



A. Hampe

INRA, UMR1202 BioGeCo, F-33160 Cestas
 Univ. Bordeaux, UMR1202 BioGeCo, F633400 Talence
 Correo electrónico: arndt@pierroton.inra.fr

3 Vulnerabilidad y conservación de los relictos climáticos de larga duración

Resultados clave

- La península ibérica alberga las poblaciones más meridionales de numerosas especies leñosas de amplia distribución europea.
- Muchas de ellas han persistido durante gran parte del Cuaternario más o menos aisladas en enclaves con condiciones ambientales particularmente favorables y representan un objeto a preservar de gran valor.
- El mayor riesgo climático para estas poblaciones consiste en un incremento de la aridez y el riesgo añadido de una elevada presión humana sobre sus hábitats.
- Las estrategias de conservación deberían enfatizar la detección sistemática de núcleos poblacionales y la identificación de los riesgos más inminentes (de origen climático o no) para su persistencia.

Contexto

Existen abundantes evidencias empíricas que demuestran que las áreas de distribución geográfica de numerosas especies en todo el mundo se están desplazando hacia los polos o altitudes mayores (Chen et al. 2011). Estos movimientos se atribuyen principalmente al reciente calentamiento global y al correspondiente desplazamiento hacia espacios que ofrecen condiciones ambientales favorables para las especies. Las áreas de distribución de estas especies se transforman en consonancia con los cambios ambientales mediante eventos de colonización en el margen de avance (en el hemisferio norte situado en el límite septentrional o altitudinal superior), donde las condiciones climáticas mejoran, y eventos de extinción en el margen de retaguardia (situado en el límite meridional

o altitudinal inferior, donde las condiciones climáticas dificultan su supervivencia y reclutamiento). Este proceso implica que incluso aquellas especies que consigan conservar su área de distribución bajo cambios climáticos bruscos pueden sufrir extinciones locales dentro de su área de distribución. Desafortunadamente son precisamente estas zonas, situadas cerca del margen de retaguardia, las que albergan las poblaciones más singulares y por tanto más relevantes para la conservación de la identidad genética y evolutiva de las especies.

En años recientes se han desarrollado diferentes modelos de distribución basados en el nicho climático de las especies con el objetivo de predecir cómo podrían cambiar las áreas de distribución en función de los cambios climáticos pronosticados (Elith & Leathwick 2009). La gran mayoría de estos modelos sugiere que en las próximas décadas aquellas poblaciones que forman actualmente el margen de retaguardia de las especies sufrirán extinciones masivas. No obstante, existen indicios de que este desolador panorama, sin ser completamente falso, podría ser demasiado simplista. Recientes investigaciones han mostrado que muchas poblaciones en el margen de retaguardia han sido sorprendentemente resistentes a los grandes cambios climáticos del pasado (Hampe & Petit 2005; véase Figura 1). Las poblaciones marginales de numerosas especies arbóreas europeas que se encuentran refugiadas en las sierras y montañas de la península ibérica son ejemplos de esta resistencia.

Los importantes avances en el conocimiento de la flora ibérica han revelado que numerosas especies vegetales de amplia distribución europea mantienen pequeñas poblaciones dispersas fuera de su área principal de distribución (Figura 2; véase también <http://www.anthos.es>). Estas poblaciones persisten como relictos de tiempos pasados, a menudo muy aisladas del área de distribución principal de la especie. Establecidas durante

Figura 1.

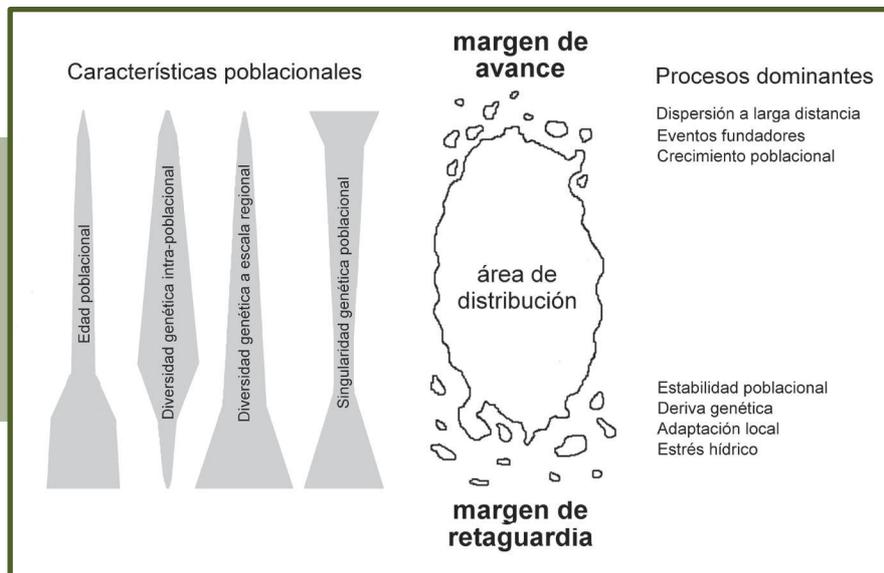


Figura 1. Características poblacionales y procesos relevantes en los márgenes de avance y retaguardia de un área de distribución en movimiento. La anchura de las barras grises indica la intensidad de las características y procesos a lo largo del área de distribución.

Fuente: Hampe & Petit (2005).

épocas con condiciones climáticas bastante diferentes de la actuales, se retrajeron posteriormente hacia enclaves con condiciones microclimáticas particularmente favorables (comúnmente denominados refugios climáticos; Keppel et al. 2012), donde han permanecido desde entonces. Numerosos estudios en filogeografía - una disciplina de investigación que usa métodos genéticos para inferir y reconstruir los procesos históricos que han generado la distribución geográfica actual de las poblaciones - han puesto de manifiesto la sorprendente edad y continuidad de estas poblaciones relictas (Petit et al. 2005, Médail & Diadema 2009, Rodríguez-Sánchez et al. 2010). Casi todas han permanecido aproximadamente *in situ* desde alguno de los periodos glaciales del Cuaternario (periodo que engloba aproximadamente los últimos 1,8 millones de años), y algunas incluso desde antes del origen del clima mediterráneo en el Plioceno (hace unos 3,6 millones de años). La larga trayectoria evolutiva que

estas poblaciones relictas han recorrido - a menudo en elevado aislamiento y bajo condiciones ambientales que han promovido procesos de adaptación local - se refleja en una excepcional singularidad genética. Representan un componente de gran relevancia para la historia evolutiva y la identidad genética de numerosas especies vegetales emblemáticas del continente europeo. Este papel les otorga un enorme valor de conservación y les convierte en “experimentos naturales” adecuados para estudiar el comportamiento de las poblaciones de especies leñosas frente a los cambios climáticos.

La Cuenca Mediterránea alberga un mayor número de poblaciones vegetales relictas de larga duración que la gran mayoría de la superficie terrestre del globo (Figura 3). La principal causa está en que sus condiciones climáticas combinan una gran estabilidad en el tiempo con una gran variabilidad en el espacio (Figura 4). La

Figura 2.

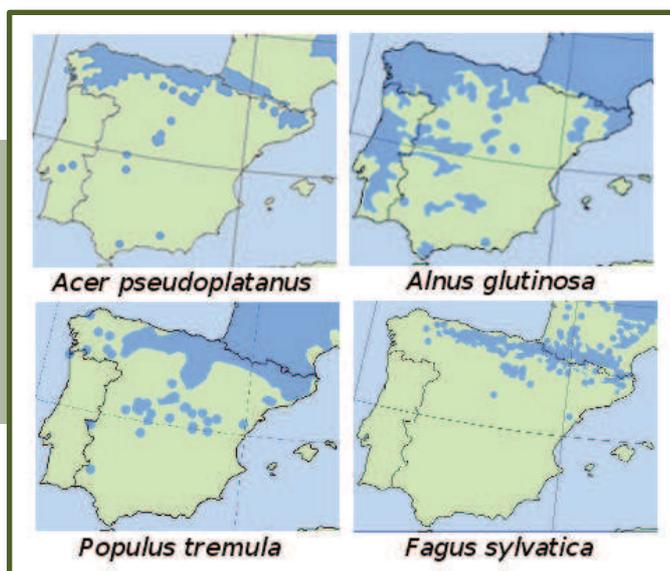


Figura 2. Cuatro ejemplos de especies arbóreas con amplia distribución europea que poseen poblaciones aisladas en la península ibérica.

Fuente: <http://www.euforgen.org>

Figura 3.



Figura 3. Distribución geográfica de 52 refugios climáticos de especies vegetales, identificados en la Cuenca Mediterránea. El análisis se basa en una revisión de estudios filogeográficos en 82 especies (41 arbóreas y 41 herbáceas).

Fuente: Modificado a partir de Médail & Diadema (2009).

situación general de la región y su cercanía a las grandes masas de agua del mar Mediterráneo y el Atlántico han contribuido a mantener unas condiciones climáticas suficientemente templadas y estable para permitir la existencia continuada de especies forestales incluso en los momentos más extremos (como el último máximo glacial, hace 26-20.000 años, o el máximo térmico del último periodo interglacial, hace alrededor de 125.000 años). Por otra parte, la destacada heterogeneidad topográfica y ambiental que caracteriza la Cuenca Mediterránea genera fuertes gradientes climáticos con zonas muy contrastadas climáticamente situadas a corta distancia. Esta situación ha facilitado a las poblaciones vegetales alcanzar sus refugios climáticos durante periodos de cambios climáticos bruscos y elevado estrés ambiental.

No obstante, la gran persistencia de las poblaciones relictas frente a los cambios del pasado no

representa ninguna garantía con vista a su viabilidad en un futuro más caluroso y seco. El hecho de que la temperatura global actual ya es superior en promedio a la del Cuaternario, sugiere que muchas poblaciones relictas podrían estar viviendo cerca de sus límites de tolerancia. Además – y muy notablemente – las poblaciones relictas no se enfrentan sólo al cambio climático moderno sino también a otras numerosas amenazas derivadas de la presión humana (Médail & Diadema 2009). Estas amenazas pueden ser incluso más acuciantes que las que el calentamiento global representaría por sí mismo. Para desarrollar estrategias efectivas de conservación y una gestión adaptada a las poblaciones relictas frente a este escenario, es imprescindible conocer y comprender mejor su funcionamiento dentro de su entorno particular, así como las respuestas a las limitaciones que este les impone (Hampe & Jump 2011).

Figura 4.

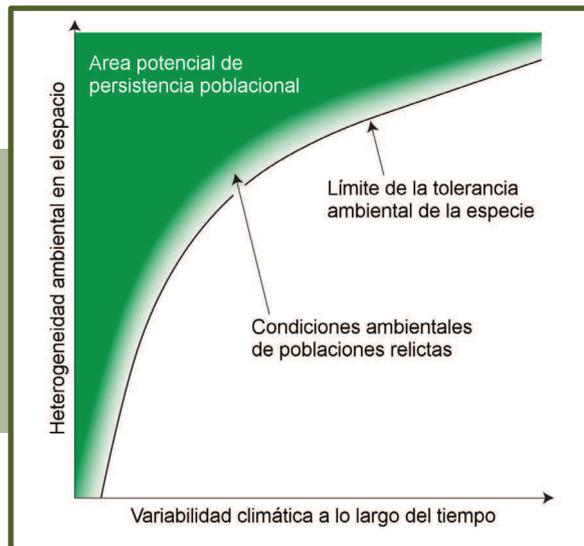


Figura 4. Modelo conceptual describiendo la capacidad de las aéreas geográficas para mantener poblaciones en función de la variabilidad espacio-temporal de sus condiciones ambientales. Los refugios climáticos pueden ocurrir donde la heterogeneidad del paisaje permite a las poblaciones compensar la variabilidad temporal mediante movimientos entre zonas con diferentes microclimas locales.

Fuente: Hampe & Jump (2011).

Resultados y discusión

Características ambientales de los refugios climáticos

Los últimos años han visto un gran avance en nuestra comprensión de lo que caracteriza a los refugios climáticos y a las poblaciones relictas que estos albergan (Dobrowski 2011, Keppel et al. 2012). Este conocimiento da pistas importantes para entender cómo las poblaciones relictas han respondido a cambios climáticos del pasado, y como podrían reaccionar a los cambios pronosticados (Hampe et al 2013). Los refugios se caracterizan por rasgos fisiográficos que contribuyen a desacoplar su clima local de las tendencias regionales y a mitigar el impacto de eventos climáticos extremos (es decir, episodios en los que la capacidad de aclimatación de un organismo se ve significativamente desbordada; Gutschick & BassiriRad 2003). Ejemplos comunes son las umbrías de sierras y montañas, fondos de valles que concentran flujos de aire frío o lugares con disponibilidad de agua durante todo el año. La topografía suele ser el principal determinante de la localización de refugios a escala del paisaje, mientras que otros efectos del terreno, particularidades edáficas y la influencia de la vegetación ganan en importancia a menor escala (Hampe & Jump 2011).

Topografías montañosas parecen casi indispensables para la existencia de relictos de larga duración debido a su gran efecto sobre el clima local y su capacidad de generar gradientes climáticos muy fuertes. Ackerly et al. (2010) colocaron 26 sensores meteorológicos durante tres meses en un terreno montañoso de tan solo 1 km², situado en la montaña de los White Mountains (California). La temperatura media registrada durante este periodo mostró un diferencial entre puntos que alcanzó no menos de 8°C (sobre las 6:00 horas de la mañana) y nunca bajó de 4°C (sobre las 19:00 horas de la tarde). Este caso ilustra que los efectos topográficos pueden generar, a lo largo de cientos de metros o pocos kilómetros, gradientes climáticos que igualan toda la variación climática que las zonas templadas han experimentado desde el último máximo glacial. Y no se limitan solo a enclaves muy especiales y localizados: Dobrowski et al. (2009) observaron que no menos del 20-30% en la variación de las temperaturas medidas durante 11 años en una región de 2750 km² en montañas de Lake Tahoe (California) se debieron exclusivamente a la variación en los rasgos fisiográficos de los puntos de medición. Estos efectos topográficos empiezan a ser usados para identificar sistemáticamente potenciales refugios climáticos (Ashcroft et al. 2012).

Otros fenómenos pueden igualmente tener efectos notables sobre el clima local. Cuerpos de agua como lagos, ríos, arroyos o turberas representan importantes termorreguladores cuyo efecto puede alcanzar desde cientos de metros a pocos kilómetros, mientras que la influencia de la vegetación local puede extenderse desde centímetros a algunos cientos de metros. Así, Mejías et al. (2007) observaron que bosques riparios en el Parque Natural de Alcornocales (Cádiz) experimentaron temperaturas máximas diarias 9% más bajas y una humedad relativa 26% más alta que los quejigares y alcornocales adyacentes. Tres sitios cercanos de bosque caducifolio, brezal y pastizal en un paisaje de relieve llano de Inglaterra mostraron diferencias de menos de 5°C en las temperaturas mensuales máximas y mínimas, y de 10°C en el rango térmico absoluto (Suggitt

et al. 2010). El estudio de Ramírez et al. (2006) a lo largo de un gradiente altitudinal en Sierra Mágina (Jaén) reveló que la cobertura arbustiva reducía las temperaturas medias y máximas diarias a ras del suelo entre 1.9 °C (a mayor altitud) y 4°C (a menor altitud) en comparación con sitios abiertos adyacentes. Al mismo tiempo reducía notablemente la amplitud térmica, de forma que las zonas abiertas experimentaron un 21% más de periodos con heladas. La cobertura leñosa redujo también notablemente el periodo de la sequía estival (estimado por una humedad relativa del aire <25%). Este último dato es de particular interés, porque la cuantificación de la disponibilidad de agua suele ser más rara que la de la temperatura. No obstante, en zonas áridas como la Cuenca Mediterránea el balance hídrico suele ser mucho más relevante para el impacto del cambio climático sobre los organismos que la temperatura. El reciente estudio de Crimmins et al. (2011) ofrece una buena ilustración: estos autores mostraron que los rangos altitudinales de numerosas especies leñosas han descendido durante las últimas décadas en zonas del norte californiano donde el aumento de la temperatura ha sido acompañado por un aumento aún mayor de la precipitación, resultando en una mejora del balance hídrico.

Condicionantes y estrategias ecológicas de los relictos climáticos

La supervivencia durante largos periodos en refugios climáticos requiere ciertas capacidades de sus poblaciones (Hampe & Jump 2011): 1) tienen que ser capaces de aguantar condiciones ambientales que pueden temporalmente rozar o incluso exceder su tolerancia fisiológica, 2) tienen que mantener una tasa media de crecimiento estable a pesar de experimentar una regeneración irregular, 3) tienen que desarrollarse en un hábitat cuya superficie restringida limite el tamaño poblacional y cuyo aislamiento geográfico restrinja las oportunidades de flujo génico o rescate demográfico desde el exterior.

Las especies arbóreas disponen de varias estrategias para enfrentarse a estas condiciones. Pueden reducir el impacto del estrés climático mediante adaptaciones morfológicas (como el desarrollo de raíces profundas o lignotubérculos) y fisiológicas (como mecanismos eficientes de cierre de estomas o elevadas reservas de carbohidratos no-estructurales que permitan restaurar tejidos dañados). El propio tamaño de la planta permite crear microambientes favorables (p.ej. manteniendo la humedad del suelo). Una gran capacidad de crecimiento indeterminado o clonal permite reaccionar eficazmente a pérdidas de tejidos y modificar la asignación de recursos a los diferentes componentes estructurales (raíz, tallo, superficie foliar) en respuesta a condiciones de estrés (Niinemets 2010). Una historia vital basada en una elevada supervivencia de los individuos adultos reduce la susceptibilidad frente a cuellos de botella demográficos causados por la estocasticidad ambiental, mientras que el solapamiento resultante de generaciones aumenta el tamaño poblacional efectivo y reduce el riesgo de erosión genética. Finalmente, la elevada longevidad de las especies arbóreas les permite concentrar los eventos de reproducción en años particularmente favorables.

Una regeneración escasa o ausente es un fenómeno muy común en poblaciones relictas. Numerosos estudios en la península ibérica han documentado para

diversas especies leñosas tasas altísimas de mortalidad durante la primera fase del establecimiento y/o tendencias de envejecimiento poblacional (*Juniperus communis*: García et al. 1999, *Frangula alnus*: Hampe & Arroyo 2002; *Rhododendron ponticum*: Mejías et al. 2002, Erfmeier & Bruelheide 2004; *Prunus lusitanica*: Pulido et al. 2008, *Betula pendula*: Sanz et al. 2011, *Taxus baccata*: Sanz et al. 2009). Estos estudios, de acuerdo con otros estudios experimentales (p. ej. Castro et al. 2004, Mendoza et al. 2009), muestran claramente que el éxito del reclutamiento depende en alto grado de la existencia de microhábitats que protejan los reclutas de la sequía estival. La humedad ambiental y el efecto facilitador de la vegetación leñosa suelen jugar un papel clave en las situaciones estudiadas. Este efecto no se limita a los relictos climáticos, pero cabe esperar que sea de especial relevancia para ellos. Aunque la escasez de regeneración en sí misma no es necesariamente una señal alarmante debido a las adaptaciones de las especies arbóreas, suele ser un indicador del estado de las poblaciones fácilmente interpretable. Por otra parte, una manera relativamente factible para aumentar la viabilidad y conservación de las poblaciones relictas suele ser propiciar medidas dirigidas a aumentar la tasa de regeneración.

Riesgos climáticos

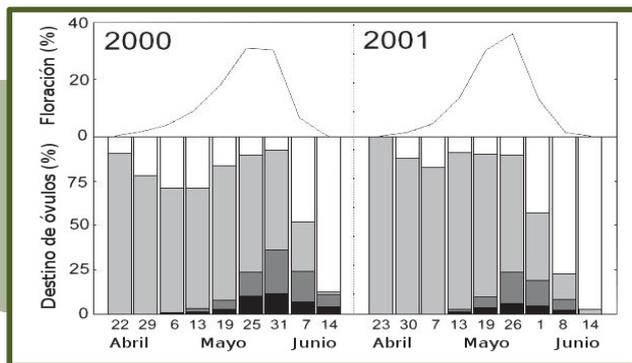
El aumento de temperatura centra una gran parte de la discusión acerca de las amenazas del cambio climático para la biodiversidad actual. Efectivamente, existen ejemplos en los que la subida de temperaturas supone un riesgo directo para los relictos, por ejemplo al ponerlos al alcance de otras especies antagonistas. Esto ocurre en el caso emblemático del creciente impacto de la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) sobre las poblaciones más meridionales del pino silvestre (*Pinus sylvestris*) en Sierra Nevada (Hódar et al. 2003). Este incremento se debe muy probablemente al hecho

de que inviernos más templados en la zona favorecen la supervivencia de la procesionaria en altitudes en las que anteriormente no estaba presente (Hódar & Zamora 2004).

No obstante, la principal amenaza para los relictos climáticos en la Cuenca Mediterránea consiste en el empeoramiento del balance hídrico. Muchos relictos persisten en zonas donde la existencia continuada de cuerpos hídricos (arroyos, lagos, turberas) les ayuda a persistir durante las temporadas de sequía, pero estos recursos se verán necesariamente disminuidos con el esperable aumento de la evapotranspiración (sobre todo en verano, ya por sí el periodo mas problemático). Que los mayores cambios son esperados en verano, la época ya de por sí mas limitante, complica aun más las perspectivas futuras de muchos relictos.

Un aspecto potencialmente importante que ha recibido poca atención es el riesgo que resulta de los cambios climáticos en concierto con las interacciones bióticas. El ya mencionado caso del pino silvestre y la procesionaria es un buen ejemplo. Otros dos casos son el estudio de Hampe (2005) que mostró un desfase entre el periodo de floración del avellanillo (*Frangula alnus*) y el periodo de mayor actividad de sus polinizadores (Figura 5), así como el estudio de Linares et al. (2010a,b) que investigó como la competición intraespecífica y el impacto de hongos patógenos aumentan la susceptibilidad al estrés hídrico en el pinsapo (*Abies pinsapo*). Otras investigaciones han mostrado que el decaimiento de poblaciones relictas va acompañado por un aumento en la importancia de otras especies competidoras (Peñuelas et al. 2007, Galiano et al. 2010), lo cual puede ser un indicio de que las relaciones competitivas inter-específicas están cambiando como consecuencia del cambio de las condiciones ambientales.

■ Figura 5.



▲ **Figura 5.** Floración y fructificación de poblaciones relictas del avellanillo (*Frangula alnus*) en el Campo de Gibraltar durante los años 2000 y 2001. La foto muestra botones y flores abiertas a las que se aproxima una abeja polinizadora. El gráfico de arriba muestra la fenología de la floración, donde la línea indica qué porcentaje de la producción total de flores se abrió en una fecha dada. El gráfico de abajo muestra el destino de los óvulos individuales en función de su fenología. Las columnas representan, para todos los óvulos que florecieron o abortaron en una fecha dada, a cuál fase de desarrollo estos llegaron: botón abortado antes de florecer (blanco), flor abierta (gris claro), fruto iniciado (gris oscuro) o fruto maduro (negro). La figura ilustra que 1) ninguna de todas las flores producidas durante la primera mitad de la época de floración llegó a convertirse en fruto y 2) la mortalidad de botones aumenta fuertemente hacia el final de la época de floración como consecuencia de la sequía estival.

Fuente: Hampe (2005)

Mientras el calentamiento global moderno representa una amenaza de gran envergadura para la biodiversidad de la Cuenca Mediterránea en general y para los relictos en particular, no hay que olvidar que otros componentes del cambio global - como la transformación del paisaje, la competencia por recursos hídricos o el fuego - ya están causando la extinción de numerosas poblaciones, borrando así un importante componente de la biodiversidad regional. Aunque no existen datos sistemáticos al respecto, cabe esperar que los efectos sean particularmente graves en las poblaciones relictas, porque estas suelen ocupar zonas particularmente favorables climáticamente y por tanto de especial interés para el ser humano. De hecho, Médail & Diadema (2009) delimitaron en la Cuenca Mediterránea áreas identificadas por estudios filogeográficos como refugios glaciales de especies vegetales (véase Figura 4) y observaron que un 25% de estas aéreas coinciden con zonas de alta densidad de población humana. Los usos del suelo como la agricultura, las plantaciones forestales o la construcción de embalses y depósitos de agua compiten con hábitats potenciales, destruyendo poblaciones relictas existentes previamente. La elevada presión causada por grandes herbívoros, ya sean domésticos o gestionados para la caza, puede reducir sensiblemente la regeneración (Hampe & Arroyo 2002). Finalmente, aunque el impacto del fuego puede ser algo menor en los microrefugios debido a sus particulares condiciones microambientales, el fuego representa una amenaza crítica para estas poblaciones debido a su reducido tamaño.

■ Recomendaciones para la adaptación

1) El primer reto consiste en localizar las poblaciones existentes. Los últimos años han visto grandes avances en esta tarea gracias a la creación de iniciativas como por ejemplo la Red de Jardines Botánicos de la Junta de Andalucía. Una vez localizadas las poblaciones, cabe identificar los riesgos más inminentes - climáticos o no - y diseñar medidas para reducir su impacto. 2) Si existen indicios de que el clima local puede ser un factor limitante para la regeneración, una buena opción son acciones de gestión que maximicen el efecto facilitador de la vegetación acompañante. También pueden ser necesarias acciones para reforzar el tamaño y densidad poblacionales si el potencial de regeneración de la población se ve afectado por el efecto Allee (esto es, cuando un descenso en el tamaño o la densidad de la población causa una disminución del *fitness* individual medio). 3) Las actuaciones de conservación *ex-situ* (esto es, el mantenimiento de poblaciones fuera de su hábitat natural, p.ej. en bancos de germoplasma) pueden ser necesarias en las poblaciones más pequeñas o amenazadas de extinción. En este caso, el material generado *ex situ* puede ser usado para repoblar espacios climáticamente aptos que ya han perdido sus poblaciones naturales. En este caso hay que tener especial cuidado para modificar lo menos posible las características genéticas de las poblaciones objeto de la gestión. La excepcional singularidad genética y evolutiva de las poblaciones individuales implica que las estrategias de conservación deberían dirigirse a conservar el mayor número de núcleos diferentes, más que concentrarse únicamente en los núcleos más grandes, supuestamente más diversos genéticamente y con las mayores perspectivas de supervivencia a largo plazo.

■ Referencias bibliográficas

- Ackerly DD, Loarie SR, Cornwell WK, Weiss SB, Hamilton H, Branciforte R, Kraft NJB (2010) The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16:476-487
- Ashcroft MB, Gollan JR, Warton DI, Ramp D (2012) A novel approach to quantify and locate potential microrefugia using topoclimate, climate stability, and isolation from the matrix. *Global Change Biology* 18:1866-1879
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (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
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024-1026
- Dobrowski SZ (2011) A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17:1022-1035
- Dobrowski SZ, Abatzoglou J, Greenberg JA, Schladow G (2009) How much influence does landscape-scale physiography have on air temperature in a mountain environment? *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1751-1758
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:677-697
- Erfmeier A, Bruelheide H (2004) Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: Growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora* 199:120-133
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F. 2010. Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems* 13:978-991
- Gutschick VP, BassiriRad H (2003) Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist* 160:21-42
- Hampe A (2005) Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia* 143:377-386
- Hampe A, Arroyo J (2002) Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation* 107:263-271
- Hampe A, Jump AS (2011) Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 42:313-333
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467
- Hampe A, Rodríguez-Sánchez FJ, Hu FS, Dobrowski S, Gavin DG (2013) Climate refugia: from the Last Glacial Maximum to the twenty-first century. *New Phytologist* 197:16-18
- Hódar JA, 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 JA, Zamora R (2004) Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* 13:493-500
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT, Hopper SD, Franklin SE (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 21:393-404
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2010a) Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 98:592-603
- Linares JC, Camarero JJ, Bowker MA, Ochoa V, Carreira JA (2010b) Stand-structural effects on *Heterobasidion abietinum*-related mortality following drought events in *Abies pinsapo*. *Oecologia* 164:1107-1119
- Médail F, Diadema K (2009) Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36:1333-1345
- Mejías JA, Arroyo J, Marañón T (2007) Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography* 34:456-472
- Mejías JA, Arroyo J, Ojeda F (2002) Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140:297-311
- Mendoza I, Zamora R, Castro J (2009) A seeding experiment for testing tree-community recruitment under variable environments: implications for forest regeneration and conservation in Mediterranean habitats. *Biological Conservation* 142:1491-1499
- Niinemets U (2010) Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* 260:1623-1239
- Peñuelas J, Ogaya R, Boada M, Jump AS (2007) Migration, invasion and decline: changes in

recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30:829-837

Petit RJ, Hampe A, Cheddadi R (2005) Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54:877-885

Pulido F, Valladares F, Calleja JA, Moreno G, González-Bornay G (2008) Tertiary relict trees in a Mediterranean climate: abiotic constraints on the persistence of *Prunus lusitanica* at the eroding edge of its range. *Journal of Biogeography* 35:1425-1435

Rodríguez-Sánchez F, Hampe A, Jordano P, Arroyo J (2010) Past tree range dynamics in the Iberian Peninsula inferred through phylogeography and palaeodistribution modelling: A review. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162:507-521

Sanz R, Pulido F, Camarero J (2011) Boreal trees in the Mediterranean: recruitment of downy birch (*Betula alba*) at its southern range limit. *Annals of Forest Science* 68:793-802

Sanz R, Pulido F, Nogués-Bravo D (2009) Predicting mechanisms across scales: amplified effects of abiotic constraints in the recruitment of yew *Taxus baccata*. *Ecography* 32:1-8

Willis KJ, MacDonald KM (2011) Long-term ecological records and their relevance to climate change predictions for a warmer world. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 42:267-287