEN T.T.; 2015. Detection of spruce beetle-induced tree mortality using high- and medium-resolution remotely sensed imagery. *Remote Sens Environ* 168:134–145

HART, S.J.; VEBLEN T.T.; SCHNEIDER D.; MOLOTCH N.P.; 2017. Summer and winter drought drive the initiation and spread of spruce beetle outbreak. *Ecology* 98:2698–2707

KARGER, D.N.; et al.; 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4:170122

KEMPPINEN, J.; et al.; 2024. Microclimate, an important part of ecology and biogeography. *Glob Ecol Biog* 33:e13834

KOOT, P.; 1997. Overview Aerial Survey Standards for British Columbia and Yukon. Victoria, BC: Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre

JAIME, L.; BATLLORI, E.; MARGALEF-MARRASE, J.; PÉREZ-NAVARRO, M.A.; LLORET, F.; 2019. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) mortality is explained by the climatic



- suitability of both host tree and bark beetle populations. *For Ecol Mang* 448:119-129
- JAIME, L.; HART S.J.; LLORET F.; VEBLEN T.T.; ANDRUS R.; RODMAN K.; BATLLORI E.; 2021. Species climatic suitability explains insect-host dynamics in the Southern Rocky Mountains, USA. *Ecosystems* 25:91-104
- JAIME, L.; BATLLORI E.; FERRETTI M.; LLORET F.; 2022. Climatic and stand drivers of forest resistance to recent bark beetle disturbance in European coniferous forests. *Glob Change Biol* 28:2830-2841
- JUMP, A.; RUIZ BENITO, P.; GREENWOOD, S.; ALLEN, C.; KITZBERGER, T.; FENSHAM, R.; MARTINEZ-VILALTA, J.; LLORET, F. 2017. Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global spectrum of drought-induced forest dieback. *Glob Change Biol* 23:3742-3753
- LECINA-DIAZ, J.; et al.; 2020. Characterizing forest vulnerability and risk to climate-change hazards. *Front Ecol Environ* 19:126-133
- LI, J.; PRENTICE, I.C.; 2024. Global patterns of plant functional traits and their relationships to climate. *Communications Biology* 7:1136
- LLORET, F.; 2012. Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas* 21:85-90
- LLORET, F.; KITZBERGER, T.; 2018. Historical and event-based bioclimatic suitability predict regional forest vulnerability to compound effects of severe drought and bark beetle infestation. *Glob Change Biol* 24:1952-1964
- LLORET, F.; JAIME L.; MARGALEF-MARRASE J.; PÉREZ-NAVARRO M.A.; BATLLORI E.; 2022. Short-term resilience after drought-induced die-off in SW European forests. *Sci Tot Envir* 806(Pt 4):150940
- LORENZ, M.; FISCHER R.; 2013. Pan-European forest monitoring: An overview. In M. Ferretti & R. Fischer (Eds.), *Forest monitoring* (Vol.12, pp. 19–32). Elsevier Development in Environmental Science
- MARGALEF-MARRASE, J.; PEREZ-NAVARRO, M.A.; LLORET, F.; 2020. Relationship between heatwave-induced forest die-off and climatic suitability in multiple tree species. *Glob Change Biol* 26:3134-3146
- MARGALEF-MARRASE, J.; MOLOWNY-HORAS, R.; JAIME, L.; LLORET, F.; 2023. Modelling the dynamics of *Pinus sylvestris* forests after a die-off event under climate change scenarios. *Sci Tot Environ* 856:159063
- McCONNELL, T.J.; JOHNSON, E.W.; BURNS B.; 2000. A Guide to Conducting Aerial sketchmapping Surveys. FHTET 00–01. Forest Health Technology Enterprise Team, USDA Forest Service, Fort Collins, Colorado, USA
- McDOWELL, N.G.; et al.; 2022. Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO₂ and vapour pressure deficit. *Nature Reviews Earth Env* 3:294–308
- MEDDENS, A.J.H.; HICKE J.A.; FERGUSON C.A.; 2012. Spatiotemporal patterns of observed bark beetle-caused tree mortality in British Columbia and the western United States. *Ecol Appl* 22:1876–1891.
- PARKS, S.A.; HOLSINGER, L.M.; VOSS, M.A.; LOEHMAN, R.A.; ROBINSON, N.P.; 2018. Mean composite fire severity metrics computed with google earth engine offer improved accuracy and expanded mapping potential. *Remote Sens* 10:879
- PEREZ-NAVARRO, M.A.; BROENNIMANN, O.; ESTEVE, M.A.; MOYA-PEREZ, J.M.; CARREÑO, M.F.; GUISAN A.; LLORET F.; 2020. Temporal variability is key to modelling the climatic niche. *Div Dist* 27:473-484
- PEREZ-NAVARRO, M.A.; GUISAN, A.; BROENNIMANN, O.; ESTEVE, M.A.; BAGARIA, G.; LLORET, F.; 2022. Comparing climatic suitability and niche distances to explain populations responses to extreme climatic events. *Ecography* 11:e06263
- PEREZ-NAVARRO, M.A.; LLORET, F.; OGAYA, R.; ESTIARTE, M.; PEÑUELAS, J.;



2023. Decrease in climatic disequilibrium associated with climate change in Mediterranean plant communities. *J Ecol* 112:291-304
- PHILLIPS, S.J.; ANDERSON, R.P.; SHAPIRE, R.E.; 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecol Model* 190:231-259
- RUE, H.; MARTINO, S.; CHOPIN, N.; 2009. Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models using integrated nested Laplace approximations. *J R Stat Soc* 71:319-392
- SANCHEZ-PINILLOS, M.; KEFI, S.; DE CACERES, M.; DAKOS, V.; 2023. Ecological dynamic regimes: Identification, characterization, and comparison. *Ecol Monogr* 9:e1589
- SANCHEZ-PINILLOS, M.; DAKOS, V.; KEFI, S.; 2024. Ecological dynamic regimes: A key concept for assessing ecological resilience. *Biol Conserv* 289:110409
- SERRA-DIAZ, J.M.; KEENAN, T.F.; NINYEROLA, N.; SABATÉ, S.; GRACIA, C.; LLORET, F.; 2013. Geographical patterns of congruence and incongruence between correlative species distribution models and a process-based ecophysiological growth mode. *J Biogeogr* 40:1928-1938
- TURCO, M.; ROSA-CANOVAS, J.J.; BEDIA, J.; JEREZ, S.; MONTAVEZ, J.P.; LLASAT, M.C.; PROVENZALE, A.; 2018. Exacerbated fires in Mediterranean Europe due to anthropogenic warming projected with non-stationary climate-fire models. *Nature Communications* 9:3821
- VAN DER MAATEN, E.; et al.; 2016. Species distribution models predict temporal but not spatial variation in forest growth. *Ecol Evol* 7:2585-2594
- VICENTE-SERRANO, S.M.; BEGUERIA, S.; LOPEZ-MORENO, J.L.; 2010. A multi-scalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index - SPEI. *J Climate* 23:1696-1718
- VILLEGGER, S.; MASON, N.W.; MOUILLOT, D.; 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-30
- ZELLWEGER, F.; et al. 2020. Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science* 368:772-775
- ZOMER, R.J.; BOSSIO, D.A.; TRABUCCO, A.; YUANJIE, L.; GUPTA, D.C.; SINGH, V.P.; 2007. Trees and water: smallholder agroforestry on irrigated lands in Northern India. International Water Management Institute, Colombo, Sri Lanka, p. 45 IWMI Research Report 122
- ZOMER, R.; TRABUCCO, A.; BOSSIO, D.A.; van STRAATEN, O.; VERCHOT, L.V.; 2008. Climate change mitigation: a spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. *Agric Ecosyst Environ* 126:67-80