

# NICHO ECOLÓGICO Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL PINSAPO (*Abies pinsapo*. Boiss)

OLIVER GUTIÉRREZ HERNÁNDEZ, RAFAEL CÁMARA-ARTIGAS, LUIS V. GARCÍA<sup>1</sup>

**RESUMEN:** El pinsapo es un árbol endémico de la península Ibérica. Tiene su origen a finales del Terciario en el contexto de la especiación de los abetos circum-mediterráneos. Sus poblaciones se localizan en la Serranía de Ronda. En este artículo abordamos un análisis del nicho ecológico del pinsapo: relacionamos registros de presencia y ausencia de la especie con un conjunto de variables ambientales explicativas. Ajustamos un modelo estadístico causal y generamos distintos modelos de distribución potencial basados en diferentes métodos predictivos. Una elevada precipitación (1122 mm / año), unas temperaturas frescas (2,72 °C media de las mínimas del mes más frío) y una baja incidencia solar (1606 horas de sol / año, con un predominio de exposición norte) son los factores que determinaron la idoneidad del pinsapo en amplias áreas de la Serranía de Ronda, más allá de las zonas actualmente ocupadas por la especie.

**PALABRAS CLAVE:** Modelos de Distribución de Especies, abetos circum-mediterráneos, Serranía de Ronda, endemismo.

**SUMMARY:** Pinsapo, or the Spanish Fir, is an endemic tree of the Iberian Peninsula. It dates back to the end of the Tertiary in the context of the speciation of the circum-Mediterranean firs. The pinsapo populations are located in the Serranía de Ronda. In this article we analyse the ecological niche of the Spanish Fir tree: we relate presence and absence records of the species with a set of explanatory environmental variables. We have adjusted a causal statistical model and we have generated diverse models of potential distribution based on different predictive methods. High rainfall (1122 mm / year), cool temperatures (2.72 °C average of the coldest month's minimum) and a low solar incidence (1606 hours of sunshine / year, in a predominantly northern exposure) are the factors that determined the high suitability for the Spanish fir in large areas of the Serranía de Ronda, beyond the areas currently occupied by the species.

**KEY WORDS:** Species Distribution Models, circum-mediterranean fir trees, Serranía de Ronda, endemism.

<sup>1</sup> Respectivamente: Departamento de Geografía, Universidad de Málaga, autor de la correspondencia: olivergh@uma.es; Departamento de Geografía Física y Análisis Geográfico Regional, Universidad de Sevilla; Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología, Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. EL PINSAPO EN EL CONTEXTO DE LOS ABETOS CIRCUM-MEDITERRÁNEOS

La especiación de los abetos circum-mediterráneos tiene su origen a finales del periodo Terciario,<sup>2</sup> con posterioridad a los plegamientos alpinos, en el marco de un entramado de jóvenes cordilleras de gran complejidad geológica y ambiental, donde comienza una progresiva aridificación del medio interrumpida en el Cuaternario por periodos glaciales e interglaciales; una concatenación de avatares climáticos que provoca que las poblaciones mediterráneas del género *Abies* fueran fragmentándose y encontrando condiciones favorables en diferentes refugios montañosos de acuerdo a sus requerimientos ecológicos y las pulsaciones climáticas del medio. Se reconocen hasta diez especies de abetos circum-mediterráneos (Figura 1), aunque se trata de una cifra que está sujeta a diferentes interpretaciones sobre variedades o subespecies.<sup>3</sup>

Los abetos circum-mediterráneos están distribuidos en tres grupos. Por un lado, tenemos un grupo con los abetos anatólicos y otro donde se incluye específicamente el abeto blanco (*Abies alba*), éste con una amplia distribución en las cordilleras alpinas del continente europeo; y, en tercer lugar, se encuentran los abetos mediterráneos *sensu stricto*, cuyas poblaciones se encuentran fuertemente fragmentadas y ocupan superficies forestales muy reducidas y de carácter relictivo en refugios montañosos.<sup>4</sup> Entre estos abetos descubrimos el pinsapo.

El pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss) es una especie cuyas poblaciones se localizan en la Serranía de Ronda. Es un árbol de porte piramidal que puede alcanzar hasta los 30 m de altura con un tronco de hasta 1 m de diámetro. Fue descrito por el botánico Edmund Boissier en 1834, aunque el árbol ya era reconocido como abeto -concretamente "abete"- a finales del siglo XVIII.<sup>5</sup>

¿Es el pinsapo un endemismo de la Serranía de Ronda? Aunque *Abies marocana* ha sido catalogado como *Abies pinsapo* var. *marocana*, los últimos hallazgos consideran los abetos marroquíes *Abies marocana* y *Abies tazaotana* como única especie, pero diferenciada de *Abies pinsapo*.<sup>6</sup> De acuerdo con los trabajos liderados por Monika Dering usando material genético de estas especies, el pinsapo debe ser considerado

<sup>2</sup> ALIZOTI *et al.*, 2011.

<sup>3</sup> AUSSENAC, 2002.

<sup>4</sup> CAUDULLO y TINNER, 2016.

<sup>5</sup> BOWLES, 1782.

<sup>6</sup> DERING *et al.*, 2014.

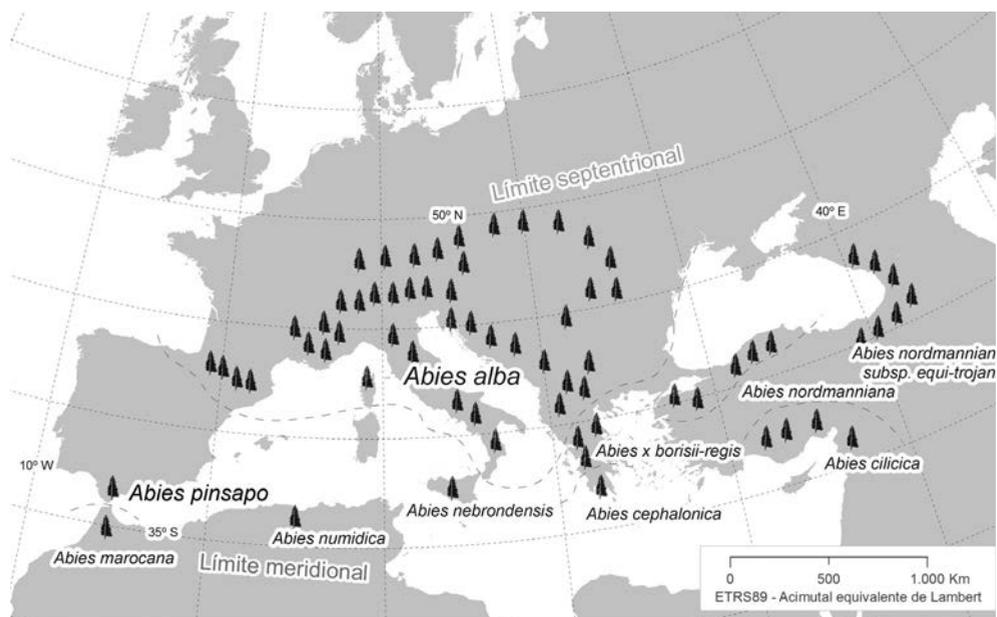


Figura 1. Distribución de los abetos circum-mediterráneos. Fuente: Elaboración propia. Adaptado de European Atlas of Forest Tree Species.

un taxón claramente diferenciado de los abetos marroquíes, aun admitiendo la existencia de similitudes y un antepasado común -previo a la crisis del Messiniense.<sup>7</sup>

En Andalucía, de acuerdo con los datos más actualizados del SIOSE (2013), el pinsapo ocupa una superficie de 1.808 hectáreas, incluyendo masas mixtas junto con otras especies de los géneros *Quercus* y *Pinus*, cifra que se reduce a 1.317 hectáreas cuando se trata de formaciones donde domina el pinsapo y, 938 hectáreas, cuando se trata de bosques monoespecíficos. No obstante, el ámbito del pinsapo es más amplio.

Las poblaciones más importantes se encuentran en la Sierra de las Nieves, donde, sumando masas mixtas, computan el 84,3 % de la superficie con presencia de pinsapo. Le sigue la Sierra de Grazalema (Sierra del Pinar) y Sierra Bermeja, donde persisten bosques monoespecíficos, y Sierra Blanca-Canucha, donde la especie aparece en formaciones mixtas. El pinsapo también aparece disperso formando pequeños rodales o como individuos aislados en distintos puntos de la serranía. Habita preferentemente entre los 1000 y 1700 m de altura, en laderas empinadas orientadas al norte, y en lugares donde las lluvias superan los 1000 mm. Aunque la especie asoma

<sup>7</sup> LINARES, 2011.

frecuentemente sobre terrenos calizos, realmente es indiferente del sustrato, y es posible encontrarla sobre peridotitas, pizarras o gneises.<sup>8</sup>

Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, International Union for Conservation of Nature) el pinsapo es considerada una especie en peligro de extinción por la existencia de poblaciones fragmentadas en las que se han observado, inferido y proyectado procesos de decaimiento.<sup>9</sup> Por este motivo, y según los mismos criterios, la especie se encuentra incluida en la Lista Roja de la Flora Vasculosa Española y dentro del Hábitat de Interés Comunitario 9520 “Abetales de *Abies pinsapo* Boiss” (Directiva 92/43/CEE). Asimismo, el pinsapo está catalogado “En Peligro de Extinción” (EN) dentro del Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas del Listado Andaluz de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial (LAESPE) emanado de la Ley 8/2003 de la Flora y Fauna Silvestre de Andalucía.

Trabajos recientes apuntan que las perspectivas de los abetos en la península ibérica son muy negativas debido a la concurrencia de varios factores relacionados con el calentamiento global.<sup>10</sup> Más recientemente, de acuerdo con los últimos modelos basados en los datos del 5º Informe del IPCC, se estima una reducción significativa del nicho ecológico fundamental del *Abies pinsapo*.<sup>11</sup>

## 1.2. APROXIMACIÓN AL ESTUDIO DEL NICHOS ECOLÓGICOS Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

El área de distribución de una especie es el resultado de una combinación de factores, entre los cuales destacan tres: los requisitos ecológicos que permiten la supervivencia y reproducción de la especie, la interacción con la comunidad biótica del entorno y la biogeografía.<sup>12</sup>

Aunque nicho ecológico y distribución geográfica son realidades estrechamente vinculadas,<sup>13</sup> no es menos cierto que estamos también ante una dualidad conceptual que vincula y escinde a la vez ecología y biogeografía.<sup>14</sup> La Ecología trata de las tolerancias

<sup>8</sup> VALLADARES, 2009.

<sup>9</sup> ALIZOTI *et al.*, 2011.

<sup>10</sup> FELICÍSIMO *et al.*, 2012.

<sup>11</sup> GUTIÉRREZ HERNÁNDEZ, [en prensa].

<sup>12</sup> SOBERÓN y TOWNSEND PETERSON, 2005.

<sup>13</sup> PULLIAM, 2000.

<sup>14</sup> PETERSON *et al.*, 2011.

ambientales y las interacciones bióticas. La Biogeografía va más allá. Aborda el estudio de los territorios biogeográficos, los procesos de dispersión, la dimensión temporal de los acontecimientos en la historia natural y, finalmente, la incidencia de los paroxismos naturales. Por tanto, nos enfrentamos también ante una dualidad operacional, porque no es lo mismo modelar nichos y modelar distribuciones.<sup>15</sup> En este sentido, el pinsapo representa un claro ejemplo donde la endemidad sólo puede ser explicada por una conjunción de factores ecológicos y biogeográficos.<sup>16</sup> Porque más allá del espectro ambiental que proyecta el nicho ecológico, el pinsapo es heredero de una compleja historia biogeográfica que también lo vincula con distintas especies del género *Abies*.

Hutchinson (1957) define el nicho ecológico como el espacio  $n$  dimensional en el que cada dimensión representa la respuesta de un ser vivo a la variación de un determinado factor.<sup>17</sup> El nicho ecológico fundamental se define como el espectro de condiciones ambientales que permiten la supervivencia y reproducción de una especie. El nicho realizado contempla las restricciones del nicho ecológico fundamental debidas a las interacciones (competencia, parasitismo, etc.) con otros organismos. Finalmente, el área ocupada por una especie es el resultado de la intersección del nicho ecológico fundamental y el nicho realizado en los lugares que han sido accesibles para la especie.<sup>18</sup>

Normalmente, el nicho ecológico fundamental de una especie es más grande que el nicho realizado.<sup>19</sup> En muchos casos, el área ocupada por una especie tan solo representa una fracción muy pequeña del nicho ecológico de la especie. Entonces ¿cómo determinar el alcance del nicho ecológico fundamental?

Los modelos de nicho ecológico conforman una familia de métodos basados en la estadística inferencial que permiten reconstruir los nichos a partir de la relación existente entre registros de presencia/ausencia de las especies en el espacio geográfico y las variables ambientales que envuelven las localizaciones.<sup>20</sup> Esta reconstrucción estadística del nicho a partir de una muestra tiene su correspondencia con una proyección espacial, hecho que permite vincular nicho y distribución en términos de potencialidad.

Existe una amplia variedad de métodos para determinar el área de distribución potencial de una especie. Estos métodos se pueden clasificar en función de la

---

<sup>15</sup> SOBERÓN, OSORIO-OLVERA y PETERSON, 2017.

<sup>16</sup> LINARES, 2011

<sup>17</sup> HUTCHINSON, 1957.

<sup>18</sup> BARVE *et al.*, 2011.

<sup>19</sup> SOBERON Y ARROYO-PEÑA, 2017.

<sup>20</sup> GUISAN y ZIMMERMANN, 2000.

naturaleza de los datos de entrada y la complejidad operacional de las técnicas de modelización empleadas para relacionar localizaciones y ambientes.<sup>21</sup>

Los métodos más simples sólo utilizan registros de presencia de especies. Aquí se parte del supuesto de que el conjunto del nicho puede ser reconstruido sólo a partir de una muestra de las presencias. Las técnicas de modelización empleadas son básicamente descriptivas.

Otros métodos entienden que para la reconstrucción del nicho ecológico de una especie se debe contemplar simultáneamente presencias y ausencias. No cabe duda de que estadísticamente estos métodos incorporan mayor información. Sin embargo, presencias y ausencias no son conceptos igualmente equiparables, como detallaremos en el apartado de metodología. En este caso, las técnicas de modelización más empleadas han sido los métodos de regresión.

Finalmente, podríamos incluir una tercera familia de métodos, aquellos que utilizan registros de presencia y puntos de background, es decir, una selección aleatoria de puntos que representan el espectro de condiciones ambientales del área de estudio. En esta familia, las técnicas de modelización procedentes del campo de la inteligencia artificial, se están imponiendo sobre los métodos de regresión.

### 1.3. OBJETIVOS

El presente trabajo tiene un triple objetivo:

1. Análisis del espectro ecológico del pinsapo.
2. Ajuste de un modelo estadístico causal del nicho ecológico fundamental.
3. Desarrollo de modelos de distribución potencial del pinsapo en la serranía.

## 2. METODOLOGÍA

### 2.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio abarca una superficie de 346.902 hectáreas en el extremo occidental de las cordilleras Béticas, entre las provincias de Málaga y Cádiz, espacio en el

---

<sup>21</sup> FRANKLIN, 2009.



## 2.2. DATOS EMPLEADOS

Registros de presencia de *Abies pinsapo*, registros de ausencia, datos de fondo (background) y variables ambientales conforman los datos espaciales empleados.

Los registros de presencia son las localizaciones donde consta que la especie está presente. Obtuvimos las localizaciones a partir de dos fuentes: el Sistema de Información sobre Ocupación del Suelo – SIOSE (2013) y Sistema de Información – FAME – Flora Amenazada (REDIAM). Descartamos el uso de registros de áreas poco representativas.

Los registros de ausencia son las localizaciones donde la especie no está presente. Así como un registro de presencia es un hecho basado en una o varias observaciones; un registro de ausencia tiene una naturaleza más compleja que puede expresar diferentes significados,<sup>25</sup> que en nuestro caso definimos como “ausencias ambientales”, sitios donde la especie no está presente y donde, además, consideramos que, en principio, no reúnen las condiciones ambientales idóneas para el crecimiento y supervivencia de la especie. Esta dicotomía invoca la existencia de áreas de ecotono donde es difícil justificar un registro de ausencia por su componente ambiental. Por este motivo, establecimos un filtro en la vecindad de los registros de presencia, con el objeto de no incluir en los modelos datos de ausencia procedentes de estas áreas.

Finalmente, las variables ambientales son los factores explicativos. Desde el punto de vista estadístico, constituyen las variables independientes, los predictores empleados en los modelos para explicar la variable dependiente o variable respuesta (presencia, ausencia, background), por lo que su selección debe estar orientada en función de la especie objeto de estudio.<sup>26</sup> Inicialmente, seleccionamos un conjunto de 17 variables ambientales codificadas en formato raster a 100 m de resolución (Tabla 1).

Empleamos todas las variables para caracterizar el espectro ecológico del pinsapo, pero finalmente desarrollamos el modelo estadístico que con la menor cantidad de información explicara una mayor varianza y proyectase una mayor capacidad discriminante, descartando variables correlacionadas entre sí y variables que, aun cumpliendo este supuesto de independencia estadística, no fueran estadísticamente significativas.

---

<sup>25</sup> LOBO *et al.* 2010.

<sup>26</sup> MOD *et al.*, 2016.

TABLA I. VARIABLES AMBIENTALES

Núm.	VARIABLES	Código	Unidades
1	Elevaciones	elev	m
2	Pendientes	slope	%
3	Incidencia solar	solar	n° de horas
4	Exposiciones	aspect	° sexagesimal
5	Evapotranspiración potencial	pet	mm
6	Temperatura media anual	tmean_annual	°C
7	Temperatura media de las máximas del mes más cálido	tmax_warm	°C
8	Temperatura media del mes más cálido	tmean_warm	°C
9	Temperatura media de las mínimas del mes más frío	tmin_cold	°C
10	Temperatura media del mes más frío	tmean_cold	°C
11	Amplitud térmica anual 1 (tmax_warm-tmin_cold)	tmaxmin_range	°C
12	Amplitud térmica anual 2 (tmean_warm-tmean_cold)	tmean_range	°C
13	Precipitación anual	p_annual	mm
14	Precipitación en otoño	p_autumn	mm
15	Precipitación en invierno	p_winter	mm
16	Precipitación en primavera	p_spring	mm
17	Precipitación en verano	p_summer	mm

### 2.3. DISEÑO DEL MUESTREO, ANÁLISIS ESTADÍSTICO Y MODELOS PREDICTIVOS

Abordamos una triple estrategia de modelización predictiva para estimar la distribución potencial del pinsapo, combinando distintos datos de entrada y algoritmos.

Generamos un muestreo sistemático aleatorio con 250 registros de presencia, 250 registros de ausencia y 500 puntos aleatorios o background (Figura 3). Los datos fueron evaluados con un set de 500 registros de presencia y ausencia independientes.

En primer lugar, utilizamos los registros de presencia y ausencia para desarrollar un modelo estadístico basado en una regresión logística. Con este modelo estudiamos la significación estadística (coeficientes, p-valores) de los predictores y la capacidad explicativa del conjunto ( $R^2$  de McFadden). Asimismo, determinamos la

capacidad discriminante del modelo calculando Sensibilidad, Especificidad y True Skill Statistic (TSS)<sup>27</sup> a partir de la matriz de confusión.<sup>28</sup> Finalmente, comprobamos la distribución espacial de los residuos del modelo calculando la I de Moran para diferentes intervalos de distancia a través de un correlograma.

Obtenido un modelo explicativo causal donde buscamos la significación estadística los predictores. Trabajamos con los mismos predictores seleccionados para el desarrollo de las tres familias de modelos:

1. Modelos basados en datos de presencia y dos tipos de algoritmos: BIOCLIM,<sup>29</sup> basado en envueltas ecológicas; y, DOMAIN,<sup>30</sup> basado en distancias ecológicas.
2. Modelos basados en datos de presencia y ausencia empleando cuatro algoritmos: MARS-MULTIVARIATE ADAPTIVE REGRESSION SPLINES,<sup>31</sup> FDA-FLEXIBLE DISCRIMINANT ANALYSIS,<sup>32</sup> CART-CLASSIFICATION AND REGRESSION TREES,<sup>33</sup> y RF-RANDOM FOREST.<sup>34</sup>
3. Modelos basados en datos de presencia y datos de fondo (background). En este set usamos los mismos algoritmos que los empleados con datos de presencia/ausencia, con el objeto de comparar las predicciones y sus diferencias según los datos empleados. A menudo se tiende a establecer diferencias entre algoritmos cuando realmente estas también nacen junto con la naturaleza de los datos.

Cada modelo basado en un algoritmo fue replicado 10 veces usando un diferente subconjunto de los datos en cada iteración mediante técnicas de Bootstrapping.<sup>35</sup> Los modelos resultantes fueron evaluados con un set de datos independientes, y calculamos para ello el AUC (Area Under the Curve) y COR (coeficiente de correlación biserial).

<sup>27</sup> ALLOUCHE, TSOAR y KADMON, 2006.

<sup>28</sup> FIELDING y BELL, 1997.

<sup>29</sup> BUSBY, 1991.

<sup>30</sup> CARPENTER, GILLISON y WINTER, 1993.

<sup>31</sup> HASTIE, TIBSHIRANI y BUJA, 1994.

<sup>32</sup> BREIMAN *et al.*, 1984.

<sup>33</sup> FRIEDMAN 2001.

<sup>34</sup> FRIEDMAN, 2001.

<sup>35</sup> EFRON, 1981.

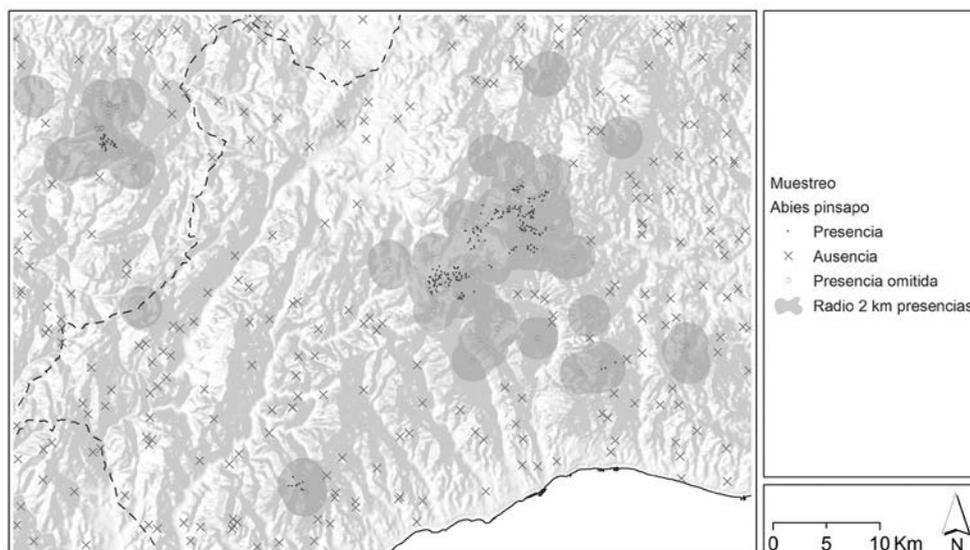


Figura 3. Muestreo

Generamos las predicciones espaciales y estudiamos la distribución espacial del error. Finalmente, desarrollamos un modelo general de consenso basado en un ensamblaje de todos los modelos individuales (con sus réplicas) ponderados por la media.

Todos los análisis estadísticos, modelos predictivos y gráficos se llevaron a cabo con el soporte del software R,<sup>36</sup> entorno de programación, análisis de datos y producción de gráficos orientado al análisis estadístico.

### 3.RESULTADOS

#### 3.1. EL ESPECTRO ECOLÓGICO DEL PINSAPO

La Tabla 2 ilustra el rango de tolerancias ambientales del pinsapo. El pinsapo es una especie que habita en ambientes montañosos, lo hallamos entre los 683 y los 1724 metros sobre el nivel del mar, especialmente en torno a los 1200 m, y con pendientes entre moderadas y escarpadas que promedian el 35,22 %, aunque fue posible encontrarlo con cualquier grado de inclinación del terreno, desde terrenos prácticamente llanos hasta el 123 %. Es un organismo claramente umbrófilo

<sup>36</sup> R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>

TABLA 2. TOLERANCIAS AMBIENTALES DEL ABIES PINSAPO

Variables	Media	Desviación	Coef. Variación	Mínimo	Máximo	Rango
elev	1221,46	179,35	16,68	683,43	1724,43	1041
slope	35,22	19,19	54,48	0,77	123	122,23
solar	1606,89	429,41	26,72	191	2433	2242
pet	859,31	42,41	4,93	709,42	949,67	240,25
tmean_annual	12,86	0,84	6,58	10,47	15,41	4,94
tmax_warm	28,8	0,81	2,83	26,73	31,12	4,39
tmean_warm	22,1	0,76	3,44	20,05	24,36	4,31
tmin_cold	2,72	0,7	25,75	1,01	4,55	3,54
tmean_cold	6,63	0,78	11,76	4,57	8,82	4,25
tmaxmin_range	26,08	0,74	2,84	23,49	24,1	0,61
tmean_range	15,53	0,47	3,06	14,29	16,77	2,48
p_tot	1122,9	123,72	11,01	827,23	1486,76	659,53
p_autumn	306,01	26,88	8,78	225,64	368,78	143,14
p_winter	482,28	59,28	12,29	348,51	659,33	310,82
p_spring	288,84	37,18	12,82	207,82	402,3	194,48
p_summer	45,75	4,61	10,07	34,2	60,98	26,78

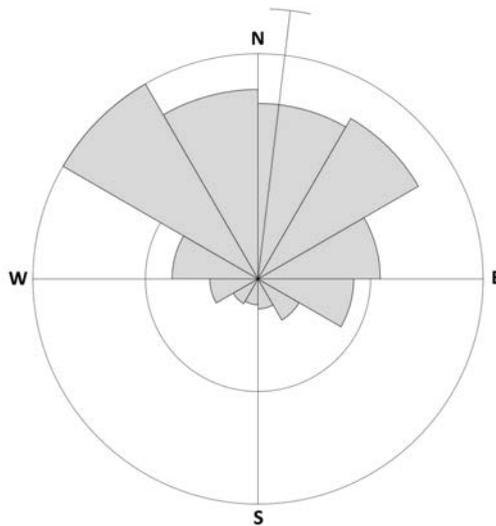


Figura 4. Frecuencia (tamaño de la porción) de los registros de presencia de pinsapo según exposición (ángulo sexagesimal). La barra indica la exposición promedio

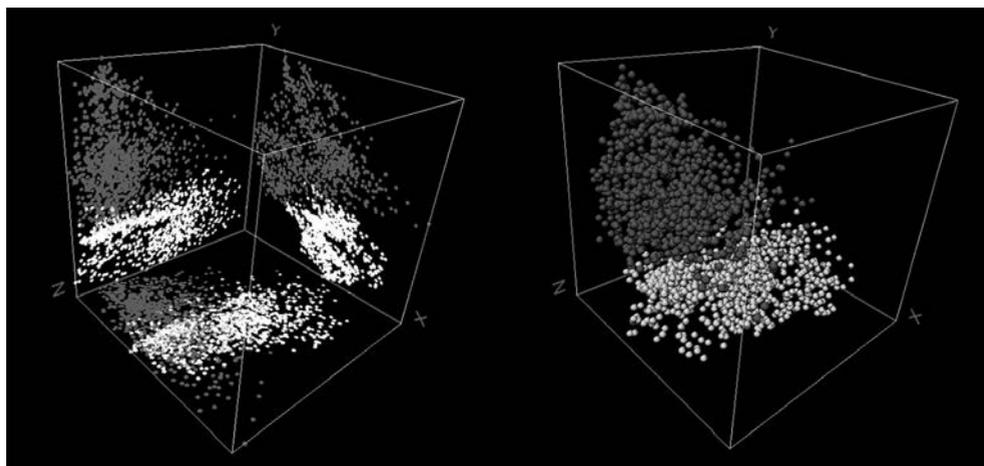


Figura 5. Espacio ambiental del pinsapo. Puntos blancos: registros de presencia; puntos grises: registros de ausencia.  
Eje x: precipitaciones; eje y: temperaturas; eje z: incidencia solar

(Figura 4): casi el 70 % de la superficie ocupada por el pinsapo la registramos orientada hacia el norte (NW, N, NE); apenas el 12 % está orientada hacia el sur (SW, W, SE), y en su mayor parte (50 %) hacia el SE; y predomina algo más hacia el este (E, NE, SE) que hacia el oeste (W, NW, SW). Todo ello evidencia la necesidad de un ambiente fresco y húmedo que le permita a la especie minimizar la evapotranspiración y soportar la sequía estival. El pinsapo siempre apareció en lugares con precipitaciones anuales por encima de los 800 mm, generalmente entre 1000 y 1200 mm. Sin embargo, por su situación latitudinal, la distribución de la especie no escapa de la influencia de la sequía estival, hecho que se manifiesta en los 45,75 mm de precipitación promedio que registramos para el conjunto de los meses de verano en las zonas con presencia de pinsapo. Temperatura, precipitaciones e incidencia solar representan -en síntesis- la expresión del espacio ecológico del pinsapo (Figura 5).

### 3.2. AJUSTE Y COHERENCIA DEL MODELO ESTADÍSTICO CAUSAL

El modelo de regresión logística (Figura 6) consiguió alcanzar un  $R^2$  de McFadden = 0,95 (Chi cuadrado: 660.673; p-valor: <.0001) utilizando tres predictores:  $t_{\min}$ ,  $p_{\text{autumn}}$ , solar (Tabla 3). El mismo modelo consigue una elevadísima capacidad discriminante, con una Especificidad = 0,98, una Sensibilidad = 0,98 y un TSS = 0,97. Esto supone 247 presencias acertadas y 247 ausencias acertadas, y, por el contrario 3 presencias fallidas y 3 ausencias fallidas para una prevalencia de 0,5.

TABLA 3. REGRESIÓN LOGÍSTICA

Variable	$\beta$	$\beta$ std.	Error std.	t	p_valores
Constante	19.148	0	6.152	3.113	0.002
solar	-0.006	-4.604	0.002	-2.715	0.007**
tmin_cold	-9.844	-33.455	2.482	-3.966	<.001***
p_autumn	0.107	10.132	0.029	3.698	<.001***

Encontramos una elevada multicolinealidad entre predictores. El hecho de seleccionar unos predictores sobre otros, estuvo determinado por: (1) evitar redundancias y (2) escoger el predictor significativo que proyectase el mejor modelo. Por ejemplo, apenas encontramos diferencias entre elegir uno u otro predictor relacionado con las precipitaciones, especialmente en los referidos a estaciones húmedas o totales.

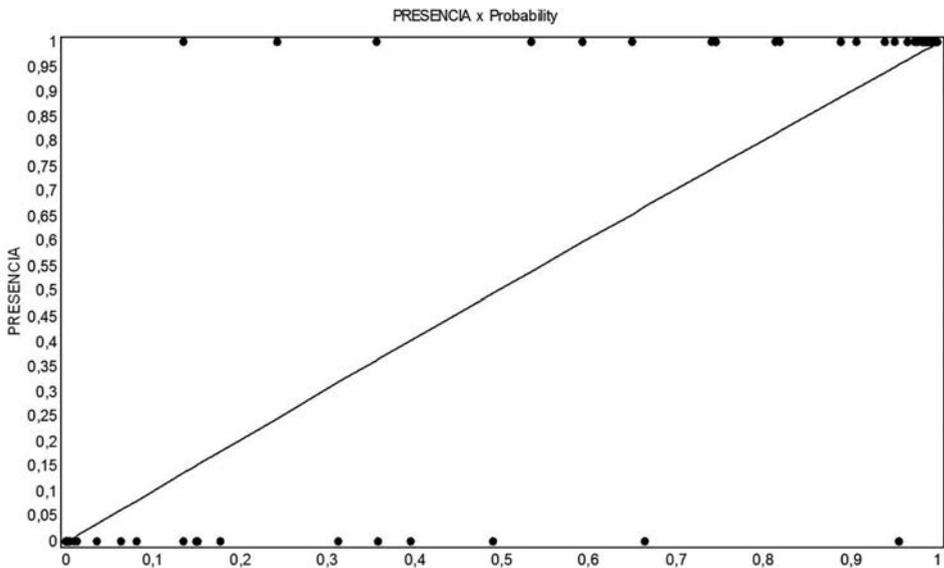


Figura 6. Ajuste del modelo de regresión logística

El correlograma espacial (Figura 7) mostró la existencia de estructura espacial tanto en los datos de entrada como en las predicciones, pues la autocorrelación espacial es un principio inherente en los datos ecológicos, especialmente en especies con un alto grado de endemidad. Por el contrario, y he aquí lo más interesante, el modelo no reveló estructura espacial en los residuos del modelo, cuya I de Moran proyectó una línea prácticamente plana en todos los intervalos de distancia.

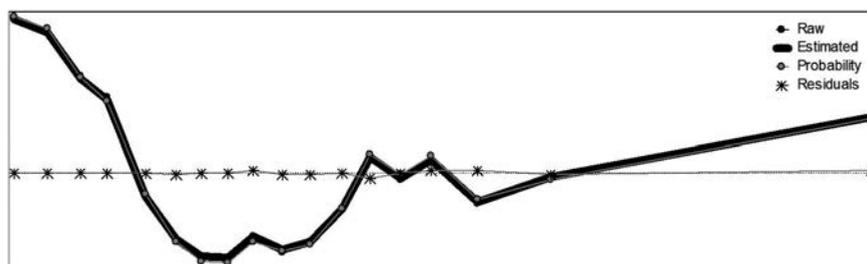


Figura 7. Correlograma espacial (Eje y: I de Moran; Eje x: distancia)

### 3.3. LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DEL PINSAPO EN LA SERRANÍA DE RONDA

En la Tabla 4 se ilustra la capacidad discriminante de los modelos según los datos de entrada y los algoritmos empleados. En general, todos los modelos ofrecieron una capacidad discriminante excelente, lo que evidencia el éxito de la estrategia de muestreo y la selección de las variables predictoras. RANDOM FOREST fue el algoritmo con mayor capacidad discriminante. Definitivamente, los algoritmos basados en datos de presencia ofrecieron una menor capacidad discriminante, especialmente BIOCLIM.

TABLA 4. CAPACIDAD DISCRIMINANTE DE MODELOS

Algoritmo	Datos de entrenamiento	Datos de evaluación	AUC	COR
RF	Presencia / ausencia	Presencia/ausencia	0,97	0,86
MARS	Presencia / background	Presencia/ausencia	0,98	0,84
RF	Presencia / background	Presencia/ausencia	0,98	0,82
FDA	Presencia / ausencia	Presencia/ausencia	0,95	0,83
MARS	Presencia / ausencia	Presencia/ausencia	0,94	0,83
CART	Presencia / ausencia	Presencia/ausencia	0,91	0,79
FDA	Presencia / background	Presencia/ausencia	0,95	0,75
DOMAIN	Presencia	Presencia/ausencia	0,93	0,71
CART	Presencia / background	Presencia/ausencia	0,9	0,74
BIOCLIM	Presencia	Presencia/ausencia	0,93	0,63

La predicción espacial (Figura 8) para los modelos basados en datos de presencia evidenció un contraste entre el algoritmo basado en envueltas bioclimáticas (BIOCLIM) y el algoritmo de basado en distancias ecológicas (DOMAIN). El primero de ellos tendió a proyectar los valores de idoneidad entorno a las presencias, mientras que el

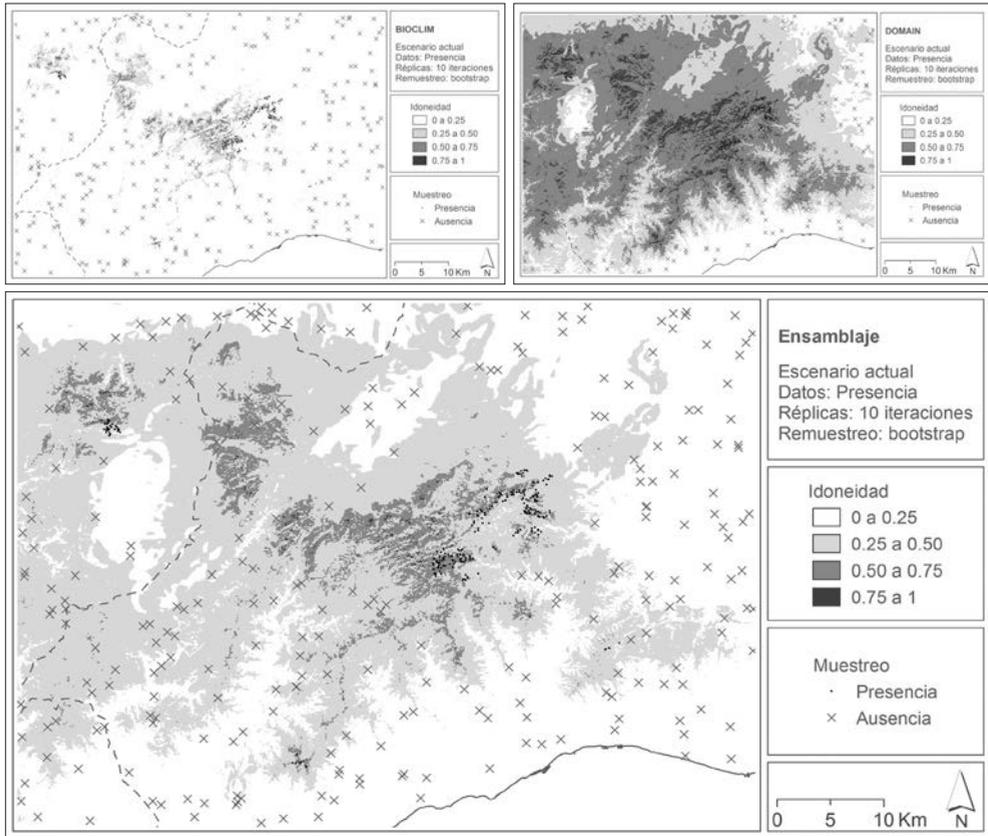


Figura 8. Distribución potencial del pinsapo basada en modelos de presencia

segundo algoritmo amplió notablemente el ámbito de idoneidad del *Abies pinsapo*. La solución de consenso evidenció una amplia zona de distribución potencial para la especie, sin embargo, también reveló importantes errores de omisión para algunas poblaciones de *Abies pinsapo*, especialmente llamativo es el caso de la Sierra de Grazalema.

Los modelos basados en presencia y ausencia (Figura 9) descubrieron una amplia zona de idoneidad para el pinsapo, abarcando prácticamente el conjunto de la Serranía de Ronda, más allá de los 1.000 metros sobre el nivel del mar. Estos métodos redujeron al mínimo los errores de omisión y detectaron amplias zonas favorables para la especie en aquellos lugares que no muestreamos con ausencias en el radio (2 Km) de presencias de las ausencias. El modelo de consenso generó un área de distribución potencial más amplia y compacta que en el caso anterior. Así como los modelos basados en datos de presencia revelaron la importancia del predictor “solar”, los modelos basados en datos de presencia y ausencia destacaron el papel del predictor “t\_min” para proyectar la distribución potencial del pinsapo.

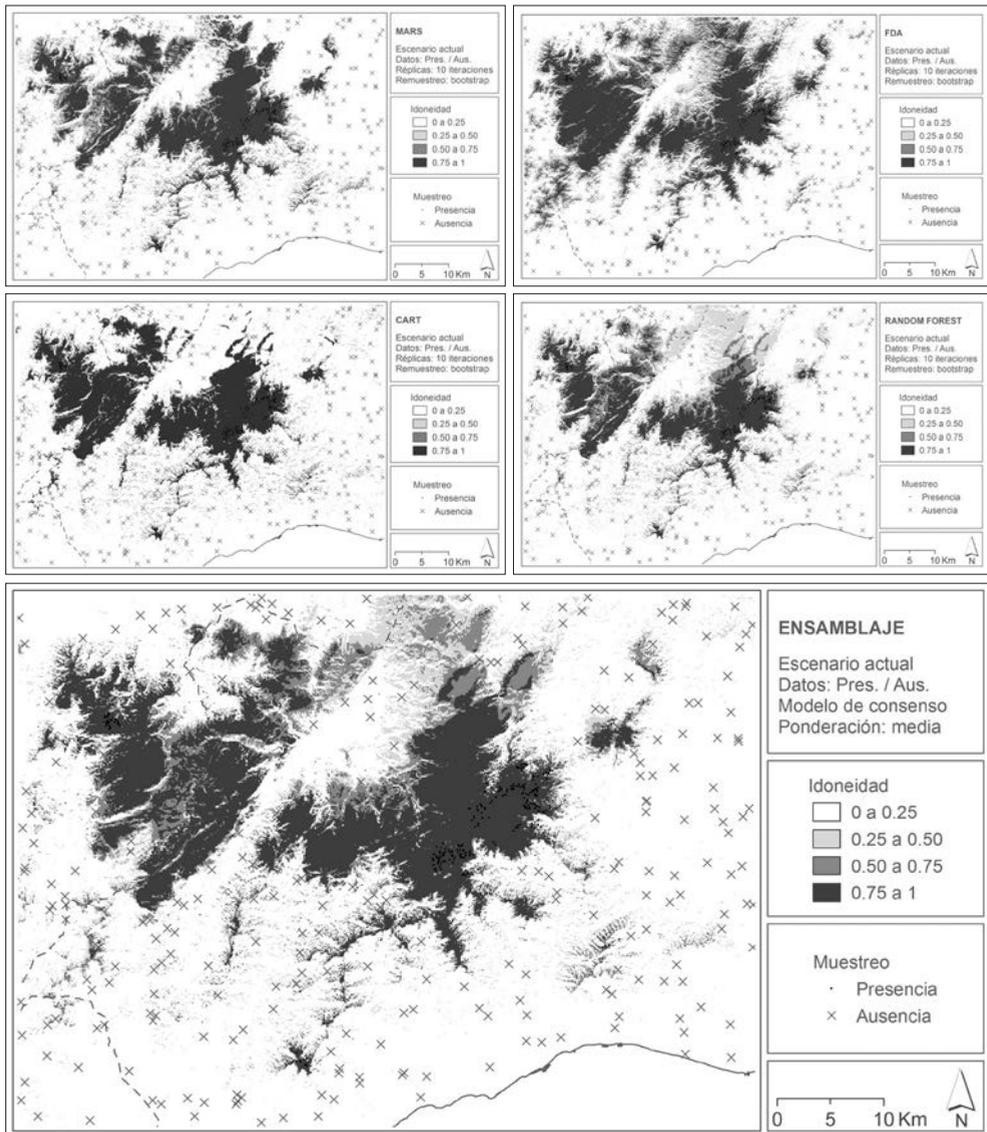


Figura 9. Distribución potencial del pinsapo basada en modelos de presencia / ausencia

Finalmente, los modelos basados en datos de presencia y background (Figura 10) ajustaron nuevamente la predicción hacia el ámbito de las presencias. Sin embargo, este mayor ajuste no trajo consigo un error de omisión, como sucedió con los modelos basados en registros de presencia. Estos modelos otorgaron una mayor importancia relativa a la combinación de los predictores “t\_min” y “solar”.

En el modelo general de consenso ponderado por la media (Figura 11), se proyectó una amplia zona de idoneidad de la especie entorno al núcleo de la Serranía de

Ronda, esto es, el entorno existente entre la Sierra de las Nieves, Sierra Hidalga y Sierra del Oreganal. Esta idoneidad se extiende y ramifica hacia el sur por denominadas las sierras bermejas (Sierra Bermeja, Sierra Palmitera, Sierra del Real). En la Sierra de Grazalema también determinamos amplias zonas caracterizadas por una idoneidad media-alta y alta.

En general, encontramos señales del nicho ecológico fundamental del *Abies pinsapo* en casi todos los lugares situados por encima de los 1.000 m y orientados hacia el norte, con valores de idoneidad medios y altos en torno 1200-1300 m. Entre los 1000 y los 1300 m encontramos zonas favorables y no tan favorables en función de la exposición de las laderas. Por debajo del umbral de los 1000 m, detectamos zonas favorables para la especie, en las áreas más pluviosas del noroeste (Grazalema-Líbar). Por último, los valores más elevados de idoneidad fueron hallados entre los 1200-1700 m en laderas orientadas hacia el norte, destacando el entorno de la Sierra de las Nieves.

Tan importante como el estudio de la predicción es la detección del error. El hecho de trabajar con distintos algoritmos y conjuntos de datos replicados en diez iteraciones, nos permitió además de calcular la tendencia central o promedio de las predicciones, la dispersión y la distribución geográfica del error (Figura 12). Hemos de interpretar la distribución del error como el grado de incertidumbre que se interpreta en la forma en que cada algoritmo interacciona con los datos de entrada y los predictores.

El error fue prácticamente inexistente en las áreas menos idóneas para la especie. Un hecho que es normal en tanto que las predicciones proyectan unos valores muy bajos. En las elevaciones intermedias se proyectó un error medio. Esto viene a significar el modo en que, de acuerdo con la naturaleza de los algoritmos o según los datos de entrada, varían sus predicciones primando un predictor sobre otro y unas localizaciones sobre otras. En este caso, la distribución del error viene a coincidir con la cartografía de las temperaturas, que están relacionadas con las elevaciones, entre otros factores (e.g. continentalidad). Los modelos basados en el algoritmo DOMAIN generaron una sobrepredicción donde primaron la importancia de este factor. Los errores más elevados (dentro del intervalo 0,1 a 0,2) los encontramos dispersos en diferentes sierras, en su mayor parte, favorecidos por los modelos basados en presencias y ausencias. En el entorno de las sierras de Grazalema y Líbar, inducido mayormente por la influencia del mapa de precipitaciones; y en algunas zonas de cumbres, especialmente llamativo el caso de la Sierra de las Nieves, por la inexistencia de registros de presencia.

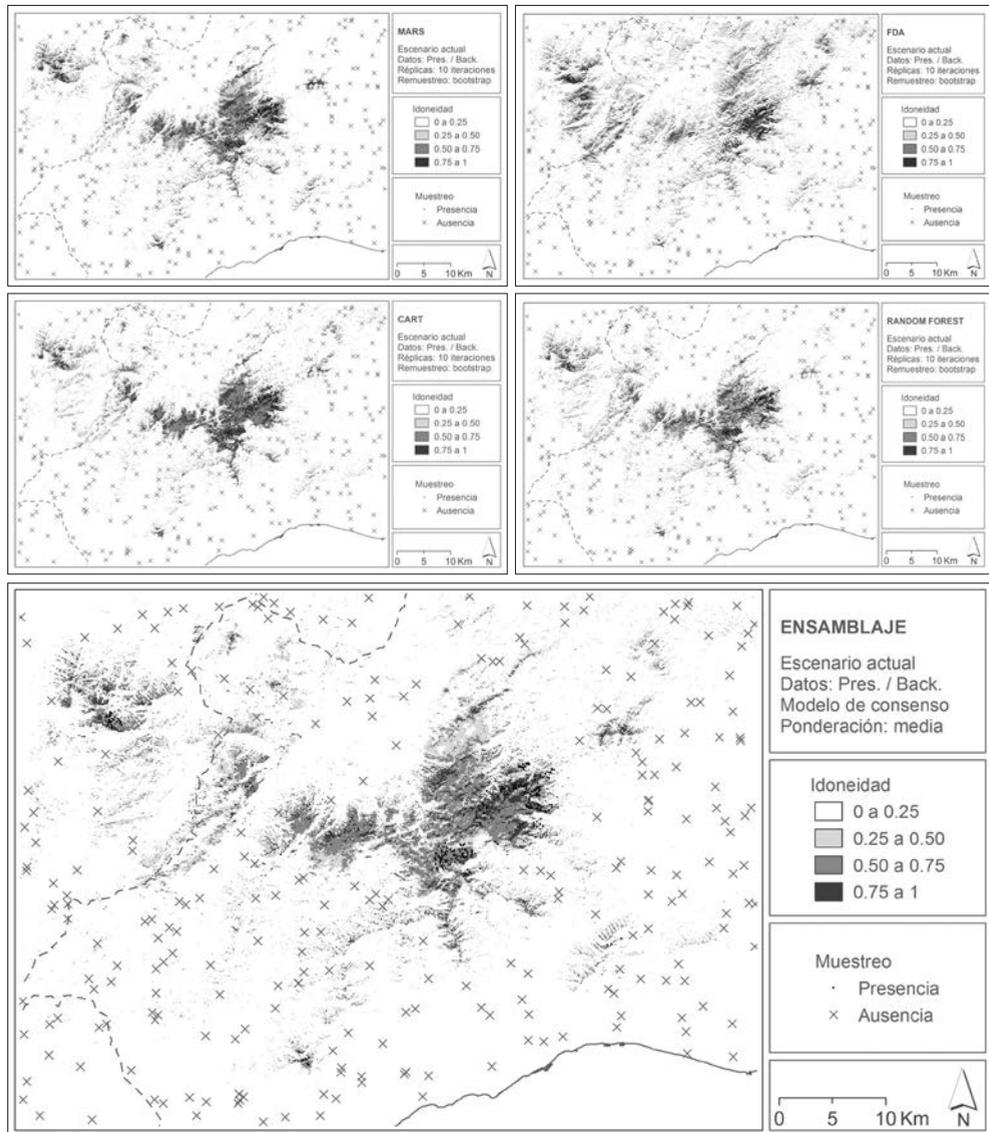


Figura 10. Distribución potencial del pinsapo basada en modelos de presencia / background

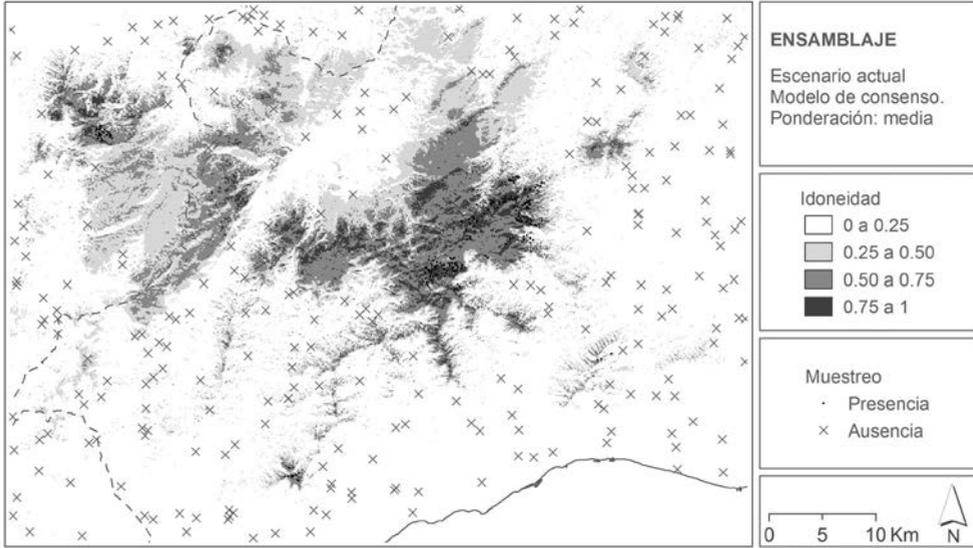


Figura 11. Distribución potencial del pinsapo. Ensamblaje de modelos: Predicción

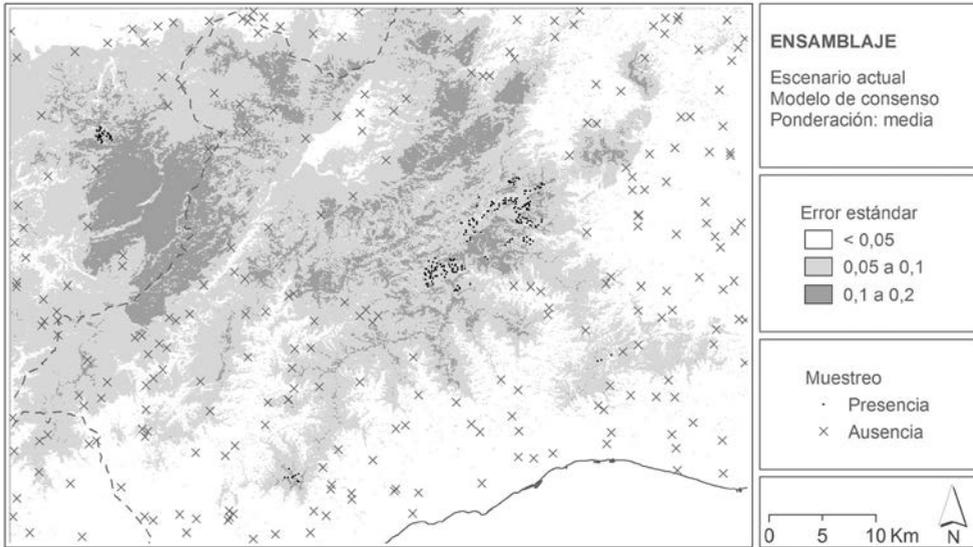


Figura 12. Distribución potencial del pinsapo. Ensamblaje de modelos: Error estándar

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. LA NECESIDAD DE UN MODELO DE CONSENSO

Inevitablemente, los modelos son obsecuentes con respecto a los datos de entrada, los predictores y los algoritmos empleados. Sin embargo, una buena estrategia de muestreo y una adecuada selección de los predictores puede contribuir a minimizar estas diferencias.

En general, los modelos basados en datos de presencia y presencia/background tienden a ajustar las predicciones, mientras que los modelos basados en datos de presencia y ausencia, tienden a realizar sobrepredicciones. En un trabajo previo sobre distribuciones potenciales, López-Tirado y Hidalgo (2014) ajustaron una regresión logística con datos de presencia y ausencia de *Abies pinsapo*, y proyectaron unas predicciones similares a las que nosotros hemos realizado con datos de presencia y ausencia para el ámbito de la Serranía de Ronda, si acaso derivando en una mayor sobrepredicción espacial por su parte.<sup>37</sup> Sin embargo, a diferencia de estos autores, que emplearon doce predictores, nuestros resultados se obtuvieron con tan sólo tres predictores no correlacionados. Llama la atención que obtuviéramos un mayor ajuste de la predicción espacial con menos predictores y un área de estudio más reducida, cuando normalmente sucede lo contrario: ampliar el área de estudio infla la capacidad discriminante de los modelos, especialmente en especies con una distribución restringida. Por otra parte, emplear predictores autocorrelacionados puede conducir a modelos muy ajustados y cuyos residuos proyecten una estructura espacial, violando el principio de independencia estadística.

En otro trabajo desarrollado con un modelo de Maxent<sup>38</sup> a base de registros de presencia/background, los autores proyectaron unas predicciones espaciales más ajustadas que las anteriormente citadas,<sup>39</sup> en la línea de nuestras predicciones realizadas con los mismos datos, con la diferencia de que en estas predicciones destaca la importante contribución relativa de los predictores relacionados con las precipitaciones, y la escasa relevancia de las temperaturas y las exposiciones. De nuevo, la influencia del área de estudio o área de calibración. Sin embargo, la importancia de las exposiciones en relación con la distribución potencial del pinsapo también ha sido puesta de manifiesto por otros autores empleando modelos de nicho con distintos métodos de modelización.<sup>40, 41</sup>

<sup>37</sup> LÓPEZ-TIRADO y HIDALGO, 2014.

<sup>38</sup> PHILLIPS *et al.*, 2016.

<sup>39</sup> ALBA-SÁNCHEZ *et al.*, 2010.

<sup>40</sup> GUERRRERO *et al.*, 2013.

<sup>41</sup> CERRILLO *et al.*, 2006.

Como hemos comentado anteriormente, los modelos tienden a destacar un predictor sobre los demás en función del muestreo, la naturaleza de los predictores y los algoritmos empleados. Por otra parte, hemos de considerar que algunos predictores suelen obtenerse usando datos que localmente son insuficientes, y mediante asunciones que no han sido exhaustivamente verificadas a escala local. Es el caso de los mapas de precipitaciones, un factor que manifiesta una expresión muy singular en la Serranía de Ronda, y cuya distribución no ha sido del todo esclarecida con precisión.

Aunque no existe un consenso a la hora de determinar cuál es la contribución de cada factor en relación con el óptimo de la especie, algunos autores destacan que el crecimiento óptimo de la especie se produce en los pisos más elevados,<sup>42</sup> que es donde la especie está prácticamente ausente, acaso por la contribución de otros factores limitantes que limitan tanto el nicho realizado como el área ocupada.

El modelo de consenso puede resultar el más apropiado para el establecimiento de prioridades en las estrategias de conservación y reforestación basadas en la zonificación de la distribución potencial del pinsapo, en tanto que refleja la tendencia central del conjunto de los modelos, e informa sobre la distribución geográfica del error.

#### 4.2. IMPLICACIONES DE LOS MODELOS EN LAS ESTRATEGIAS DE PLANIFICACIÓN Y GESTIÓN

La planificación y gestión de trabajos de conservación constituye una de las aplicaciones más recurrentes de los modelos de nicho ecológico.<sup>43,44</sup> Además, diferentes autores han puesto de manifiesto la conveniencia de aplicar modelos de consenso para trabajos de conservación de la biosiversidad.<sup>45, 46, 47</sup>

Si la influencia de la ciudad de Ronda ha sido un elemento que ha articulado y dado nombre al conjunto de una compleja e deslavazada serranía,<sup>48</sup> la presencia del pinsapo constituye uno de los vínculos naturales más sobresalientes, cuya impronta espacial podría considerarse un mayúsculo elemento en la integración del conjunto medioambiental de la Serranía de Ronda. En efecto, lo que se ha

<sup>42</sup> LINARES *et al.*, 2009.

<sup>43</sup> TULLOCH *et al.*, 2016.

<sup>44</sup> HUGHES, 2017.

<sup>45</sup> ARAÚJO y WHITTAKER, 2005.

<sup>46</sup> BREINER *et al.*, 2015.

<sup>47</sup> MARMION *et al.*, 2009.

<sup>48</sup> GÓMEZ MORENO, 2012.

venido en denominar Serranía de Ronda, en su acepción más amplia, coincide aproximadamente con la envolvente geométrica de los registros de presencia del *Abies pinsapo*, y en especial con aquellas áreas donde el nicho ecológico fundamental se expresa con mayor rotundidad.

De acuerdo con el modelo de consenso sobre la distribución potencial del pinsapo en la Serranía de Ronda, pensamos que la estrategia de conservación del pinsapo debería adoptar una solución completa que integrase el conjunto de los espacios protegidos donde está presente (y ausente) el pinsapo, en aras de una mayor conectividad ecológica de las poblaciones existentes -actualmente muy fragmentadas- y el fomento de corredores ecológicos potencialmente idóneos para la especie: Sierra de las Nieves-Sierra del Oreganal, Sierra de las Nieves-Sierra Palmitera, Sierra de las Nieves-Sierra Bermeja y Sierra de Grazalema-Sierra de Lívar, priorizando los trabajos de reforestación en los lugares más elevados expuestos hacia el norte. En este sentido, pensamos que sería conveniente la creación de un gran Parque Nacional de la Serranía de Ronda que incorporase buena parte de las sierras bermejas y otras áreas conectadas ecológicamente donde el pinsapo podría prosperar. La figura de Parque Nacional minimizaría el efecto de las perturbaciones antrópicas, que se ha demostrado influyen negativamente en la biodiversidad de los ecosistemas del pinsapo.<sup>49</sup> Otros valores naturales, como la existencia de una gran endemividad, respaldan una mayor protección de Sierra Bermeja.<sup>50, 51</sup> Además, existen evidencias contrastadas que relacionan inversión y conservación.<sup>52</sup>

## 5. CONCLUSIONES

El pinsapo (*Abies pinsapo*. Boiss). es una especie característica de la Serranía de Ronda estrechamente emparentada con los abetos marroquíes cuyo origen responde a la existencia de unas condiciones ecológicas localmente muy delimitadas por la montaña, dentro del contexto biogeográfico de las principales elevaciones de la cuenca Mediterránea y la especiación de los abetos circum-mediterráneos.

Aparece disperso formando bosques, rodales e individuos aislados por casi toda la serranía. Habita en ambientes montañosos moderadamente escarpados (35,22 %), entre los 683 y los 1724 metros sobre el nivel del mar, donde la temperatura media anual se

<sup>49</sup> LINARES, CARREIRA y OCHOA, 2011.

<sup>50</sup> GÓMEZ ZOTANO *et al.*, 2014.

<sup>51</sup> MENDOZA-FERNÁNDEZ *et al.*, 2015.

<sup>52</sup> SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ *et al.*, 2017.

sitúa en torno a los 12° C, con una media de las mínimas del mes más frío por debajo de los 5° C. Crece en áreas pluviosas, que promedian unos 1122 mm de precipitación, desde los 827 a los 1486 mm, aunque dentro de un contexto climático que no escapa a la sequía estival, pues apenas se promedian unos 45 mm durante los meses estivales en su ámbito de distribución. Quizás por este motivo, más del 70 % de las poblaciones persisten en laderas orientadas hacia el norte para minimizar una evapotranspiración potencial que va desde los 709 a los 949 mm según las distintas zonas donde aparece.

El nicho ecológico fundamental del pinsapo pudo ser explicado empleando tan sólo tres predictores no autocorrelacionados con datos sobre precipitaciones, temperaturas e incidencia solar. En concreto, el modelo de regresión logística ajustado con datos de presencia y ausencia alcanzó una  $R^2$  de McFadden = 0,95, una Especificidad = 0,98, una Sensibilidad = 0,98 y un TSS = 0,97.

Los resultados de la modelización de la distribución potencial calibrados con diferentes algoritmos (BIOCLIM, DOMAIN, MARS, FDA, CART, RANDOM FOREST) y datos de entrada (presencia, presencia/ausencia, presencia/background), arrojaron una mayor capacidad discriminante de los algoritmos netamente predictivos, como RANDOM FOREST (AUC = 0,97; COR= 0,86) y MARS (AUC = 0,98; COR= 0,84), tanto con registros de presencia/ausencia como con registros de presencia/background. Por el contrario, los métodos descriptivos ofrecieron una peor capacidad discriminante, caso de BIOCLIM (AUC = 0,93; COR= 0,63).

La espacialización de los modelos de distribución potencial se tradujo en una mayor sobrepredicción aparente de los métodos basados en datos de presencia/ausencia. Los métodos basados en presencias ajustaron más las predicciones espaciales, pero incurriendo en errores de omisión de poblaciones completas. Y los métodos basados en registros de presencia/background proyectaron un mayor ajuste espacial, pero sin perder la coherencia de acuerdo con la distribución de las poblaciones existentes. Finalmente, el modelo de consenso ponderado por la media de todas las predicciones logró capturar la tendencia central de los modelos individuales ofreciendo una predicción espacial más consistente.

Los resultados obtenidos en este trabajo pueden ser usados para la planificación y gestión de los trabajos de conservación y regeneración del pinsapo en las áreas donde la especie actualmente está presente, así como en los trabajos de recuperación y ampliación del área ocupada por el pinsapo en aquellas áreas favorables donde la especie podría estar presente de acuerdo con los valores de idoneidad obtenidos en los modelos de nicho ecológico. De esta manera, se podría optimizar una zonificación de las actuaciones que maximizara la inversión en trabajos relacionados con la biología de la conservación de la especie.

Finalmente, los resultados obtenidos aportan argumentos ecológicos que justifican la creación de un gran Parque Nacional de la Serranía de Ronda con el objeto de fomentar

la existencia de corredores ecológicos que faciliten la conectividad ecológica de las poblaciones fragmentadas de *Abies pinsapo*. En este sentido, apoyamos la propuesta de la Consejería de Medioambiente y Ordenación del Territorio de la Junta de Andalucía para la declaración del Parque Nacional de la Sierra de las Nieves. Asimismo, también apoyamos la iniciativa que pretende la integración del extenso afloramiento peridotítico de Sierra Bermeja en el mismo Parque Nacional.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALBA-SÁNCHEZ, F., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., BENITO DE PANDO, B., LINARES, J.C., NIETO-LUGILDE, D. y LÓPEZ-MERINO, L., 2010. "Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phyto-geographic approach using fossil pollen data and species distribution models". *Diversity and Distributions*, vol. 16, no. 2, pp. 214-228. ISSN 13669516. DOI 10.1111/j.1472-4642.2010.00636.x.
- ALIZOTI, P.G., FADY, B., PRADA, M.A. y VENDRAMIN, G.G., 2011. "EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use of Mediterranean firs (*Abies* spp.)". *Biodiversity International*. S.l.:
- ALLOUCHE, O., TSOAR, A. y KADMON, R., 2006. "Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS)". *Journal of Applied Ecology*, vol. 43, no. 6, pp. 1223-1232.
- ARAÚJO, M. y WHITTAKER, R., 2005. "Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change". *Global Ecology and Biogeography*, vol. 14, pp. 529-538.
- AUSSENAC, G., 2002: "Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean fir in the context of climate change". *Annals of Forest Science*, vol. 59, no. 8, pp. 823-832. ISSN 1286-4560. DOI doi: 10.1051/forest:2002080.
- BARVE, N., BARVE, V., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., LIRA-NORIEGA, A., MAHER, S.P., PETERSON, A.T., SOBERÓN, J. y VILLALOBOS, F., 2011. "The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling". *Ecological Modelling*, vol. 222, no. 11, pp. 1810-1819. ISSN 03043800. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011.
- BOWLES, G., 1782. *Introducción a la historia natural y a la geografía física de España*. Madrid: Imprenta Real.
- BREIMAN, L., FRIEDMAN, J.H., OLSHEN, R.A. y STONE, C.J., 1984. *Classification and Regression Trees*. S.l.: s.n. ISBN 0412048418.

- BREINER, F.T., GUIBAN, A., BERGAMINI, A. y NOBIS, M.P., 2015. "Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models". *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 6, no. 10, pp. 1210-1218. ISSN 2041210X. DOI 10.1111/2041-210X.12403.
- BUSBY, J.R., 1991. "BIOCLIM - A Bioclimatic Analysis and Prediction System". *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*. S.l.: s.n., pp. 64-68.
- CARPENTER, G., GILLISON, A. y WINTER, J., 1993. "DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals". *Biodiversity and Conservation*, vol. 680, pp. 667-680.
- CAUDULLO, G. y TINNER, W., 2016. "Abies - Circum-Mediterranean firs in Europe: distribution, habitat, usage and threats". *European Atlas of Forest Tree Species*. S.l.: European Commission,
- CERRILLO, R.M.N., FERNÁNDEZ, A.L., OYONARTE, P.B., MARTÍNEZ, C.C., QUINTANILLA, J.L., CANCIO, A.F., ÁLVAREZ, J.R.G. y SÁNCHEZ, R., 2006. "Aproximación a la definición del hábitat fisiográfico del Abies pinsapo Boiss. en Andalucía". *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, vol. s/n, pp. 137-152.
- DERING, M., SEKIEWICZ, K., BORATYNSKA, K., LITKOWIEC, M., ISZKULO, G., ROMO, A. y BORATYNSKI, A., 2014. "Genetic diversity and inter-specific relations of western Mediterranean relic Abies taxa as compared to the Iberian A. alba". *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 209, no. 7, pp. 367-374. ISSN 03672530. DOI 10.1016/j.flora.2014.03.011.
- EFRON, B., 1981. "Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap and other methods". *Biometrika*, vol. 68, no. 3, pp. 589-599.
- FELICÍSIMO, Á.M., MUÑOZ, J., MATEO, R.G. y VILLALBA, C.J., 2012. "Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático". *Ecosistemas*, vol. 21, no. 3, pp. 1-6.
- FERNANDEZ-CANCIO, A., NAVARRO CERRILLO, R., FERNANDEZ FERNANDEZ, R., GIL HERNANDEZ, P., MANRIQUE MENENDEZ, E. y CALZADO MARTINEZ, C., 2007. "Climate classification of Abies pinsapo Boiss. forests in Southern Spain". *Investigación Agraria-Sistemas Y Recursos Forestales*, vol. 16, no. 3, pp. 222-229.
- FIELDING, A.H. y BELL, J.F., 1997. "A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models". *Environmental Conservation*, vol. 24, no. 1, pp. 38-49.

- FRANKLIN, J., 2009. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. New York: Press, Cambridge University.
- FRIEDMAN, J.H., 2001. "Greedy function approximation: A gradient boosting machine". *Annals of Statistics*, vol. 29, no. 5, pp. 1189-1232. ISSN 00905364. DOI DOI 10.1214/aos/1013203451.
- GÓMEZ MORENO, M., 2012. "La Serranía de Ronda: configuración física y articulación del poblamiento". *Takurunna*, vol. 2, pp. 121-150. ISSN 2253-6191.
- GÓMEZ ZOTANO, J., ROMÁN REQUENA, F., HIDALGO TRIANA, N. y PÉREZ LATORRE, A. V., 2014. "Biodiversidad y valores de conservación de los ecosistemas serpentínicos en España". *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, vol. 65, pp. 187-206.
- GUERRERO, J., CÁCERES, F., GIMÉNES DE AZCARATE, F. y MOREIRA, J., 2013. "The Spanish Fir Tree (*Abies pinsapo*): foreseeable behaviour and management criteria faced with climate change". *Ecogenes Conference. Adapting to global change in the Mediterranean hotspot*. Seville: s.n.
- GUISAN, A. y ZIMMERMANN, N.E., 2000. "Predictive habitat distribution models in ecology". *Ecological Modelling*, vol. 135, no. 2-3, pp. 147-186.
- GUTIÉRREZ HERNÁNDEZ, O., [sin fecha]. "Impacto del cambio climático en la distribución y supervivencia del Pinsapo (Serranía de Ronda)". *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*.
- HASTIE, T., TIBSHIRANI, R. y BUJA, A., 1994. "Flexible discriminant analysis by optimal scoring". *Journal of the American Statistical Association*, vol. 89, no. 428, pp. 1255-1270. ISSN 1537274X. DOI 10.1080/01621459.1994.10476866.
- HUTCHINSON, G.E., 1957. "Concluding remarks". *Cold Spring Harbour symposium on quantitative biology*, no. 22, pp. 415-427.
- LINARES, J.C., 2011. "Biogeography and evolution of *Abies* (Pinaceae) in the Mediterranean Basin: The roles of long-term climatic change and glacial refugia". *Journal of Biogeography*, vol. 38, no. 4, pp. 619-630. ISSN 03050270. DOI 10.1111/j.1365-2699.2010.02458.x.
- LINARES, J.C., CARREIRA, J.A. y OCHOA, V., 2011. "Human impacts drive forest structure and diversity. Insights from Mediterranean mountain forest dominated by *Abies pinsapo* (Boiss.)". *European Journal of Forest Research*, vol. 130, no. 4, pp. 533-542. ISSN 16124669. DOI 10.1007/s10342-010-0441-9.
- LINARES, J.C., DELGADO-HUERTAS, A., CAMARERO, J.J., MERINO, J. y CARREIRA, J.A., 2009. "Competition and drought limit the response of

- water-use efficiency to rising atmospheric carbon dioxide in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*". *Oecologia*, vol. 161, no. 3, pp. 611-624. ISSN 00298549. DOI 10.1007/s00442-009-1409-7.
- LOBO, J.M., JIMÉNEZ-VALVERDE, A. y HORTAL, J., 2010. "The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling". *Ecography*, vol. 33, no. 1, pp. 103-114.
- LÓPEZ-TIRADO, J. y HIDALGO, P.J., 2014. "A high resolution predictive model for relict trees in the Mediterranean-mountain forests (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold and *Abies pinsapo* Boiss.) from the south of Spain: A reliable management tool for reforestation". *Forest Ecology and Management*, vol. 330, pp. 105-114. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2014.07.009.
- MARMION, M., PARVIAINEN, M., LUOTO, M., HEIKKINEN, R.K. y THUILLER, W., 2009. "Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling". *Diversity and Distributions*, vol. 15, no. 1, pp. 59-69.
- MENDOZA-FERNÁNDEZ, A.J., PÉREZ-GARCÍA, F.J., MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, F., SALMERÓN-SÁNCHEZ, E., MEDINA-CAZORLA, J.M., GARRIDO-BECERRA, J.A., MARTÍNEZ-NIETO, M.I., MERLO, M.E. y MOTA, J.F., 2015. "Areas of endemism and threatened flora in a Mediterranean hotspot: Southern Spain". *Journal for Nature Conservation*, vol. 23, no. October, pp. 35-44. ISSN 16171381. DOI 10.1016/j.jnc.2014.08.001.
- MOD, H.K., SCHERRER, D., LUOTO, M. y GUISAN, A., 2016. "What we use is not what we know: Environmental predictors in plant distribution models". *Journal of Vegetation Science*, pp. 1-15. ISSN 16541103. DOI 10.1111/jvs.12444.
- PETERSON, A.T., SOBERÓN, J., PEARSON, R.G., ANDERSON, R.P., MARTÍNEZ-MEYER, E., NAKAMURA, M. y BASTOS ARAUJO, M., 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- PHILLIPS, S.J., ANDERSON, R.P., DUDÍK, M., SCHAPIRE, R.E. y BLAIR, M.E., 2016. "Opening the black box: an open-source release of Maxent". *Ecography*, ISSN 6503251521. DOI 10.1111/ecog.02537.
- PULLIAM, H.R., 2000. "On the relationship between niche and distribution". *Ecology Letters*, vol. 3, no. 4, pp. 349-361. ISSN 1461023X. DOI 10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x.
- RODRÍGUEZ MARTÍNEZ, F., 1977. *La serranía de Ronda. Estudio geográfico*. Madrid: Confederación Española de Cajas Ahorro.
- SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, D., ABELLÁN, P., ARAGÓN, P., VARELA, S. y CABEZA, M., 2017. "Matches and mismatches between conservation

- investments and biodiversity values in the European Union”. *Conservation Biology*, ISSN 08888892. DOI 10.1111/cobi.12977.
- SOBERON, J. y ARROYO-PEÑA, B., 2017. “Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson”. *PLoS ONE*, vol. 12, no. 4, pp. 1-14. ISSN 19326203. DOI 10.1371/journal.pone.0175138.
- SOBERÓN, J., OSORIO-OLVERA, L. y PETERSON, T., 2017. “Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución”. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 88, no. 2, pp. 437-441. ISSN 18703453. DOI 10.1016/j.rmb.2017.03.011.
- SOBERÓN, J. y TOWNSEND PETERSON, A., 2005. “Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species’ Distributional Areas”. *Biodiversity Informatics*, vol. 2, pp. 1-10.
- TULLOCH, A.I.T., SUTCLIFFE, P., NAUJOKAITIS-LEWIS, I., TINGLEY, R., BROTONS, L., FERRAZ, K.M.P.M.B., POSSINGHAM, H., GUISAN, A. y RHODES, J.R., 2016. “Conservation planners tend to ignore improved accuracy of modelled species distributions to focus on multiple threats and ecological processes”. *Biological Conservation*, vol. 199, pp. 157-171. ISSN 00063207. DOI 10.1016/j.biocon.2016.04.023.
- VALLADARES, F., 2009. “9520 Abetales de *Abies pinsapo* Boiss.” *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. S.l.: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Secretaría General Técnica. Centro de Publicaciones, pp. 90.

