

Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas

L. Matías ^{1,*}

(1) Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences, University of Stirling, Stirling, FK9 4LA, UK

* Autor de correspondencia: L. Matías [luis.matiasresina@stir.ac.uk]

> Recibido el 28 de septiembre de 2012, aceptado el 6 de noviembre de 2012.

Matías, L. (2012). Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas* 21(3):91-96. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.12

Los cambios registrados en el clima durante las últimas décadas están afectando a la distribución y dinámica poblacional de las especies a una escala global, induciendo cambios en la fenología, en el crecimiento o en las interacciones bióticas. Estas alteraciones se espera sean más patentes en los márgenes de la distribución de las especies, donde pueden provocar expansiones o contracciones de rango. En este trabajo, revisaré los últimos avances en el estudio de la dinámica poblacional de especies arbóreas en sus límites altitudinales y latitudinales y cómo su distribución se ve afectada por los cambios en el patrón climático. Además, analizaré cómo los efectos de las variaciones en el clima pueden actuar conjuntamente con otros efectos indirectos, como es el caso de las alteraciones en algunas interacciones bióticas, entre las que destacan los cambios de distribución y presión de plagas, patógenos o herbívoros.

Palabras clave: cambio climático, interacciones bióticas, sequía, temperatura.

Matías, L. (2012). Changes in the distribution limits of tree species as a consequence of climate variations. *Ecosistemas* 21(3):91-96. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.12

Changes in climate registered during the last decades are affecting the distribution and population dynamics of plant species at a global scale, inducing changes in phenology, growth and biotic interactions. These alterations are expected to be most evident at species range edges, where they can result in range expansions or contractions. In this paper, I will review the last knowledge in the study of the population dynamics of tree species at their altitudinal and latitudinal range limits, and how their distribution might be affected by the alteration of the climatic pattern. In addition, I will analyse how climate change may induce indirect effects on plant populations through the alteration of biotic interactions, such as the modification of the intensity and distribution of pests, pathogens and herbivores.

Keywords: biotic interactions, climate change, drought, temperature.

Introducción

Las especies vegetales no muestran una distribución global, sino que se restringen a unos determinados rangos geográficos donde los factores históricos les permitieron formarse o colonizar, y donde actualmente existen una serie de condiciones bióticas y abióticas aptas para el crecimiento y la reproducción (Woodward 1987). Sin embargo, los importantes cambios en el clima que se están registrando a escala global (IPCC 2007) están alterando estas condiciones, induciendo cambios en la fenología, crecimiento o en la dinámica poblacional de muchas especies (Nemani et al. 2003; Parmesan 2006; Parmesan y Yohe 2003), así como en las interacciones bióticas, ya sea por la alteración de éstas o por la aparición de otras nuevas (Hughes 2000; Suttle et al. 2007). A menudo, estos cambios son mucho más evidentes en los límites de distribución de las especies, donde las condiciones ecológicas ya se encuentran próximas a los límites de tolerancia y donde es previsible que las consecuencias sean mucho más severas (Hampe y Petit 2005). A nivel poblacional, estos cambios inducen alteraciones en los rangos de distribución, lo que puede tener unas importantes consecuencias para la estructura y el funcionamiento de las comunidades o para la conservación de las especies amenazadas (Parmesan y Yohe 2003; Walther 2010).

La expansión del rango de las especies está controlada por diferentes factores en sus límites meridional y septentrional. Así, mientras que en las zonas más próximas a los polos y de mayor altitud las bajas temperaturas son el factor limitante, en las zonas bajas o más cercanas al Ecuador la distribución se limita por una combinación de altas temperaturas y sequía (Woodward 1987). La principal diferencia entre ambas es que mientras que se espera que las bajas temperaturas que limitan en uno de los extremos sean menos severas durante las próximas décadas, la limitación por altas temperaturas y la sequía serán mucho más intensas en el otro extremo. La analogía entre altitud y latitud nos lleva a hablar, de forma simplificada de un frente de avance, tanto en los límites superiores de las zonas montañosas como en el límite norte de la distribución, donde las que las condiciones ecológicas dejan de ser limitantes, y de un frente de retroceso en las cotas más bajas de las montañas o en el límite meridional de la distribución, donde se esperan unas condiciones cada vez más adversas. Si los cambios en las condiciones climáticas inducen alteraciones en los límites de distribución de las especies, podemos diferenciar tres tipos de cambio de distribución en función de las zonas que se vean afectadas: (1) expansión de rango: si se aumenta la distribución por el frente de avance, pero no se producen cambios en el frente de retroceso; (2) contracción de rango: si se reduce el área ocupada

por la especie en el frente de retroceso y no hay cambios en el frente de avance; y (3) desplazamiento de rango: si se produce tanto un aumento de área en el frente de avance como una disminución en el frente de retroceso.

Los cambios en el clima pueden afectar a la dinámica de los ecosistemas mediante la introducción o extinción de especies o mediante cambios en la fenología, la fisiología o en la dinámica poblacional de muchas de sus especies (Parnesan 2006). Cabe esperar que las interacciones bióticas, tanto las mutualistas como las antagonistas, se vean alteradas o que aparezcan otras nuevas. Esta alteración puede modificar la respuesta individual de las especies a los cambios ambientales o generar efectos no aditivos que pueden llegar a tener importantes consecuencias sobre la dinámica del ecosistema (Bligler et al. 2006; Tylianakis et al. 2008; Van der Putten et al. 2010). Por tanto, es muy importante tener en cuenta los posibles cambios en las interacciones bióticas a la hora de estudiar las consecuencias del cambio climático sobre determinadas especies.

Dada la alta importancia de los cambios que se están produciendo durante las últimas décadas a nivel de ecosistema, en esta revisión discutiré los posibles efectos que los cambios en el clima pueden inducir en la distribución de las especies arbóreas no tropicales, resaltando la importancia de los límites del rango. En concreto, examinaré los cambios observados en los frentes de avance y de retroceso, así como en las interacciones bióticas que pueden afectar a la dinámica poblacional de estas especies y las posibles tendencias poblacionales que cabe esperar para las próximas décadas.

Frente de avance

Tanto la dinámica poblacional como el comportamiento de los individuos de las especies leñosas en el límite arbóreo están fuertemente determinados por la temperatura (Körner 2012). Por tanto, es lógico esperar cambios en el crecimiento, en la tasa reproductiva o en el reclutamiento ante las previsiones de calentamiento esperadas para las próximas décadas a escala global. Estos cambios serán mucho más evidentes en el frente de avance (tanto altitudinal como latitudinal) ya que el principal factor limitante aquí suelen ser las bajas temperaturas (Fig. 1). A corto plazo, estos cambios en el clima pueden alterar la tasa reproductiva, el reclutamiento, el crecimiento o la estructura de la población, mientras que a largo plazo pueden inducir cambios en el rango de distribución de las especies.

Reproducción

La producción de semillas esta fuertemente determinada por la temperatura en el frente de avance de las especies arbóreas (Pohtila 1980; Almqvist et al. 1998; Juntunen y Neuvonen 2006). A medida

que nos acercamos al límite forestal, la producción de semillas por unidad de área normalmente se reduce debido a cuatro razones principales: (1) aclaramiento del bosque y menor tamaño de los árboles; (2) mayores intervalos entre años buenos para la producción de semillas; (3) menor cantidad de frutos/semillas por biomasa arbórea; y (4) menor viabilidad de las semillas producidas (Körner 2012). Por lo tanto, un aumento global de la temperatura como el esperado para las próximas décadas podría tener un claro efecto sobre los puntos 2, 3 y 4 y, a medio-largo plazo, sobre el 1. De hecho, ya se ha registrado un aumento significativo en la producción de semillas en el límite norte de la distribución de algunas especies, como es el caso de *Pinus sylvestris* y *Picea abies* en el norte de Finlandia (Holtmeier y Broll 2011; Juntunen y Neuvonen 2006; Kullman 2007), lo que hace pensar que la limitación de semillas no sea un factor determinante para el avance del límite forestal en las próximas décadas.

Reclutamiento y crecimiento

En el límite forestal, se ha demostrado que las especies arbóreas responden de una forma más evidente al calentamiento que al enfriamiento de las condiciones ambientales (Kullman 1990), y una de las respuestas más claras es el establecimiento de nuevas plántulas y la densificación del banco de juveniles (Juntunen y Neuvonen 2006). Puesto que el reclutamiento es considerado como el factor más determinante en el control de las dinámicas poblacionales en el límite forestal (Rickebusch et al. 2007), el aumento que se ha detectado en la tasa de reclutamiento en algunas especies arbóreas a lo largo de su límite altitudinal o latitudinal de distribución (Harsch et al. 2009; Juntunen y Neuvonen 2006; Kullman 2002, 2010; Stöcklin y Körner 1999) puede indicar un avance del rango. Sin embargo, existe una elevada heterogeneidad espacial incluso dentro de la misma especie, a menudo controlada por factores locales como la topografía o la presencia de otras especies.

Al igual que la reproducción y el establecimiento, tanto el crecimiento primario como el secundario están fuertemente determinados por la temperatura en el límite forestal (Körner 1999; Mäkinen et al. 2000; Rickebusch et al. 2007). Durante las últimas décadas se han indicado numerosos ejemplos de aumentos de crecimiento directamente relacionados con una tendencia al alza de las temperaturas (MacDonald et al. 1998; Mathisen y Hofgaard 2011; Salmiinen y Jalkinen 2007), aportando evidencias de que la limitación por bajas temperaturas podría jugar un papel cada vez menos importante en un futuro próximo en la dinámica poblacional del límite forestal. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que un calentamiento del clima puede conllevar un aumento de la aridez, incluso en bosques boreales, lo que podría llegar a contrarrestar el efecto positivo del aumento de temperatura en algunos casos (Lloyd y Fastie 2002).

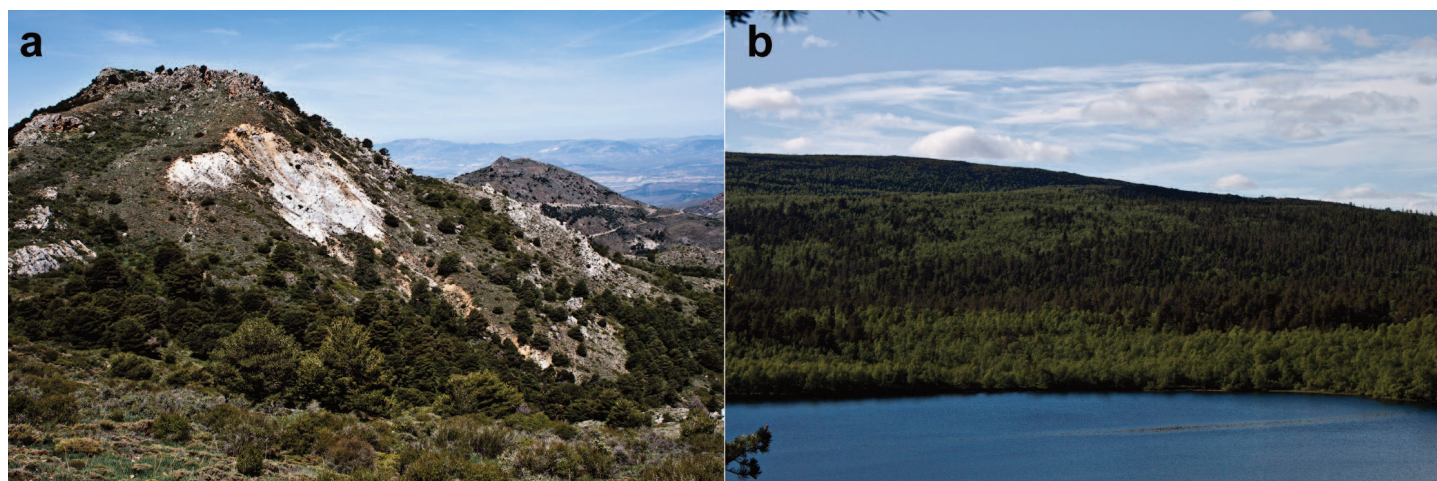


Figura 1. Límite altitudinal de del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) en los extremos de su distribución latitudinal: **a)** límite meridional (Sierra Nevada, España) y **b)** límite septentrional (Kevo, Finlandia). Foto: Luis Matías.

Tabla 1: Casos documentados de A: expansiones recientes de rango en altitud de especies forestales y B: eventos de mortalidad masiva asociados a sequía o altas temperaturas en los límites inferior o meridional de la distribución. Modificado de [Allen et al. \(2010\)](#) y de [Walther \(2003\)](#).

A. Expansiones de rango				
País	Periodo	Especie	Cambio altitudinal	Referencia
Canadá	150 años	<i>Picea glauca</i>	10-20 m	Szeicz y MacDonald (1995)
Rusia	Desde 1920	<i>Larix sibirica</i>	20-30 m	Shiyatov (2000)
Nueva Zelanda	60 años	<i>Nothofagus ssp.</i>	5-8 m	Wardle y Coleman (1992)
Suecia	50 años	<i>Betula pubescens</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Salix ssp.</i> , <i>Acer platanoides</i>	120-375 m	Kullman (2002)
España	Desde 1955	<i>Fagus sylvatica</i>	70 m	Peñuelas y Boada (2003)
Bulgaria	Desde 1970	<i>Pinus peuce</i>	130 m	Meshinev et al. (2000)
Finlandia	Desde 1983	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i>		Juntunen et al. (2002)
B. Mortalidad masiva				
País	Periodo	Especie	Causa mortalidad	Referencia
Suiza	1960-2004	<i>Pinus sylvestris</i>	Sequía	Bigler et al. (2006) ; Dobbertin et al. (2007) ; Wermelinger (2008)
Senegal	1972-1973	<i>Acacia senegal</i> , <i>Guiera senegalensis</i>	Sequía	Poupon (1980)
EEUU	1983-2004	<i>Pinus ssp.</i> , <i>Abies ssp.</i>	Sequía	van Mantgem y Stephenson (2007)
EEUU	1985-1995	<i>Pinus flexilis</i>	Sequía	Millar et al. (2007)
Arabia Saudí	1990	<i>Juniperus procera</i> , <i>J. excelsa</i>	Sequía	Fisher y Gardner (1995)
Austria	1990-1996	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>P. nigra</i>	Sequía	Cech y Tomiczek (1996)
Italia	1992	<i>Pinus sylvestris</i>	Sequía	Minerbi (1993)
Argentina	1998-1999	<i>Nothofagus dombeyi</i>	Sequía	Suarez et al. (2004)
Grecia	2000	<i>Pinus brutia</i>	Sequía	Körner et al. (2005)
Turquía	2002-2007	<i>Quercus ssp.</i> , <i>Juniperus ssp.</i> , <i>Pinus nigra</i> , <i>P. sylvestris</i> , <i>Abies cilicica</i>	Sequía	Semerci et al. (2008)
Marruecos	2002-2008	<i>Cedrus atlantica</i>	Sequía	El Abidine (2003) ; Adil (2008)
Francia	2003-2008	<i>Pinus sylvestris</i>	Sequía, temperatura	Vennetier et al. (2007) ; Thabeet et al. (2009)
España	2004-2006	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>P. nigra</i>	Sequía	Navarro-Cerrillo et al. (2007)

Avance del límite forestal

El incremento de 3 °C previsto para finales de este siglo por los principales modelos climáticos ([IPCC 2007](#)) implica que, al menos en teoría, un aumento altitudinal del límite forestal de 500 m podría ser plausible ([Grace et al. 2002](#)). De hecho, durante las dos últimas décadas se han encontrado numerosas evidencias de un aumento tanto en altitud como en latitud del límite arbóreo ([Tabla 1](#)). Sin embargo, aunque este aumento de 500 m podría ser posible en algunas zonas y para determinadas especies (ver por ejemplo [Kullman 2002](#); [Kullman y Öberg 2009](#)), este escenario no es real a una escala de paisaje, ya que los casos que se han descrito de avance rápido están limitados a unas zonas muy concretas con condiciones topográficas y microclimáticas favorables. Además, los cambios latitudinales de rango ocurren a distancias hasta mil veces mayores que en el caso de altitud, por lo que es muy probable que las limitaciones en la dispersión jueguen un papel muy importante en este caso ([Jump et al. 2009](#)). A pesar de estas evidencias, basándose en registros de cambios anteriores en el clima, encontramos que los cambios en la posición del límite forestal siempre tienen un retraso respecto a los cambios en el clima de al menos 50 años debido, entre otros factores, al desacople entre años buenos para la reproducción y para el establecimiento, el largo tiempo necesario para que un árbol establecido más allá del límite llegue a ser reproductor, o la presencia de eventos excepcionalmente fríos a pesar de una tendencia generalizada de crecimiento ([Körner 2012](#)). Por otro lado, a la hora de predecir los cambios futuros hay que tener en cuenta otra serie de factores además de los estrictamente

climáticos que pueden favorecer (como la existencia de árboles aislados que actúen como núcleos de dispersión o procesos de facilitación por la vegetación existente o las condiciones topográficas) o impedir (como competencia o herbivoría) el avance del límite forestal ([Slot et al. 2005](#); [Stöcklin y Körner 1999](#)).

Frente de retroceso

Los cambios en la dinámica poblacional de las especies arbóreas no son tan rápidos en el frente de retroceso como en el frente de avance debido principalmente a la alta longevidad y resiliencia de estas especies, que les hace persistir en una zona a pesar de que las condiciones ambientales sean adversas ([Hampe y Jump 2011](#)). Sin embargo, ya se han detectado numerosas evidencias sobre la posible contracción del rango de distribución de las especies arbóreas debido al aumento de las temperaturas y de la sequía. En esta sección comentaré algunas de ellas.

Uno de los principales procesos que se están viendo afectados en el frente de retroceso es el reclutamiento. Las fases de plántula y juvenil son las más sensibles a la sequía en el ciclo ontogenético de las especies arbóreas, al disminuir el crecimiento y elevar la tasa de mortalidad, pudiendo llegar incluso a un colapso total del reclutamiento durante los veranos más secos ([Castro et al. 2004](#); [Mendoza et al. 2009](#)). Si la frecuencia de estos eventos de sequía extrema se incrementa según lo esperado por los principales modelos climáticos ([IPCC 2007](#)), aquellas poblaciones que se encuentran en el frente de retroceso solo podrán reclutar nuevos individuos

durante los años excepcionalmente lluviosos (Matías et al. 2012), que a su vez también pueden reducir su frecuencia. A medio plazo, una disminución en el reclutamiento inducirá poblaciones envejecidas y con una estructura de edad desproporcionada. De igual forma, el crecimiento también se ve afectado de forma negativa por la sequía y el aumento de las temperaturas. La disminución en la precipitación no solo es capaz de reducir el crecimiento de forma progresiva (Bogino et al. 2009; Sánchez-Salguero et al. 2012a, b), sino que además la sucesión de varios años de sequía moderada reduce sensiblemente la capacidad de recuperación después de un evento extremo (Linares et al. 2012; Martínez-Vilalta et al. 2012a, b). Además, una reducción en el crecimiento durante varios años consecutivos lleva a un debilitamiento general de los individuos, que puede inducir importantes consecuencias a nivel poblacional como la mayor sensibilidad a patógenos o sequías extremas y, en última instancia, a la muerte del individuo (Bigler et al. 2006). Como consecuencia, en los últimos años se han detectado eventos de mortalidad masiva en poblaciones de árboles a escala global (Tabla 1) que, unidos a la baja tasa de reclutamiento, pueden llevar a contracciones repentinas del rango de distribución.

Cambios en las interacciones bióticas

Como hemos visto anteriormente, las actuales predicciones climáticas apoyan firmemente un cambio en la distribución de las especies. Sin embargo, cada vez hay más evidencias de que una alteración en el clima también tendrá importantes consecuencias sobre las interacciones bióticas (Tylianakis et al. 2008; Van der Putten et al. 2010). Los cambios en las condiciones climáticas no tienen por qué afectar por igual a todas las especies del ecosistema, lo que puede inducir tanto cambios en las interacciones bióticas existentes como la aparición de otras. Uno de los cambios más evidentes como respuesta a las variaciones de temperatura es el incremento de plagas y patógenos, especialmente de insectos y hongos (Bale et al. 2002; Neuvonen et al. 1999; Sikström et al. 2011). De forma general, se espera que el ataque a las especies arbóreas sea cada vez más intenso debido tanto a explosiones demográficas de las plagas y patógenos como a un aumento de su virulencia en respuesta a un incremento de temperatura (Dobbertin et al. 2007; Fabre et al. 2011; Juntunen y Neuvonen 2006), así como unas mayores consecuencias de los ataques debido al debilitamiento de los árboles inducido por la sequía en determinadas zonas (Bigler et al. 2006). Además, unos inviernos más suaves favorecen la expansión de las especies plaga en altitud y en latitud (Bale et al. 2002; Hódar et al. 2012), lo que permite la aparición de nuevas interacciones entre especies que no han coexistido hasta la fecha (ver por ejemplo la interacción entre *Thaumetopoea pytiocampa* y *Pinus sylvestris* en Hódar et al. 2003). De forma similar, el aumento de la temperatura y humedad previsto en el límite norte de las especies arbóreas puede favorecer la dispersión y el ataque de hongos patógenos (Sikström et al. 2011; Stöcklin y Körner 1999), lo que puede llegar a modular el posible avance del límite forestal.

Los herbívoros pueden ejercer también un efecto muy importante sobre el control de la dinámica poblacional de las especies en el límite forestal, tanto el norte como en el sur de la distribución (Cairns y Mohn 2004; Herrero et al. 2012). Éstos pueden interactuar con los efectos producidos por los cambios en el clima (Herrero et al. 2012), por lo que se debe tener en cuenta la densidad de ungulados (tanto domésticos como salvajes) a la hora de predecir los cambios en el límite forestal bajo un escenario de cambio climático. Además, otros factores como la facilitación pueden modular en gran medida la respuesta de las especies arbóreas a los cambios ambientales, favoreciendo el reclutamiento a pesar de las condiciones adversas (Gómez-Aparicio et al. 2004). Por último, debemos tener en cuenta las posibles consecuencias de la competencia con otras especies vegetales, tanto las existentes en aquellas zonas en las que el rango se expande, como aquellas (invasoras o no) que se establecen en el rango actual de las especies arbóreas.

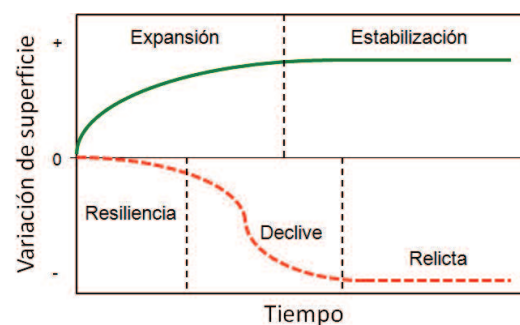


Figura 2. Cambios esperados en el área ocupada por las especies forestales en los límites norte (línea verde continua) y sur (línea roja discontinua) de su distribución bajo un escenario de cambio climático a lo largo del tiempo. Valores positivos representan expansiones de rango, mientras que valores negativos indican contracciones respecto a la superficie actualmente ocupada. Modificado de Matías y Jump (2012).

Conclusiones

Como hemos visto, los recientes cambios registrados en el clima pueden alterar, o están ya alterando, el límite de distribución de las especies forestales. Aunque las respuestas son a menudo específicas para cada especie y dependen de muchos factores que pueden estar interaccionando de forma conjunta, se pueden extraer algunas generalidades. Según el modelo propuesto por Matías y Jump (2012), y a tenor de lo comentado anteriormente, el comportamiento de las poblaciones esperado en el frente de avance y de retroceso para las próximas décadas es claramente distinto. En el frente de avance podemos esperar una fase inicial de expansión poblacional más o menos rápida debido al incremento de reproducción y crecimiento en respuesta al aumento de temperatura, seguida de una fase de estabilización una vez alcanzadas las condiciones óptimas de la especie o se haya ocupado todo el nicho potencial (Fig. 2). Al contrario, en el frente de retroceso habría esperar una primera fase de resiliencia en la que se mantienen las poblaciones relativamente estables debido a la longevidad de las especies arbóreas pese a que las condiciones ya no son óptimas, seguida de una fase rápido declive poblacional una vez que se superan los límites para la supervivencia de los individuos, pudiendo producirse eventos de mortalidad masiva. Por último, podría aparecer una tercera fase en la que la especie queda relegada a poblaciones relictas en aquellos lugares donde las condiciones topográficas y microclimáticas locales permiten su persistencia. Sin embargo, a pesar de estas generalidades, es necesario tener en cuenta otra serie de factores como la topografía, la variabilidad interanual o las interacciones bióticas mutualistas y antagonistas que pueden alterar los efectos puramente climáticos sobre los límites de distribución de las especies.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a Luis Cayuela su invitación para participar en este número de Ecosistemas. Durante la escritura de este trabajo he disfrutado de una beca Marie Curie de la UE (FP7-2011-IEF-300825).

Referencias

- Adil, S., 2008. Climate change and forest in Morocco: case of the decay of the cedar in the Atlas Mountains. In: Poster Presentation At: International Conference "Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices", Umea, Sweden: FAO/IUFRO, 25-28 August 2008.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N. 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.

- Almqvist, C., Bergsten, U., Bondesson, L., Eriksson, U. 1998. Predicting germination capacity of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seeds using temperature data from weather stations. *Canadian Journal of Forest Research* 28:1530-1535.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E.G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symmioudis, I., Watt, A.D., Whittaker, J.B. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8:1-16.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbervin, M., Rigling, A., 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9:330-343.
- Bogino, S., Fernández Nieto, M.J., Bravo, F. 2009. Climate effect on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. *Silva Fennica* 43:609-623.
- Cairns, D. M., Mohen, J. 2004. Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology* 92:1019-1024
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92:266-277.
- Cech, T., Tomiczek, C., 1996. Zum Kiefernsterben in Niedero sterreich. *Forstschutzaktuell* 17/18:12-13.
- Grace, J., Berninger, F., Nagy, L. 2002. Impacts of climate change on the treeline. *Annals of Botany* 90:533-544.
- Dobbervin, M., Wermelinger, B., Bigler, C., Bürgi, M., Carron, M., Forster, B., Gimmi, U., Rigling, A. 2007. Linking increasing drought stress to scots pine mortality and bark beetle infestations. *Scientific World Journal* 7:231-239.
- El Abidine, A.Z., 2003. Forest decline in Morocco: causes and control strategy. *Science et changements planetaires/Secheresse* 14:209-218.
- Fabre, B., Piou, D., Desprez-Loustau, M., Marçais, B. 2011. Can the emergence of pine diploia shoot blight in France be explained by changes in pathogen pressure linked to climate change? *Global Change Biology* 17:3218-3227.
- Fisher, M., Gardner, A.S., 1995. The status and ecology of a *Juniperus-ex-celsa* subsp. *Polycarpus* woodland in the northern mountains of Oman. *Vegetatio* 119:33-51.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138.
- Hampe, A., Jump, A.S. 2011. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 42:313-333.
- Hampe, A., Petit, R.J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467.
- Harsch, M.A., Hulme, P.E., McGlone, M.S., Duncan, R.P. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters* 12:1040-1049.
- Herrero, A., Zamora, R., Castro, J., Hódar, J.A. 2012. Limits of pine forest distribution at the treeline: Herbivory matters. *Plant Ecology* 213:459-469.
- Hódar, J.A., Castro, J., Zamora, R. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* 110:123-129.
- Hódar, J.A., Zamora, R., Cayuela, L. 2012. Cambio climático y plagas: algo más que el clima. *Ecosistemas* 21(3):73-78.
- Holtmeier, F.K., Broll, G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14:395-410.
- Holtmeier, F.K., Broll, G. 2011. Response of scots pine (*Pinus sylvestris*) to warming climate at its altitudinal limit in northernmost subarctic Finland. *Arctic* 64:269-280.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15:56-61.
- IPCC. 2007. Climate change, 2007. The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge. UK.
- Jump, A.S., Mátyás, C., Peñuelas, J. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution* 24:694-701.
- Juntunen, V., Neuvonen, S. 2006. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fennica* 40:443-458.
- Juntunen, V., Neuvonen, S., Norokorpi, Y., Tasanen, T. 2002. Potential for timberline advance in northern Finland, as revealed by monitoring during 1983-99. *Arctic* 55:348-361.
- Körner, C. 1999. Alpine plant life. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Körner, C. 2012. Alpine treelines. Functional ecology of the global high elevation tree limits. Springer, Basel. Switzerland,
- Körner, C., Sarris, D., Christodoulakis, D., 2005. Long-term increase in climatic dryness in the East-Mediterranean as evidenced for the island of Samos. *Regional Environmental Change Journal* 5:27-36.
- Kullman, L. 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review. *Norsk geografisk Tidsskrift* 44:103-116.
- Kullman, L. 2002. Rapid recent-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* 90:68-77.
- Kullman, L. 2007. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology* 95:41-52.
- Kullman, L. 2010. A richer, greener and smaller Alpine World: Review and projection of warming-induced plant cover change in the Swedish Scandes. *Ambio* 39:159-169.
- Kullman, L., Öberg, L. 2009. Post-Little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective. *Journal of Ecology* 97:415-429.
- Linares, L., Pazo Sarria, R., Taíqui, L., Camarero, J.J., Ochoa, V., Lechuga, V., Seco, J.I., Viñeola, B., Sangüesa, G., Gilarte, P., Merino, J., Carreira, J.A. 2012. Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas* 21(3):7-14.
- Lloyd, A.H., Fastie, C.L. 2002. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climatic Change* 52:481-509.
- MacDonald, G.M., Szeicz, J.M., Claricoates, J., Dale, K.A. 1998. Response of the central Canadian treeline to recent climatic changes. *Annals of the Association of American Geographers* 88:183-208.
- Mäkinen H, Nöjd P, Mielikäinen K., 2000. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. *Canadian Journal of Forest Research* 30:769-777.
- Martínez-Vilalta, J., López, B.C., Loepfe, L., Lloret, F. 2012a. Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia* 168:877-888.
- Martínez-Vilalta, J., Aguadé, D., Banqué, M., Barba, J., Curiel Yuste, J., Galiano, L., García, N., Gómez, M., Hereş, A.M., López, B.C., Lloret, F., Po-yatos, R., Retana, J., Sus, J., Vayreda, J., Vilà-Cabrera, A. 2012b. Las poblaciones ibéricas de pino albar ante el cambio climático: con la muerte en los talones. *Ecosistemas* 21(3):15-21.
- Mathisen, I.E., Hofgaard, A. 2011. Recent height and diameter growth variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) along the arctic margin: The importance of growing season versus non-growing season climate factors. *Plant Ecology and Diversity* 4:1-11.
- Matías, L., Jump, A.S. 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: the case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management* 282:10-22.
- Matías, L., Zamora, R., Castro, J. 2012. Rare rainy events are more critical than drought intensification for woody recruitment in Mediterranean mountains: a field experiment simulating climate change. *Oecologia* 169:833-844.
- 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.
- Meshinev, T., Apostology, I. Koleva, E. 2000. Influence of warming on timberline rising: a case study of *Pinus peuce* Griseb. in Bulgaria. *Phytocoenologia* 30:431-438.
- Millar, C.I., Westfall, R.D., Delany, D.L., 2007. Response of high-elevation limber pine (*Pinus flexilis*) to multiyear droughts and 20th-century warming, Sierra Nevada, California, USA. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 37:2508-2520.
- Minerbi, S., 1993. Wie gesund sind unsere Walder? 10. Bericht über den Zustand der Walder in Südtirol. Agrar- und Forstbericht, Autonome Provinz Bozen, Assessorate für Land- und Forstwirtschaft, pp 40.
- Navarro-Cerrillo, R., Varo, M.A., Lanjeri, S., Hernandez-Clemente, R. 2007. Cartografía de defoliación en los pinares de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold.) en la Sierra de los Filabres. *Ecosistemas* 2007(3):163-171.
- Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., Myrneni, R.B., Running, S.W. 2003. Climate-driven increases in

- global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300:1560-1563.
- Neuvonen, S., Niemelä, P., Virtanen, T. 1999. Climatic change and insect outbreaks in boreal forests: the role of winter temperatures. *Ecological Bulletins* 47:63-67.
- Parmesan, C., Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.
- Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
- Pohjola, E. 1980. Climatic fluctuation and forestry in Lapland. *Holarctic Ecology* 3:91-98.
- Poupon, H., 1980. Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe Sahelienne au nord du Senegal. *Travaux et documents del' O.R.S.T.O.M.* 115
- Rickebusch, S., Lischke, H., Bugmann, H., Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2007. Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data. *Forest Ecology and Management* 246:251-263.
- Salminen, H., Jalkanen, R. 2007. Intra-annual height increment of *Pinus sylvestris* at high latitudes in Finland. *Tree Physiology* 27:1347-1353.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernández-Cancio, A., Swetnam, T.W., Zavala, M.A. 2012a. Vulnerabilidad frente a la sequía de repoblaciones de dos especies de pinos en su límite meridional en Europa. *Ecosistemas* 21(3):31-40.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Swetnam, T.W., Zavala, M.A. 2012b. 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.
- Semerçi, A., Balkız, G.B., Ceylan, S., Argun, N. 2008. Examination of tree mortalities in semi-arid central Anatolian region of Turkey during last six-year period (2002-2007). *Book of Abstracts of the International Conference "Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices"*, Umea, Sweden, FAO/IUFRO, 25-28 August 2008. p. 262.
- Shiyatov, S.G. 2000. Climate dependent dynamics of the upper timberline and forest-tundra ecosystems during the last 1350 years in the polar Ural mountains, Russia. *International Conference on Dendrochronology for the Third Millennium* 2-7 April 2000, Mendoza, Argentina, pp. 241.
- Sikström, U., Jacobson, S., Pettersson, F., Weslien, J. 2011. Crown transparency, tree mortality and stem growth of *Pinus sylvestris*, and colonization of *Tomicus piniperda* after an outbreak of *Gremmeniella abietina*. *Forest Ecology and Management* 262:2108-2119.
- Slot, M., Wirth, C., Schumacher, J., Mohren, G.M.J., Shibistova, O., Lloyds, J., Ensminger I. 2005. Regeneration patterns in boreal Scots pine glades linked to cold-induced photoinhibition. *Tree Physiology* 25:1139-1150.
- Stöcklin J, Körner C. 1999. Recruitment and mortality of *Pinus sylvestris* near the arctic tree line: the role of climatic change and herbivory. *Ecological Bulletins* 47:168-177.
- Suarez, M.L., Ghermandi, L., Kitzberger, T., 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*: site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology* 92:954-966.
- Suttle, K.B., Thomsen, M.A., Power, M.E. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* 315:640-642.
- Szeicz, J.M., MacDonald, G.M. 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology* 83:873-885.
- Thabeet, A., Vennetier, M., Gadbin-Henry, C., Denelle, N., Roux, M., Caraglio, Y., Vila, B. 2009. Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climate change in the French Mediterranean region. *Trees, Structure and Functions* 23:843-853.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.
- Van der Putten, W.H., Macel, M., Visser, M.E. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2025-2034.
- 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.
- Vennetier, M., Vila, B., Liang, E.Y., Guibal, F., Thabeet, A., Gadbin-Henry, C. 2007. Impact of climate change on pine forest productivity and on the shift of a bioclimatic limit in a Mediterranean area. En: Leone V., Lovreglio R. (eds.). *Proceedings of the International Workshop, MEDPINE 3, "Conservation, Regeneration and Restoration of Mediterranean Pines and their Ecosystems"*, Bari (Italy), 26-30 september 2005, pp. 189-197.
- Walther, G.R. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:169-185.
- Walther, G.R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2019-2024.
- Wardle, P., Coleman, M.C. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30:303-314.
- Wermelinger, B., Rigling, A., Schneider, M., Dobberty, M., 2008. Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology* 33:239-249.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.