

¿Están los bosques mixtos pirenaicos de pino silvestre y haya en el camino hacia la saturación por nitrógeno?

J. A. Blanco^{1,*}, L. San Emeterio¹, E. González de Andrés¹, J. B. Imbert¹, E. Larrainzar¹, Javier Peralta¹, Y.-H. Lo¹, F. J. Castillo¹

(1) Departamento de Ciencias del Medio Natural, Universidad Pública de Navarra. Campus de Arrosadía, Pamplona, 31006, Navarra, España.

* Autor de correspondencia: J.A. Blanco [juan.blanco@unavarra.es]

> Recibido el 09 de septiembre de 2016 - Aceptado el 14 de febrero de 2017

Blanco, J.A., San Emeterio, L., González de Andrés, E., Imbert, B.J., Larrainzar, E., Peralta, J., Lo, Y.-H., Castillo, F.J. 2017. ¿Están los bosques mixtos pirenaicos de pino silvestre y haya en el camino hacia la saturación por nitrógeno? *Ecosistemas* 26(1): 66-78. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.08

Las actividades humanas causan altos niveles de deposición atmosférica crónica de N que pueden estar trastornando el ciclo del N en los bosques de los Pirineos occidentales. Para probar esta hipótesis, se han investigado los efectos de la deposición de N atmosférico en el ciclo de N en dos bosques mixtos de pino silvestre y haya en Navarra. Un bosque está situado a 1350 m de altitud y tiene un clima continental, mientras que el otro está situado a 650 m y tiene un clima mediterráneo húmedo. Pruebas preliminares indicaron una fijación biológica de N₂ atmosférico indetectable, así como la casi nula presencia de plantas con simbioses fijadoras como en la actividad de fijadores libres. Por lo tanto se asumió que la principal entrada de N en estos bosques es la deposición atmosférica. Se estimó la dependencia de la productividad de estos ecosistemas de la deposición por medio del modelo ecológico FORECAST, calibrado para estos sitios. Se simularon seis escenarios con tasas de deposición en un rango de 5 a 30 kg ha⁻¹ año⁻¹. Los resultados indicaron que la productividad de estos bosques es dependiente de la deposición de N, pero indicios de saturación por N (aumento de lixiviación y carencia de aumento de productividad) indican que pueden saturarse a partir de 20-25 kg N ha⁻¹ año⁻¹, unos 5-10 kg N ha⁻¹ año⁻¹ por encima de los niveles observados actualmente.

Palabras clave: deposición de N; saturación por N; modelización ecológica; FORECAST; bosques mixtos

Blanco, J.A., San Emeterio, L., González de Andrés, E., Imbert, B.J., Larrainzar, E., Peralta, J., Lo, Y.-H., Castillo, F.J. 2017. Are Pyrenean mixed Scots pine / European beech forests in the path to being N-saturated? *Ecosistemas* 26(1): 66-78. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.08

Human activities are causing high chronic atmospheric N deposition levels that may be disrupting N cycling in forests in the western Pyrenees. To test such hypothesis, we researched the effects of atmospheric N deposition on N cycling at two Scots pine / European beech mixed forests in Navarre. One forest is placed at 1350 m.a.s.l. and has a continental climate, whereas the other forest is placed at 650 m.a.s.l. and has a wet Mediterranean climate. Preliminary tests indicated that biological N fixation was undetectable, as host plants for symbiotic N fixers were very rare and the activity of free N fixers was undetectable. Therefore, it was assumed that the main input of N in these forests was atmospheric deposition. Hence, we estimated the dependence of ecosystem productivity with the FORECAST ecological model, calibrated for these sites. Six scenarios were simulated with N inputs in the range of 5 to 30 kg ha⁻¹ year⁻¹. Our results indicated that forest productivity depends on deposition N inputs, but indicators of N saturation (increased leached N, no additional productivity gains) show that they can become N-saturated when deposition is above 20-25 kg N ha⁻¹ year⁻¹, about 5-10 kg N ha⁻¹ year⁻¹ above current observed deposition levels.

Key words: N deposition; N saturation; ecosystem-level model; FORECAST; mixedwoods.

Introducción

El nitrógeno (N) es con frecuencia el nutriente más limitante para la productividad de los ecosistemas forestales y su capacidad de secuestrar carbono (Chapin et al. 2002). Sin embargo, el exceso de deposición de N atmosférico es una de las principales causas de impactos antropogénicos sobre los ecosistemas (Millennium Ecosystem Assessment 2005). El enriquecimiento en nutrientes asociado a la deposición de N causa cambios en la estructura de comunidades y reducciones de la biodiversidad y productividad (Bobbink et al. 2010). Se estima que amplias zonas de Norteamérica, Asia y Europa están bajo peligro de ver su productividad alterada por el exceso de deposición de N de origen antrópico (Matson et al. 2002; Wei et al. 2012; Posch et al. 2014; Binkley y Högberg 2016). En particular, una por-

ción significativa de los hábitats de pastos y bosques de montaña alpinos incluidos en la Red Natura 2000 española estarían ya recibiendo tasas de deposición que exceden los niveles de carga crítica (García-Gómez et al. 2014). Las políticas de reducción de la contaminación atmosférica de Europa y Norteamérica han alcanzado un éxito limitado, con un descenso medio del 25% de las deposiciones de N desde los años 70 del siglo XX (Tørshet et al. 2012). Sin embargo, aunque se estima que en el futuro la deposición atmosférica de N de origen antrópico descenderá (Fowler et al. 2007), aún continuará afectando durante varias décadas a los niveles de entrada de nutrientes, modificando la fertilidad de los bosques y en definitiva afectando al crecimiento de la vegetación. Tales niveles de deposición de N podrían ser lo suficientemente altos como para provocar la saturación por N de ecosistemas sensibles (Posch et al. 2014).

Hay un interés creciente en los efectos de la deposición de N en ecosistemas forestales (Magnani et al. 2007; Thomas et al. 2010; Wei et al. 2012). El aumento de las entradas de N por medio de la deposición puede afectar a los ecosistemas forestales de diferentes maneras. Aber et al. (1998) sugirió que la producción primaria neta (NPP) puede inicialmente incrementarse al aumentar la deposición de N, pero después reducirse al llegarse a la saturación de N. Aunque la NPP no incluye la respiración y la descomposición de la materia orgánica, la NPP es el principal proceso para adquirir carbono (C) atmosférico. Por un lado, la deposición de N puede aumentar la biomasa foliar y la eficiencia fotosintética, aumentando la biomasa del ecosistema. Por lo tanto, se puede esperar un aumento del secuestro de C al aumentar la NPP como consecuencia del aumento de la deposición atmosférica. Esta hipótesis ha sido corroborada en los últimos años. Por ejemplo, Magnani et al. (2007) describieron cómo la deposición de N juega un importante papel positivo en el secuestro de C en bosques boreales y templados. Thomas et al. (2010) mostraron cómo el aumento de la deposición de N de 3 a 11 kg N ha⁻¹ año⁻¹ produjo un aumento de 61 kg C por kg N depositado. Sin embargo, otras investigaciones han mostrado que el incremento de las entradas de N por deposición sólo añade ganancias marginales o indetectables al secuestro de C (Nadelhoffer et al. 1999; De Vries et al. 2008). Por otro lado, la deposición de N puede reducir el crecimiento de las raíces finas (Litton et al. 2007), reducir las tasas de respiración del suelo (Janssens et al. 2010), o acelerar la saturación de N en zonas con alto contenido de N en suelos causando lavado de N y su entrada en sistemas acuáticos (Wei et al. 2012).

Estos resultados conflictivos sugieren que los efectos de la deposición de N en la productividad de los ecosistemas forestales dependen de factores regionales y específicos de cada sitio. En particular, determinar la magnitud de las entradas de N en el ecosistema es especialmente importante en escalas temporales largas, como las usadas en la gestión forestal, dada la naturaleza acumulativa de estos procesos (Reed et al. 2011). Esta necesidad es aún más importante en los bosques mixtos en los cuales una conífera y una frondosa comparten el hábitat pero tienen diferentes requerimientos ecológicos de disponibilidad de nutrientes, agua y luz (tanto en estado adulto como de plántulas) que pueden ser afectados de diferente manera por las actividades humanas. En particular, tras el abandono de las tierras agrícolas marginales desde los años 60 del siglo XX, el pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) ha expandido su área de distribución en los Pirineos occidentales, y el haya (*Fagus sylvatica* L.) también ha recuperado zonas donde anteriormente era suprimida por medio de claras para reducir su competencia con el pino silvestre. Además de este cambio en distribución por cambio en la gestión forestal, el pino silvestre podría expandir su área de distribución debido a la tendencia actual de un cambio en el clima hacia veranos más cálidos y secos (IPCC 2013), sustituyendo al haya en las altitudes más bajas (Peñuelas y Boada 2003). Qué especie resultará relativamente más beneficiada dependerá de complejas interacciones entre la disponibilidad de recursos, agua y nutrientes (González de Andrés et al. 2016).

Por otro lado, las grandes escalas temporales y espaciales necesarias para el estudio del efecto de distintos factores ambientales y biológicos en la productividad de bosques mixtos dificultan y ralentizan la observación y experimentación en los mismos. Una opción alternativa es el uso de modelos ecológicos, que ponen en común datos procedentes de estudios de distintos componentes para ofrecer una visión integradora del ecosistema (Kimmins et al. 2010). En una revisión de más de 100 modelos (Blanco et al. 2015a), el modelo FORECAST destacó por su versatilidad para simular bosques mixtos. FORECAST (Kimmins et al. 1999) ha sido utilizado con anterioridad para investigar las consecuencias de la deposición de N en plantaciones monoespecíficas (Blanco et al. 2012; Wei et al. 2012), pero no en bosques naturales mixtos. Por las razones indicadas anteriormente, el objetivo de esta investigación es el de analizar la sensibilidad de los bosques mixtos pirenaicos a las entradas de N, en particular por deposición atmosférica, utilizando para ello el modelo ecosistémico FORECAST.

Materiales y métodos

Zona de estudio

Esta investigación se realizó en dos bosques naturales mixtos en los Pirineos navarros, siendo el pino silvestre dominante y existiendo un estrato intermedio/codominante de hayas. Ambos sitios tienen características contrastadas, tanto en el clima como en la altitud, siendo el bosque cercano a la localidad de Aspuz de tipo mediterráneo/montano y el bosque cercano a la localidad de Garde continental/subalpino (Fig. 1, Tabla 1). En estas zonas, regeneradas de forma natural hace unos 50 años, el Servicio de Montes del Gobierno de Navarra estableció en 1999 dos ensayos de claras. Se establecieron nueve parcelas en las que se aplicaron tres tratamientos repetidos en tres claras (control, clara ligera y clara intensa). Para establecer las parcelas se seleccionaron zonas de 40 x 30 m con masas de pino silvestre de similar edad y densidad de rodal (Puertas 2003). Estas parcelas han sido utilizadas en un programa de monitoreo a largo plazo por parte del Grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra iniciado en 1999, con el objetivo de detectar cambios en distintos procesos ecológicos causados por la gestión forestal (circulación de nutrientes, composición florística, ocupación del dosel arbóreo, etc.). Una descripción detallada de las dos zonas puede encontrarse en Blanco (2004) y en Primicia (2012). Además, datos adicionales para calibrar el crecimiento de las hayas se obtuvieron de parcelas experimentales establecidas en las inmediaciones de las anteriores en 2013 pero en las que las hayas ocupaban el estrato dominante y los pinos el intermedio/codominante (González de Andrés et al. 2016).

Simulación de bosques mixtos pirenaicos

Para estudiar la dependencia de la productividad de estos bosques de la deposición de N, se modelizó el crecimiento de estos bosques sometidos a distintos escenarios de deposición de N. Para ello se utilizó FORECAST, un simulador ecosistémico no espacial a nivel de rodal y con resolución temporal anual. Este modelo ha sido descrito extensamente con anterioridad (Kimmins et al. 1999, 2010) y por lo tanto aquí sólo se proporciona una descripción básica. El modelo utiliza un enfoque híbrido, en el cual datos empíricos locales de crecimiento y producción (obtenidos de tablas de crecimiento tradicionales, de cronosecuencias o de parcelas con monitoreo ecológico a largo plazo) son utilizados para calcular estimaciones de las tasas de procesos ecosistémicos clave relacionados con la productividad, y los requerimientos de recursos de las especies seleccionadas asociados a esos procesos. Esta información se combina con datos que describen tasas de descomposición, ciclo de nutrientes, competición por luz y otras propiedades ecosistémicas, permitiendo simular el crecimiento del bosque bajo diferentes regímenes de perturbación (naturales o antrópicos, Fig. 2).

Una de las características más importantes de FORECAST es su capacidad de simular el cambio de calidad del rodal (capacidad productiva) a lo largo del turno de corta, al tener en cuenta cambios en la disponibilidad de nutrientes, cambios en las tasas de descomposición, etc. De esta forma, se mejoran las predicciones frente a los modelos tradicionales de crecimiento y producción, que comúnmente carecen de la habilidad de predecir mejoras o deterioros en la calidad productiva de un rodal como consecuencia de las actividades silvícolas o del desarrollo del rodal. El modelo asume que el mejor predictor del crecimiento vegetal en un sitio con una combinación dada de clima y limitación por nutrientes es el propio crecimiento vegetal observado, registrado en los datos empíricos utilizados para calibrar el modelo (Kimmins 1993). Dicho de otro modo, la productividad vegetal para un sitio depende de la combinación de características climáticas, topográficas y edáficas propias de ese lugar en particular. Por lo tanto, la productividad vegetal observada es una variable que implícitamente integra los efectos del clima. Esta aproximación, combinada con la escala temporal anual, reduce la necesidad de datos climáticos y meteorológicos, los cuales no se utilizan como datos de entrada de FORECAST. Por ello, el modelo asume que el clima durante los escenarios simulados es similar al clima existente durante el periodo de observación de los

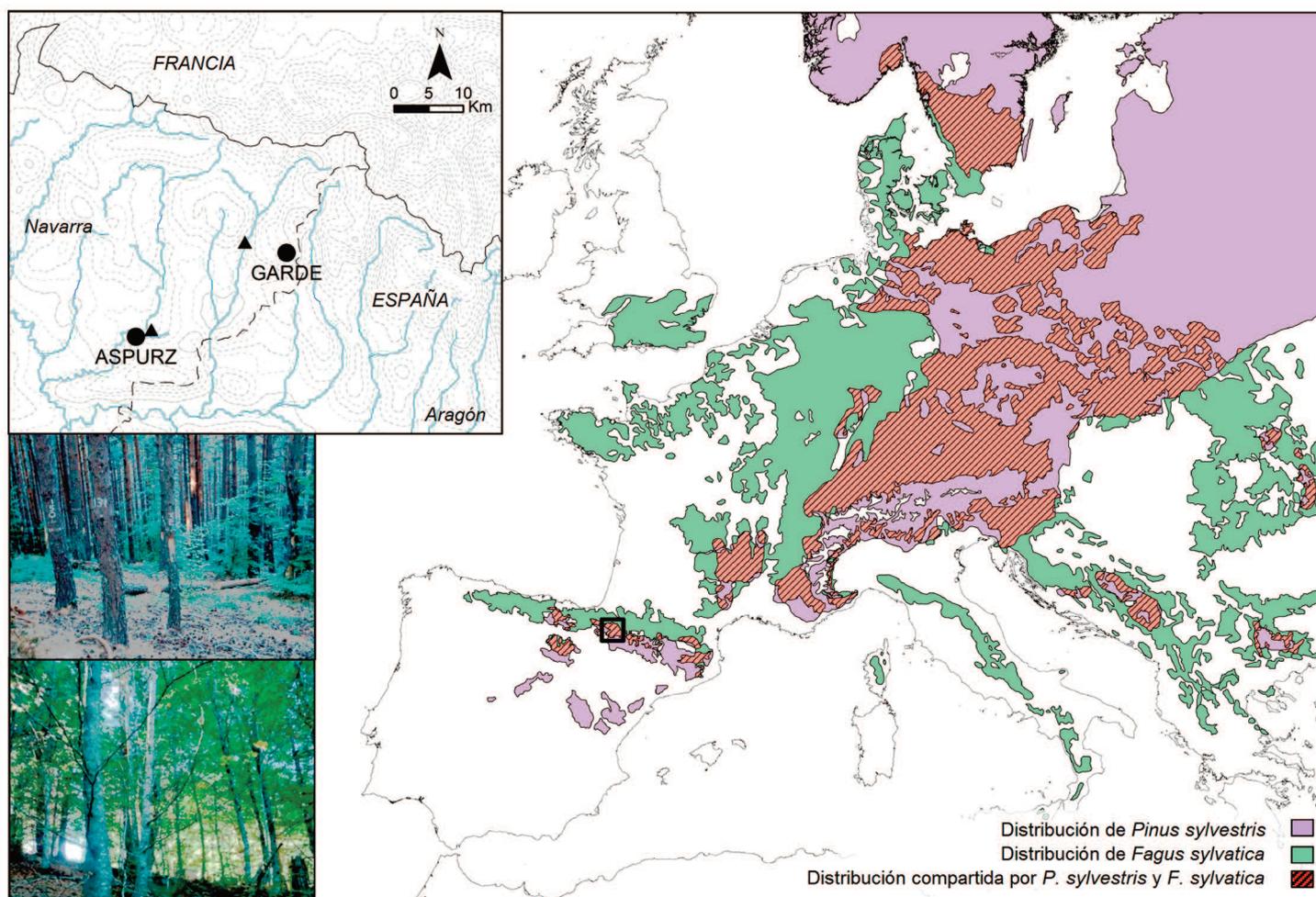


Figura 1. Distribución natural europea de *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* (EUFORGEN 2009) y el área de distribución compartida por ambas especies. El recuadro superior izquierdo muestra la localización de las parcelas experimentales (círculos): bosque mediterráneo (Aspurz) y continental/subalpino (Garde). Los triángulos indican las estaciones meteorológicas más cercanas. Las fotografías inferiores muestran imágenes de las parcelas experimentales dominadas por pino (arriba) y haya (abajo).

Figure 1. Natural European distribution of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* (EUFORGEN 2009) and the common area shared by both species. The left upper inset shows the location of experimental plots (circles): Mediterranean site (Aspurz) and subalpine site (Garde). Triangles indicate the closest meteorological stations. Lower pictures show images from experimental pine (upper) and beech (lower) stands.

Tabla 1. Principales características de los sitios de ensayo. Variables climáticas calculadas para el periodo 1975-2004.

Table 1. Research sites main features. Climatic variables calculated for the 1975-2004 period.

Tipo de bosque	Mediterráneo	Continental / subalpino
Localidad más cercana	Aspurz	Garde
Latitud	42°42'31" N	42°48'50" N
Longitud	1°8'40" W	52'30" W
Altitud (m)	625	1335
Pendiente (%) ^a	7 / 37	40 / 45
Temperatura media anual (°C)	12.0	8.2
Temperatura media Mayo-Octubre (°C)	16.8	14.5
Precipitación media anual (mm)	912	1268
Precipitación media Mayo-Octubre (mm)	402	743
Tipo de clima (Papadakis 1970)	Mediterráneo frío húmedo	Continental frío húmedo
Tipo de suelo (según F.A.O.)	Alisol Háplico	Cambisol Dístico
Índice de sitio a 80 años (m) ^b	29 / 21	23 / 18

^a Parcelas dominadas por pino silvestre / parcelas dominadas por haya.

^b Altura media de 100 árboles dominantes por ha. Índice de sitio para pino silvestre / índice de sitio para haya.

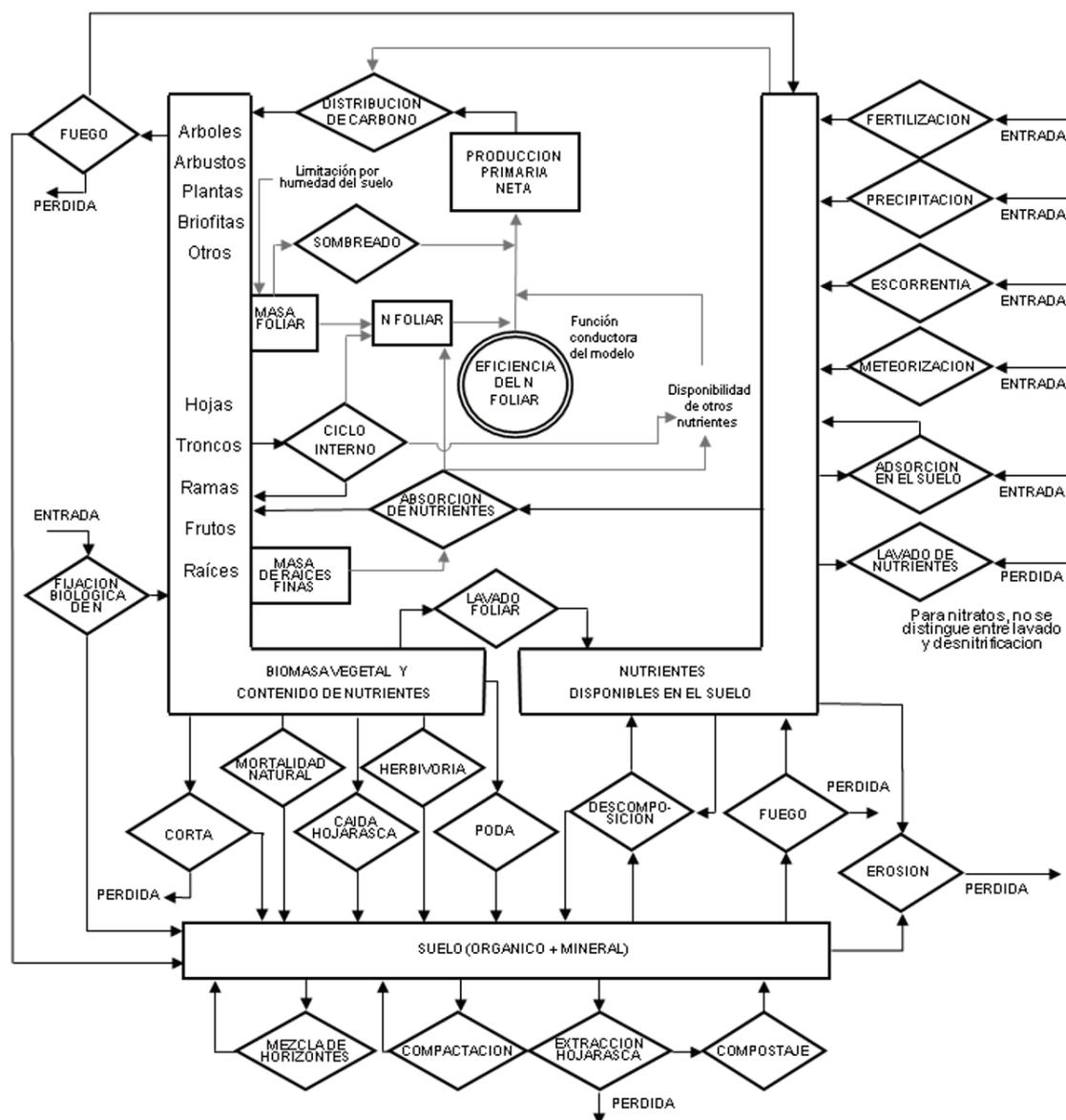


Figura 2. Principales procesos ecológicos implicados en el crecimiento de los árboles y simulados por FORECAST (adaptado de Kimmins et al. 1999).
Figure 2. Main ecological processes involved in tree growth and simulated by FORECAST (adapted from Kimmins et al. 1999).

datos empíricos (ver *Calibración del modelo*). Una discusión detallada de la justificación e implicaciones de esta asunción puede encontrarse en Kimmins (1993), Kimmins et al. (1999, 2010) o Penman et al. (2003).

El modelo FORECAST ha sido utilizado y validado en multitud de tipos de bosques y localizaciones alrededor del mundo, desde bosques naturales boreales hasta plantaciones tropicales intensivas (ver referencias en Kimmins et al. 2010 y Blanco et al. 2015a). En España, se ha utilizado en pinares de pino silvestre pirenaicos (Gárate y Blanco 2013; Blanco et al. 2015b; Lo et al. 2015) y en particular en bosques mixtos de pino y haya (González de Andrés et al. 2016). El uso del modelo se realiza en tres etapas: 1) creación de los ficheros de calibración y generación de las pautas de crecimiento históricas (observadas); 2) Inicialización del modelo para crear las condiciones iniciales de la simulación; y 3) simulación del crecimiento de árboles y plantas según los escenarios definidos.

Calibración del modelo

En la fase de calibración se introducen los datos que definen la acumulación de biomasa en los árboles y la vegetación acompañante. Unidos a los datos sobre la respuesta del follaje a la luz, los nutrientes en el suelo, la descomposición de la hojarasca y otras condiciones ambientales, se estiman las tasas a las cuales los procesos ecosistémicos clave debieron operar para generar los datos

observados en el campo. Los datos para calibrar el crecimiento y producción del modelo (curvas edad-biomasa) se obtuvieron de la literatura sobre *P. sylvestris* (García y Tella 1986; Puertas 2003) y *F. sylvatica* (Madrigal et al. 1992; Santa Regina y Tarazona 2001; Traver et al. 2007). La biomasa de raíces se asumió que representa una parte constante de la biomasa aérea (Gárate y Blanco 2013), utilizándose datos publicados de esa relación (Malkönen 1974; Litton et al. 2003). Los datos que describen los requerimientos de luz y nitrógeno fueron derivados de datos de campo (Blanco et al. 2009; Primicia et al. 2014) y literatura forestal (Oliver y Larson 1996; Terradas 2001; Santa Regina y Tarazona 2001; Dufréne et al. 2005; Balandier et al. 2010). También se utilizaron datos de literatura para calibrar el sombreado (Pretzsch et al. 2015) y las tasas de renovación de las raíces finas (Mäkelä y Vanninen 2000; Mainiero y Kazda 2006; Finér et al. 2007). La hojarasca leñosa (corteza, ramas y troncos) se asume que es una fracción constante de la biomasa aérea leñosa (Kimmins 2004; Blanco et al. 2005), mientras que el desfronde es una fracción constante de la biomasa aérea de hojas que depende de la longevidad de las hojas, estimadas en el campo (Blanco et al. 2008). Las tasas de descomposición se calibraron utilizando datos empíricos para cada tipo de hojarasca y restos leñosos (Blanco et al. 2011; Herrera 2015) y datos de literatura (Blanco et al. 2005). Las tasas de mineralización de nutrientes desde los minerales del suelo se basaron en datos publicados (Kimmins 2004; Fisher y Binkley 2000; Primicia 2012). Los datos

para caracterizar el suelo se obtuvieron de dos calicatas (Blanco et al. 2011). Finalmente, los datos que describen el crecimiento del sotobosque, limitado en el modelo a zarzas (*Rubus* spp.), helechos (*Pteridium aquilinum* L.) y hierbas (simuladas como un único grupo funcional), sus concentraciones de nutrientes y tasas de descomposición se obtuvieron de la literatura (Mitchell et al. 2000; García del Barrio 2000) y de datos de campo (sin publicar). Los valores de calibración de los parámetros del modelo pueden obtenerse de Lo et al. (2015), González de Andrés et al. (2016) o directamente de los autores.

Inicialización del modelo

Debido a la carencia de datos históricos que describan el estado de estos montes en los siglos pasados, para establecer las condiciones iniciales del modelo se realizó una versión modificada del típico proceso "spin-up" utilizado para alcanzar un estado estable (Hashimoto et al. 2011; Shi et al. 2013). La inicialización partió de valores nulos en las variables de sistema, y siguió con la simulación de diez ciclos de 150 años acabados con una corta a hecho (o un vendaval que destruía el rodal entero) y la retirada del 90% de la biomasa de troncos, seguida por el crecimiento de una nueva cohorte de árboles. Este proceso no tiene el objeto de simular la posible evolución pasada de estos bosques, hayan sido influidos o no por las actividades de gestión, sino simplemente proporcionar valores iniciales realistas para los parámetros del modelo. Por ello, el proceso de inicialización se consideró terminado cuando los valores de materia orgánica acumulada en el suelo estaban en los rangos observados en campo (Lo et al. 2015). Los productos finales de estas simulaciones se utilizaron como las condiciones iniciales para las pruebas posteriores.

Simulación del crecimiento de los árboles

Durante la simulación, para cada año, el crecimiento potencial anual de la vegetación está limitado por la producción fotosintética de las hojas, que a su vez depende de la luz y los nutrientes disponibles. La disponibilidad de nutrientes se calcula en base a los datos empíricos que describen la descomposición de hojarasca y humus, los cambios en la composición química de ambos y el tamaño de los reservorios de nutrientes del suelo mineral y el humus. Si la disponibilidad de nutrientes para cada año es menor que la requerida, el crecimiento vegetal se limita por los nutrientes y el crecimiento real es menor que el potencial. El ciclo de nutrientes en FORECAST se basa en un balance de masas, donde los nutrientes pueden estar en tres reservorios diferentes: 1) la biomasa vegetal, 2) los nutrientes disponibles en el suelo, 3) la materia orgánica del suelo. El "N disponible" en FORECAST se puede asimilar al N intercambiable que está presente durante el año como NH_4^+ , NO_3^- u otras formas orgánicas lábiles con una tasa de renovación menor a un año. La deposición y fijación de N por briofitas y otros microorganismos se simulan como un flujo constante de N que se incorpora directamente a la solución del suelo y se incorpora en el reservorio de N disponible. El N disponible se calcula simulando consecutivamente cuatro pasos con las distintas entradas y salidas del ciclo biogeoquímico: deposición, fertilización, escorrentía, mineralización, fijación de N, volatilización, inmovilización, absorción radicular, nitrificación/amonificación, lixiviación y desnitrificación (Fig. 3). Las pérdidas de N del ecosistema se estiman de forma conjunta al final de cada paso anual, como la cantidad de N disponible en la solución del suelo que no es utilizado por las plantas y microorganismos y que sobrepasa la capacidad de retención del suelo. Estas pérdidas representan de forma combinada los procesos de lixiviación y desnitrificación. La simulación de cada uno de esos flujos ha sido descrita en detalle por Kimmins et al. (1999) y Blanco et al. (2012).

Los ciclos de carbono y nitrógeno están unidos a través del uso de la eficiencia de N foliar en una ecuación que sirve de "motor" del modelo. Por lo tanto, una limitación en la cantidad de N que árboles y plantas pueden absorber resultará en una reducción de N foliar, reduciendo la biomasa y por lo tanto el C atmosférico secuestrado por los árboles y plantas. Aunque FORECAST también puede simular cambios en el clima y sus efectos en el crecimiento de los árboles (Seely et al. 2015), para reducir la complejidad de los resultados y aislar el efecto de la deposición de N no se incluyeron escenarios de cambio climático en este trabajo, asumiendo que el efecto del clima ya está integrado en los datos de calibración de crecimiento de la vegetación (Kimmins 1993).

Los ciclos de carbono y nitrógeno están unidos a través del uso de la eficiencia de N foliar en una ecuación que sirve de "motor" del modelo. Por lo tanto, una limitación en la cantidad de N que árboles y plantas pueden absorber resultará en una reducción de N foliar, reduciendo la biomasa y por lo tanto el C atmosférico secuestrado por los árboles y plantas. Aunque FORECAST también puede simular cambios en el clima y sus efectos en el crecimiento de los árboles (Seely et al. 2015), para reducir la complejidad de los resultados y aislar el efecto de la deposición de N no se incluyeron escenarios de cambio climático en este trabajo, asumiendo que el efecto del clima ya está integrado en los datos de calibración de crecimiento de la vegetación (Kimmins 1993).

Escenarios de entradas de N en el ecosistema

En la primavera de 2014 se realizaron inventarios florísticos en las parcelas de estudio. De entre las 90 especies vegetales observadas, solamente se detectaron individuos aislados de cuatro especies de leguminosas con capacidad de alojar simbiosis fijadoras: (*Cytisus scoparius* (L.) Link, *Lathyrus linifolius* (Reichard) Bässler, *Vicia sepium* L. y *Coronilla emerus* L., Peralta y González 2015; Apéndice 1). En otoño de 2014 y primavera de 2015 se realizaron ensayos preliminares en campo y laboratorio para detectar la fijación biológica de N_2 en el mantillo y suelo mineral por medio de la reducción de acetileno (ARA, Reed et al. 2008; Cusack et al. 2009). Esos ensayos no detectaron tasas relevantes de fijación asimbiótica de N_2 atmosférico. En base a estos datos preliminares y referencias bibliográficas para bosques similares que indican tasas de fijación biológica muy bajas (Wei y Kimmins 1998; Cleveland et al. 1999) las entradas de N al ecosistema por medio de la fijación biológica se estimaron como nulas. Se asumió que la deposición atmosférica (entendida en este trabajo como la suma de las deposiciones húmeda y seca) era el único flujo de entrada de N de importancia en estos bosques. Se simularon seis escenarios de deposición atmosférica total (seca y húmeda): 5, 10, 15, 20, 25,

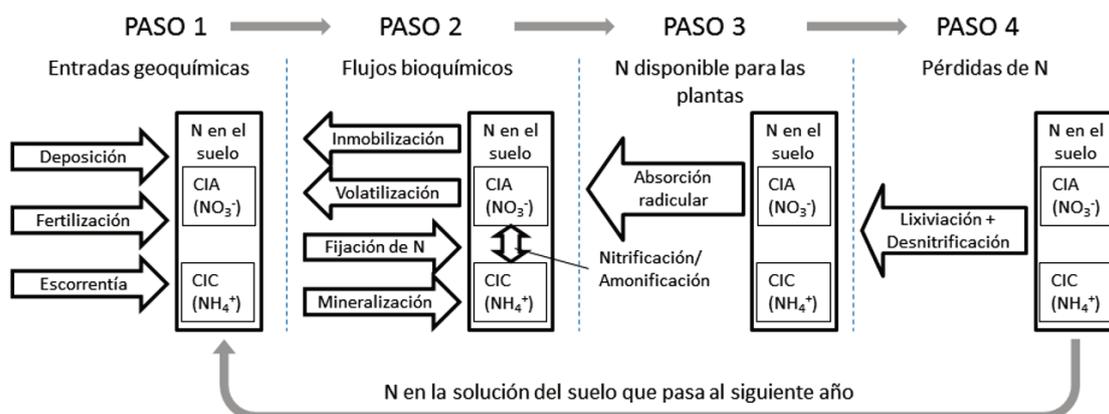


Figura 3. Orden en el que se estiman los flujos de entrada y salida del reservorio de nutrientes en el suelo, utilizados por FORECAST para calcular la cantidad de N disponible para las plantas cada año, el N que queda sin utilizar (si es el caso) para el año siguiente de la simulación, y el N lixiviado.

Figure 3. Order in which nutrient inputs and outputs to and from the soil reservoir are estimated and used by FORECAST to simulate that amount N available for plants every year, N left without use (if it is the case) for the next year of the simulation, and N leaching losses.

y 30 kg N ha⁻¹ año⁻¹. Estos rangos incluyen las tasas de deposición observadas por el Ministerio de Medio Ambiente (2003) para los Pirineos de Navarra (9.2 kg N ha⁻¹ año⁻¹) y las estimadas por García-Gómez et al. (2014) para la zona (10-15 kg N ha⁻¹ año⁻¹). Los valores de deposición atmosférica se mantuvieron constantes en cada escenario durante toda la simulación del desarrollo del rodal. El desarrollo del rodal se simuló durante 100 años, con una composición del rodal en especies arbóreas (pino silvestre y haya) que emulase la composición de los rodales observada en inventarios realizados en 1999 y 2013-14 (Blanco 2004; Primicia et al. 2016).

Resultados

Las simulaciones indican una mayor producción en el bosque mediterráneo que en el continental (Fig. 4). Además, el aumento de la deposición de N incrementa la productividad en ambos tipos de bosques, aunque en proporción mucho más notable en el continental/subalpino. En éste, la biomasa vegetal a los 100 años aumentó un 82.8% al pasar de 5 a 30 kg N ha⁻¹ año⁻¹, mientras que en el bosque mediterráneo el aumento fue de sólo un 15.1% (Fig. 4, panel superior). Sin embargo, en ambas localidades la mayoría de ese aumento se produce al pasar de 5 a 15-20 kg N ha⁻¹ año⁻¹,

con aumentos de biomasa marginales por encima de esos niveles. Un patrón similar pudo observarse para la producción primaria neta, con un incremento del 23.5% y del 54.1% en la producción anual máxima del bosque mediterráneo y el continental/subalpino, respectivamente (Fig. 4, panel inferior). Como en el caso de la biomasa, el incremento en la productividad fue inferior en el tramo 20 a 30 kg N ha⁻¹ año⁻¹ que en el tramo 5 a 15 kg N ha⁻¹ año⁻¹ en los dos bosques, alcanzándose en el caso del bosque mediterráneo el máximo con 25 kg N ha⁻¹ año⁻¹. Por otro lado, el aumento de deposición atmosférica no tuvo un efecto significativo en el momento en el cual se alcanzó la máxima productividad en el bosque mediterráneo (entre los 50 y 65 años de simulación en todos los escenarios), mientras que en el bosque continental el momento de máxima productividad se retrasa con el aumento de la deposición, pasando de los 39 a los 83 años (Fig. 4 panel inferior).

Por lo que respecta al suelo, el aumento en la deposición produjo un aumento de la materia orgánica menor en el bosque continental (12.9%) que en el mediterráneo (17.5%) al pasar de 5 a 30 kg N ha⁻¹ año⁻¹ depositado. Como en el caso de la biomasa, los aumentos de materia orgánica en el suelo con niveles de deposición superiores a 20 kg N ha⁻¹ año⁻¹ fueron marginales (Fig. 4, panel central).

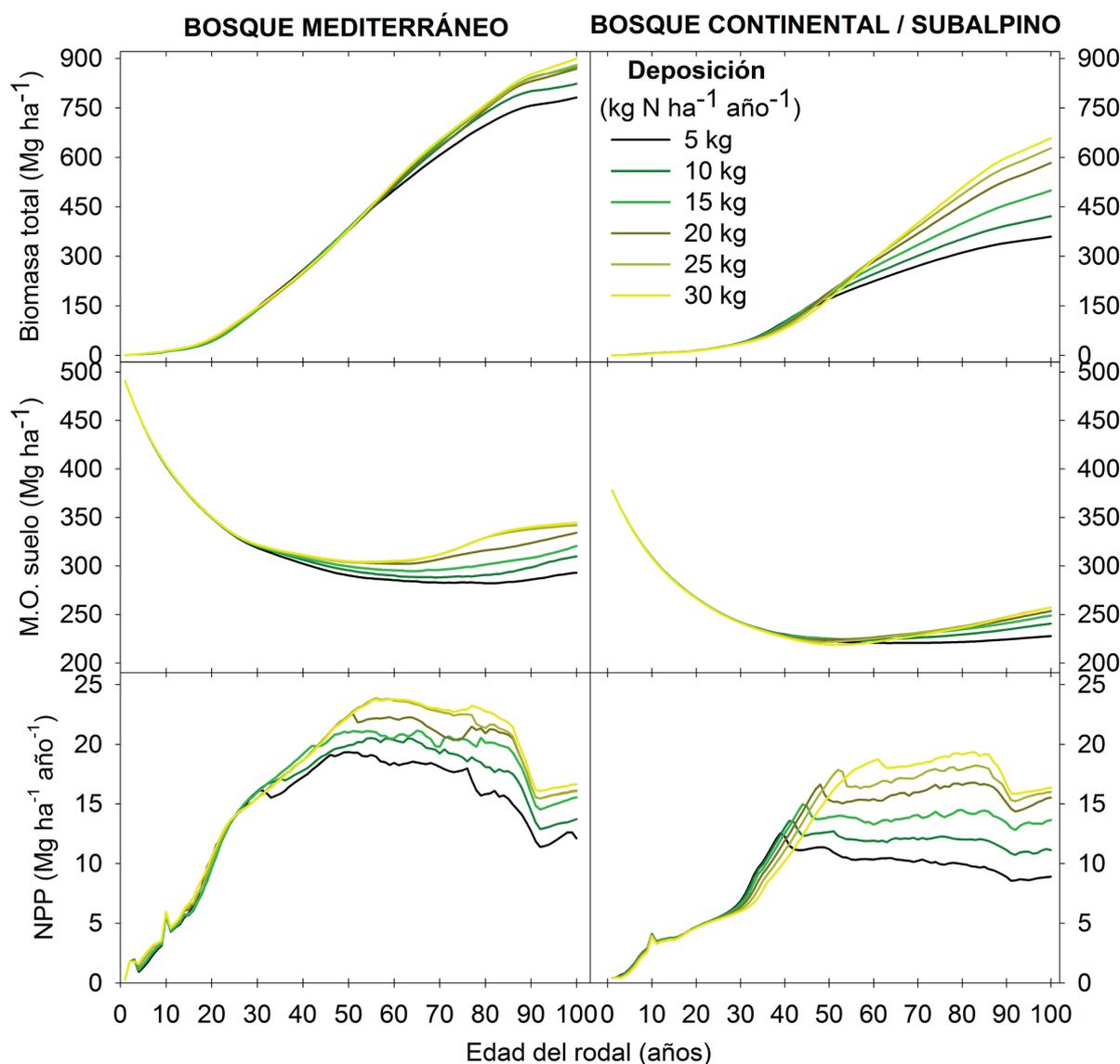


Figura 4. Biomasa vegetal total (panel superior), materia orgánica en el suelo (mantillo + suelo mineral) (panel central) y producción primaria neta anual (panel inferior) simuladas por FORECAST en dos tipos de bosques mixtos de pino silvestre y haya, bajo seis escenarios diferentes de deposición atmosférica de N.

Figure 4. Total vegetal biomass (top panel), soil organic matter (litter + mineral soil) (central panel) and annual net primary production (bottom panel) simulated by FORECAST in two types of Scots pine / European beech mixedwoods under six different scenarios of atmospheric N deposition.

Los principales flujos de N fueron claramente afectados por el aumento en la deposición atmosférica. En los dos tipos de bosque el N disponible aumentó en mayor medida cuanto mayor fue la tasa de deposición (Fig. 5, panel superior). Igualmente, el N que salió del ecosistema por lixiviación y desnitrificación también aumentó de forma notable al incrementarse la deposición atmosférica de N (Fig. 5, panel central). Las pérdidas anuales medias (desnitrificación + lixiviación) durante los 100 años de simulación aumentaron desde 7.8 y 9.1 kg N ha⁻¹ año⁻¹ con una tasa de deposición de 5 kg N ha⁻¹ año⁻¹, a 19.5 y 22.2 kg N ha⁻¹ año⁻¹ con una tasa de deposición de 30 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (bosque mediterráneo y continental, respectivamente). Ambos bosques mostraron una importante reducción en la sensibilidad de la NPP a las entradas de N, al reducirse durante toda la vida del rodal (pero especialmente en árboles maduros) la cantidad de biomasa producida por unidad de N depositado según aumentaron los aportes de N (Fig. 5, panel inferior).

La cantidad de N que la vegetación absorbió en total durante 100 años de simulación aumentó al subir la tasa de deposición

de N, pero se observó un punto de inflexión a partir de 20 kg N ha⁻¹ año⁻¹, reduciéndose la capacidad de absorción de la vegetación con tasas de deposición mayores (Fig. 6, panel superior). Ese mismo punto de inflexión (más marcado en el caso del bosque mediterráneo) también pudo observarse en la producción acumulada y en la máxima producción anual (Fig. 6, paneles central e inferior). Por el contrario, el comportamiento opuesto se observó para el N perdido a partir del mismo punto de inflexión (Fig. 6, panel superior).

Cuando se tiene en cuenta toda la vida del rodal, se puede apreciar un descenso en el rendimiento del N depositado (kg de biomasa producido por kg de N depositado), que afecta tanto al valor máximo de producción primaria neta anual como a la producción acumulada durante toda la vida del bosque (Fig. 7, paneles central e inferior). De forma similar, la capacidad de la vegetación de retener el N (kg de N absorbido por kg de N lixiviado) se reduce al aumentar la tasa de deposición (Fig. 7, panel superior).

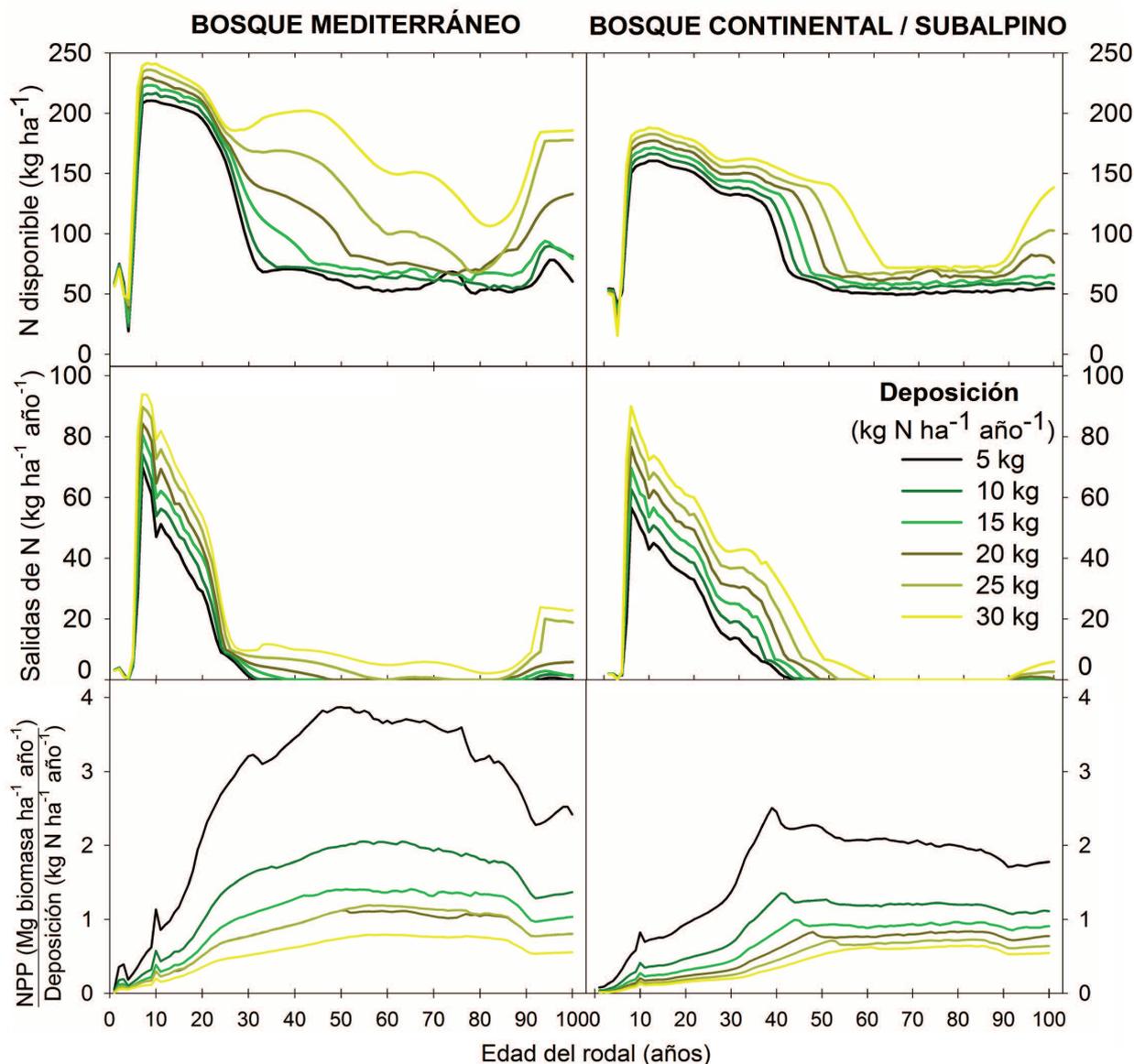


Figura 5. N disponible (panel superior), salidas de N (lixiviación + desnitrificación, panel central) y producción de biomasa (NPP) por unidad de N en la deposición (panel inferior) simulados por FORECAST en dos tipos de bosques mixtos de pino silvestre y haya, bajo seis escenarios diferentes de deposición atmosférica de N. Ver la definición de estas variables en el texto.

Figure 5. Available N (top panel), N losses (leaching + denitrification, central panel), and total productivity (NPP) per unit of N in deposition (bottom panel) as simulated by FORECAST in two types of Scots pine / European beech mixedwoods under six different scenarios of atmospheric N deposition. See text for a definition of these variables.

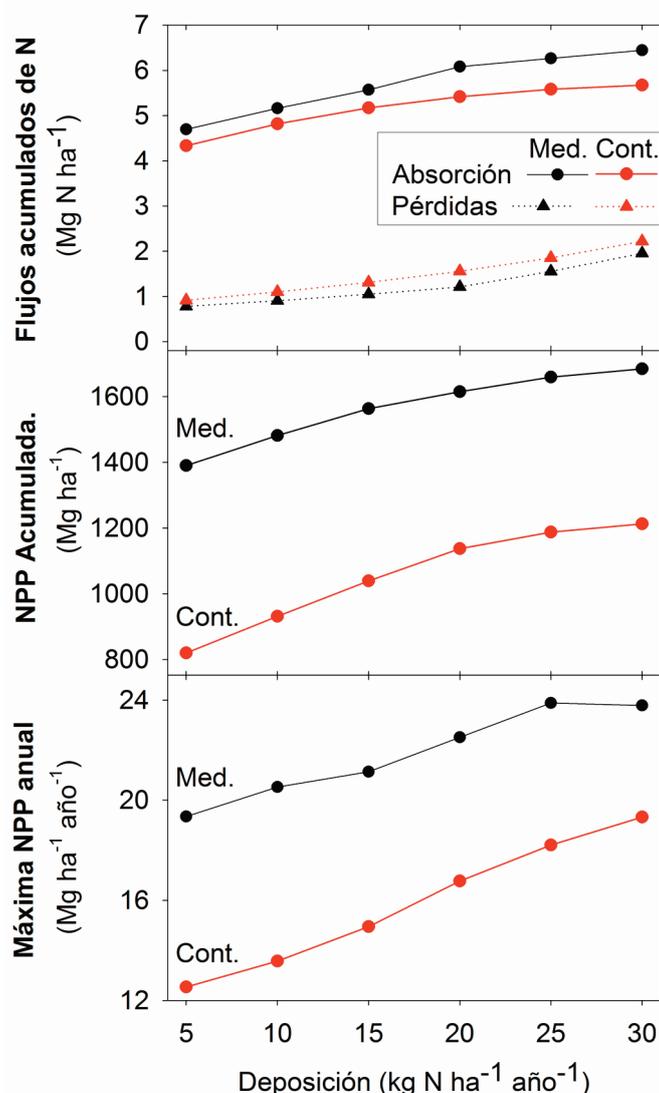


Figura 6. Flujos acumulados durante 100 años de simulaciones. Panel superior: N absorbido por la vegetación y N perdido (lixiviación + desnitrificación). Panel central: NPP acumulada durante 100 años. Panel inferior: valor máximo de NPP anual.

Figure 6. Accumulated flows for 100 years of simulation. Top panel: vegetation N uptake and N lost (leaching + denitrification). Central panel: maximum annual NPP. Bottom panel: accumulated NPP for 100 years.

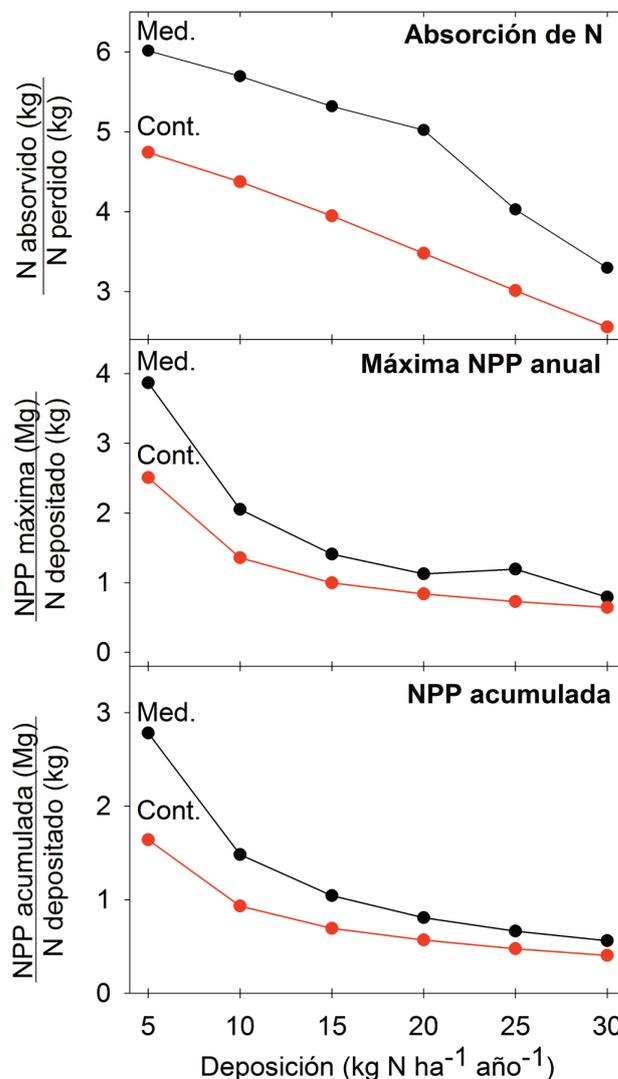


Figura 7. Sensibilidad de los principales procesos ecológicos a la deposición de N. Panel superior: cociente entre las cantidades totales de N absorbido y N perdido (lixiviación + desnitrificación) en 100 años. Panel central: cociente entre la máxima NPP anual y la tasa de deposición de N atmosférico. Panel inferior: cociente entre la NPP acumulada en 100 años y la deposición de N acumulada durante 100 años. Med.: bosque mediterráneo; Cont.: bosque continental/subalpino.

Figure 7. Sensitivity of main ecological processes to atmospheric N deposition. Top panel: ratio between total vegetation N uptake and N lost (leaching + denitrification) in 100 years. Central panel: ratio between maximum annual NPP and N deposition. Bottom panel ratio between accumulated NPP and accumulated N deposited in 100 years of simulation. Med.: Mediterranean forest; Cont. continental/subalpine forest.

Discusión

Efectos de la deposición de N en la productividad

Nuestros estudios previos indicaron que la fijación biológica de N_2 atmosférico es testimonial en estos bosques, coincidiendo con observaciones previas en bosques similares (Cleveland et al. 1999). Los bosques dominados por coníferas son uno de los ecosistemas con tasas de fijación más bajas (Nohrstedt 1985). Por otro lado, los bosques maduros (como es el caso de los investigados), tienen poca energía disponible para el sotobosque al tener un denso dosel arbóreo, lo cual limita el establecimiento de plantas fijadoras de N, muy demandantes de energía lumínica (Chapin et al. 2002). En base a los datos disponibles, se asumió que la fijación asimbiótica también era nula (pero ver en *Limitaciones e investigación futura* una discusión de las implicaciones de esta asunción).

La deposición atmosférica de N, al convertirse en el principal flujo de entrada de N en el ecosistema, puede llegar a determinar la productividad del rodal. Niveles medios/altos de deposición de N pueden aumentar el secuestro de C en estos bosques mixtos al provocar mayores tasas de productividad y por lo tanto más acumulación de biomasa, un proceso que se ha observado en este tipo de bosques en Centroeuropa (Pretzsch et al. 2014). El C en el suelo también aumenta al aumentar la masa de hojarasca y restos leñosos en descomposición que se convertirán finalmente en humus, como se ha observado en campo (Berg y Matzner 1997). Sin embargo, se estima que tasas de deposición de N superiores a $25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ no producirían ganancias adicionales. Este hecho puede indicar que el suministro de N a esos niveles supera las demandas de plantas y microorganismos, lo que se traduce en el estimado aumento de pérdidas de N. Estos son características

de ecosistemas saturados por N (Chapin et al. 2002). Además, la sensibilidad de los principales procesos ecológicos relacionados con los árboles (absorción de nutrientes y producción de biomasa) se reduce de forma importante cuando las tasas de deposición superan los $15 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Por lo tanto, por encima de esos niveles de deposición esos bosques podrían perder su capacidad para retener más N, algo que ya se está detectando en ecosistemas acuáticos de montaña de los Pirineos (Camarero y Catalán 2012) y en otras partes de Europa (Neyrick et al. 2008).

Primicia (2012) estimó un flujo anual de N en el pluviolavado de estos bosques de $6.7\text{-}8.3 \text{ kg N ha}^{-1}$. Dado que el nivel actual de deposición total en la zona de estudio de estima en $10\text{-}15 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (García-Gómez et al. 2014), se está ya en el mismo rango de valores indicados por Bobbink y Hettelingh (2011) como la carga crítica de N para bosques de coníferas templados europeos. Esa cercanía a los niveles críticos podría explicar las observaciones de que en algunos procesos ecológicos el fósforo (P), además del N, puede resultar limitante en estos bosques (Blanco et al. 2011; Primicia et al. 2014). Estos resultados son también consistentes con la hipótesis de Aber et al. (1988), la cual establece que la NPP aumenta al aumentar la disponibilidad de N, pero sólo hasta que se alcanza la saturación del ecosistema, convirtiendo a otros factores en limitantes, como la disponibilidad de P. Esta co-limitación del crecimiento por varios nutrientes tendría como consecuencia adicional el aumento de la sensibilidad de estos bosques a otros estreses ambientales, como las sequías o plagas, que podrían inducir un deterioro del estado sanitario del bosque y un aumento de la mortalidad de los árboles (Braun et al. 2010; Blanco et al. 2012).

Al inicio del desarrollo del rodal, cuando los árboles son pequeños y existe una masa importante de restos de la corta anterior, aparece un pico de pérdidas de N. Esas pérdidas corresponden a las salidas del ecosistema por lixiviación y desnitrificación del N procedente de la mineralización de los restos de corta, combinada con las entradas por deposición atmosférica y una baja demanda de N al ser los árboles pequeños y con pequeña producción (el llamado "assart effect"; Bradley et al. 2001; Zerpa et al. 2014). Pasado el pico de descomposición de N (que corresponde con los 20-30 años necesarios para que se descompongan los restos leñosos gruesos), solamente existen tasas de pérdidas de N relevantes en el caso de los escenarios de mayor deposición atmosférica ($30, 25$ y en menor medida $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), lo que en la práctica indica el estado de saturación de N en esas condiciones, ya que la deposición genera ese exceso de N que es perdido por lixiviación y desnitrificación. De forma similar, Neyrick et al. (2008), observaron un valor promedio de pérdidas por lixiviación de $23 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en bosques de pino silvestre saturados de N en Bélgica, un valor muy similar a los valores de pérdidas de N medias de nuestras simulaciones bajo las mayores tasas de deposición.

Nuestras proyecciones indican que el aumento de las tasas de deposición de N podría tener efectos iniciales positivos al aumentar la cantidad de N y C almacenado en estos bosques, y por lo tanto contrarrestando la reducción de las reservas de estos nutrientes, observadas tras los episodios históricos de cambio de uso del terreno en esta región (Lo et al. 2015). Sin embargo, como consecuencia de la saturación en N, la eficiencia de la deposición (la cantidad de biomasa extra que se produce por kg de N depositado) se reduce rápidamente al aumentar las tasas de deposición. Esto indica que aunque estos bosques podrían beneficiarse inicialmente de la incorporación de N atmosférico como una forma de contrarrestar las pérdidas por gestión forestal (Blanco et al. 2005), ese efecto positivo se reduce rápidamente una vez se superan niveles medios. Sin embargo, el aumento de C en el suelo, combinado con una mayor disponibilidad de N procedente de la deposición, podría provocar cambios en la abundancia y composición de las comunidades microbianas. Por un lado, podría perjudicar a los fijadores libres al perder éstos su ventaja adaptativa de acceso al N atmosférico (De Luca et al. 2007; Ackermann et al. 2012). Por otro lado, podría beneficiar a los descomponedores bacterianos, que a diferencia de los fúngicos tienen menor capacidad para extraer el

N existente en las fracciones más recalcitrantes de la hojarasca, particularmente de pino. Sin embargo, el resultado neto de tales cambios sobre la materia orgánica del suelo dependerá tanto de las condiciones climáticas como de las particularidades de las comunidades microbianas de cada sitio, siendo difícil de predecir a priori (Ochoa-Hueso et al. 2014).

Por otro lado, estos efectos positivos pueden ser rápidamente contrarrestados por los efectos negativos de las elevadas pérdidas de N en los escenarios de deposición elevada, las cuales pueden alcanzar los ecosistemas acuáticos (Matson et al. 2002), y por la alteración de la biodiversidad de los ecosistemas forestales (Bobbink et al. 2010; Wei et al. 2012).

Estos efectos están siendo ya detectados en corrientes de agua pirenaicas (Camarero y Catalán 2012). En concreto, los bosques pirenaicos han sido identificados como unos de los ecosistemas con mayor riesgo de saturación por deposición de N, de la cual hasta el 70% puede provenir de fuentes transfronterizas (García-Gómez et al. 2014). Además, aunque el aumento en emisiones de nitrógeno puede tener como beneficio una mayor entrada de N en el ecosistema, también podría contrarrestarse con un aumento de la mortalidad de árboles (Thomas et al. 2010), con la acidificación del suelo (Blanco et al. 2012), o con un incremento de los daños por ozono troposférico al actuar los óxidos de nitrógeno atmosféricos como sus precursores (Ollinger et al. 2002). Estos factores no han sido simulados aquí.

En términos forestales, la calidad del sitio (abundancia de nutrientes y agua), normalmente medida con el índice de sitio (altura media de los árboles dominantes a una edad dada) es un factor importante en la productividad de los bosques mixtos de pino y haya, y por lo tanto en su capacidad de almacenar biomasa (González de Andrés et al. 2016). Sin embargo, la diferencia entre sitios se reduce rápidamente en los escenarios de tasas de deposición medias/altas, ya que la acumulación de N provoca un rápido aumento en la calidad del sitio menos productivo (bosque continental/subalpino). Este resultado indica que como era de esperar, el sitio menos productivo (el bosque continental que además es el que más N ha perdido por los cambios históricos en uso del suelo, Lo et al. 2015) se beneficia mucho más que el sitio más productivo (el bosque mediterráneo). Sin embargo, es también en el sitio subalpino donde las pérdidas de N serían mayores, al tener menor capacidad de retención del N en el suelo y en la biomasa del bosque.

Limitaciones e investigaciones futuras

Una de las principales incertidumbres de los resultados obtenidos se asocia a las entradas de N al ecosistema consideradas en este estudio. Los fijadores de N_2 libres pueden llegar a superar a los fijadores simbiotes en algunos casos (Vitousek et al. 2013). Aunque nuestros estudios preliminares no detectaron una fijación asimbiótica de N_2 relevante, es posible que también exista fijación asimbiótica en otros estratos no investigados preliminarmente. Por ejemplo, Wei y Kimmins (1998) comprobaron que en bosques de coníferas bajo gestión forestal la fijación asimbiótica estaba directamente relacionada con la masa de restos leñosos. Después de que desaparezcan los restos leñosos, la fijación de N en el suelo de bosques de coníferas permanece constante en valores bajos, por debajo de $0.2 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Wei y Kimmins 1998). Esta cantidad es 50-60 veces inferior a la deposición atmosférica de N estimada para esta región (García-Gómez et al. 2014). De forma similar, en la revisión de Cleveland et al. (1999), las tasas de fijación biológica de N en bosques templados que carecen de fijadores simbiotes se estimaron en el rango de 0 a $3.5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Por otro lado, De Luca et al. (2002) han descrito cómo las capas de musgos y líquenes en bosques boreales de pino silvestre de Escandinavia pueden llegar a fijar $1.5\text{-}2.0 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Aunque la capa de musgo es pequeña y dispersa en el bosque mediterráneo, en el continental el musgo está presente en el suelo y en algunos de los árboles más vigorosos. Además, es posible que durante los pulsos de humedad del suelo que siguen a las precipitaciones se generen temporalmente condiciones anaerobias en el suelo fores-

tal, diferentes a las utilizadas en los estudios preliminares. Todos estos datos indican que la fijación biológica de N en estos ecosistemas podría ser más relevante de lo asumido en este trabajo. De ser así, las entradas anuales de N serían mayores a las aquí simuladas, acercando aún más la posibilidad de una saturación de N en estos ecosistemas. Sin embargo, altas tasas de deposición de N atmosférico también pueden inhibir la actividad fijadora asimbiótica, al perder estos organismos la ventaja de obtener N si éste es abundante en el suelo (Ackermann et al. 2012). En ese caso, nuestra asunción sería más adecuada en los escenarios de alta deposición. Por ello, estudios detallados de las tasas de fijación biológica de N₂ atmosférico son necesarios en estos bosques.

Para reducir la complejidad de las interacciones a estudiar en este trabajo sólo se han simulado los efectos de la deposición de N como un aporte de nutrientes. Si además del N el P también fuera progresivamente limitante, el crecimiento de la vegetación sería menor al estimado, reduciéndose aún más la capacidad del bosque para asumir aportes crecientes de N y reflejándose en unas mayores pérdidas, principalmente por lixiviación (Wei et al. 2012). Por otro lado, la deposición de N puede tener efectos fisiológicos adicionales, como son la reducción del crecimiento radicular o la acidificación del suelo. Un suelo más ácido tendrá la capacidad de intercambio catiónico y las tasas de descomposición alterados al variar el pH (Blanco et al. 2012). Estos efectos se han detectado en otras regiones con elevadas tasas de deposición de N, pero normalmente están asociados a la presencia de bajo pH en el agua de lluvia causado por compuestos de azufre (Chen y Mulder 2007). La paulatina reducción de los niveles de deposición de azufre en zonas montañosas (Catalán et al. 2013) y los niveles actuales de deposición de N en esta zona, que aunque elevados están lejos de las observaciones en zonas industriales, apoyan la asunción de que dichos efectos pueden considerarse como mínimos en estos bosques. Sin embargo, estudios de campo o de invernadero son necesarios para corroborar la corrección de dicha asunción.

Por último, no se ha simulado de forma explícita el clima para reducir la complejidad de las simulaciones y facilitar la interpretación de los resultados. Sin embargo, en un escenario de incremento de las temperaturas y probable reducción de las precipitaciones en esta zona, es posible que el bosque mediterráneo vea reducido su crecimiento por aumento de las sequías estivales, mientras que el bosque continental/subalpino vea aumentada su productividad al ampliarse su periodo vegetativo (González de Andrés et al. 2016). En ese caso, la consecuencia más directa sería la reducción del N utilizado por la vegetación en el bosque mediterráneo pero el aumento en el continental. Si hay más N sin utilizar podría aumentar la lixiviación en el bosque mediterráneo, aunque tal aumento se produciría precisamente en la época más seca del año, por lo que es difícil estimar tanto la magnitud como la dirección de tales cambios sin un estudio cuidadoso del efecto combinado de cambio climático y deposición de N (Binkley y Högberg 2016).

Conclusiones

La fijación biológica en simbiosis con plantas o de forma libre en el suelo y humus no parece ser relevante en los dos bosques mixtos de pino y haya de los Pirineos occidentales analizados. Si se descartan otros posibles compartimentos de fijación biológica (musgos, líquenes), estos bosques dependerían para su funcionamiento de la mineralización del N orgánico acumulado en el suelo y de la deposición atmosférica como la fuente principal de N externo. Nuestras simulaciones con FORECAST indican aumentos destacados en la lixiviación de N y carencias en ganancias adicionales significativas de productividad así como de materia orgánica en el suelo con niveles de deposición superiores a 20 kg N ha⁻¹ año⁻¹. Ese umbral marcó el punto de inflexión en la capacidad de la vegetación y el suelo de retener el N depositado, pudiendo considerarse la carga crítica de estos bosques. Además, el bosque continental/alpino es más sensible a cambios en la productividad causados por incrementos de deposición de N que el Mediterráneo/montano. Por tanto, con las tasas actuales de deposición, que

se estiman en el rango de 10-15 kg N ha⁻¹ año⁻¹, estos bosques podrían mantener sus procesos ecológicos. Sin embargo, dada su proximidad a los niveles de carga crítica, existe un riesgo realizable de que aumentos moderados en las deposiciones, de sólo unos 5 a 10 kg N más ha⁻¹ año⁻¹, desencadenen signos de saturación por N en estos bosques.

Agradecimientos

Se agradece la colaboración de Raúl Castanera, Antonio Gerardo Pisabarro, Francisco Javier Arricibita y Susana García en distintas tareas relacionadas con esta investigación. Este trabajo ha sido financiado por medio del proyecto "Sostenibilidad de la producción de biomasa forestal para energía: definiendo el papel de la fijación biológica de N", ref. CAN2014(03755), financiado por la Fundación Caja Navarra.

Referencias

- Aber, J.D., McDowell, W., Nadelhoffer, K.J., Magill, A., Berntson, G., Kameka, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L., Fernandez, I. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 48(11):921-34.
- Ackermann, K., Zackrisson, O., Rousk, J., Jones, D.L., DeLuca, T.H. 2012. N₂ fixation in feather mosses is a sensitive indicator of N deposition in boreal forests. *Ecosystems* 15: 986-998.
- Balandier, P., Marquier, A., Perret, S., Collet, C., Courbeau, B. 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements. *Rendez-Vous Techniques ONF* 27-28:52-58.
- Berg, B., Matzner, E. 1997. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews* 5:1-25.
- Binkley, D., Högberg, P. 2016. Tamm Review: Revisiting the influence of nitrogen deposition on Swedish forests. *Forest Ecology and Management* 368:222-239.
- Blanco, J.A. 2004. *La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de pino silvestre de los Pirineos Navarros*. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra, Pamplona, España.
- Blanco, J.A., Zavala, M.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2005. Sustainability of Forest Management Practices: Evaluation through a Simulation Model of Nutrient Cycling. *Forest Ecology and Management* 213:209-228.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2008. Nutrient return via litterfall in two contrasting *Pinus sylvestris* forests in the Pyrenees under different thinning intensities. *Forest Ecology and Management* 256:1840-1852.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2009. Thinning affects nutrient resorption and nutrient-use efficiency in two *Pinus sylvestris* stands in the Pyrenees. *Ecological Applications* 19(3):682-698.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2011. Thinning affects *Pinus sylvestris* needle decomposition rates and chemistry differently depending on site conditions. *Biogeochemistry* 106:397-414.
- Blanco, J.A., Wei, X., Jiang, H. Jie, C.Y., Xin, Z.H. 2012. Enhanced nitrogen deposition in south-east China could partially offset negative effects of soil acidification on biomass production of Chinese fir plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 437-450.
- Blanco J.A., González de Andrés E., San Emeterio L., Lo Y.H. 2015a. Modelling mixed forest stands: methodological challenges and approaches. En: Park Y.S., Lek S., Baehr C., Jorgensen S.E. (eds.), *Advanced Modelling Techniques Studying Global Changes in Environmental Sciences*, pp. 186-223. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2015b. Adaptación al cambio climático en pinares pirenaicos: controlando la densidad del rodal según el tipo de clima. En: Herreo, A., Zavala, M.A. (eds.), *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*, pp. 565-572. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid. España.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erismann, J.-W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L., De Vries, W. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20:30-59.

- Bobbink, R., Hettelingh, J.P. (eds.). 2011. *Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships*. RIVM Report 680359002. Coordination Centre for Effects, National Institute for Public Health and the Environment (RIVM), Bilthoven, Países Bajos.
- Bradley, R.L., Kimmins, J.P., Martin, W.L. 2001. Post-clearcutting chronosequence in the B.C. Coastal Western Hemlock Zone. *Journal of Sustainable Forestry* 14(1): 23-43.
- Braun, S., Thomas, V.F.D., Quiring, R., Flückiger, W. 2010. Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution* 148: 2043–2052.
- Camarero, L., Catalán, J. 2012. Atmospheric phosphorus deposition may cause lakes to revert from phosphorus limitation back to nitrogen limitation. *Nature Communications* 3:1118.
- Catalán, J., Bartrons, M., Camarero, L., Grimalt, J.O. 2013. Mountain waters as witness of global pollution. En: Pechan, P. y de Vries G.E. (eds.). *Living with water. Targeting quality in a dynamic world*, pp 31-67. Springer, Nueva York., EE.UU.
- Chapin, F. S. III, Matson, P.A., Mooney, H.A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, Nueva York, EE.UU.
- Chen, X.Y., Mulder, J. 2007. Indicators for nitrogen status and leaching in subtropical forest ecosystems, South China. *Biogeochemistry* 82:165-180.
- Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Schimel, D.S., Fisher, H., Howarth, R.W., Hedin, L.O., Perakis, S.S., Latty, E.F., Von Fischer, J.C., Elseroad, A., Wasson, M.F. 1999. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* 13:623-645.
- Cusack, D.F., Silver, W., McDowell, W.H. 2009. Biological nitrogen fixation in two tropical forests: Ecosystem-level patterns and effects of nitrogen fertilization. *Ecosystems* 12:1299–1315.
- DeLuca, T.H., Zackrisson, O., Nilsson, M.C., Sellstedt, A. 2002. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419:917-920.
- DeLuca, T.H., Zackrisson, O., Gentili, F., Sellstedt, A., Nilsson, M.-C. 2007. Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia* 152:121-130.
- De Vries, W., Solberg, S., Dobbertin, M., Sterba, H., Laubhahn, D., Reinds, G.J. et al. 2008. Ecological implausible carbon response? *Nature* 451:E1-3.
- Dufrêne, E., Davi, H., François, C., le Maire, G., Le Dantec, V., Granier, A. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* 185: 407-436.
- EUFORGEN 2009. Distribution maps of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and European beech (*Fagus sylvatica*), (usado el 1 de Septiembre de 2016). Disponible en: <http://www.euforgen.org>.
- Finér, L., Helmisaari, H.S., Lohmus, K., Majdi, H., Brunner, I., Børja, I. et al. 2007. Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141:394-405.
- Fisher, R.F., Binkley, D. 2000. *Ecology and Management of Forest Soils*. Wiley, Nueva York.
- Fowler, D., Smith, R., Muller, J., Cape, J.N. 2007. Long term trends in sulphur and nitrogen deposition in Europe and the cause of non-linearities. *Water, Air and Soil Pollution: Focus* 7:41-47.
- Gárate M., Blanco J.A. 2013. Importancia de la caracterización de la biomasa de raíces en la simulación de ecosistemas forestales. *Ecosistemas* 22(3):66-73.
- García, J.L., Tella, G. 1986. *Tablas de producción de densidad variable para Pinus sylvestris L. en el sistema pirenaico*. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Naturales; 43, Madrid, España.
- García Del Barrio, J.M. 2000. *Compartimentos y flujos de biomasa y nutrientes en un pinar de Pinus sylvestris L. en el monte de Valsain*. Monografías INIA: Serie Forestal 2, Madrid, España.
- García-Gómez, H., Garrido, J.L., Vivanco, M.G., Lassaletta, L., Rábago, I.I., Ávila, A., Tsyro, S., Sánchez, G., González Ortiz, A., González Fernández, I., Alonso, R. 2014. Nitrogen deposition in Spain: modeled patterns and threatened habitats within the Natura 2000 network. *Science of the Total Environment* 485-486:450-460.
- González de Andrés, E., Seely, B., Blanco, J.A., Imbert, J.B., Lo, Y.H., Castillo, F.J. 2016. Increased complementarity in water-limited environments in Scots pine and European beech mixtures under climate change. *Ecohydrology*. e1810.: DOI 10.1002/eco.1810.
- Hashimoto, S., Wattenbach, M., Smith, P. 2011. A new scheme for initializing process-based ecosystem models by scaling soil carbon pools. *Ecological Modelling* 222:3598-3602.
- Herrera, X. 2015. *Influencia de las claras forestales en los restos leñosos de pino silvestre en un bosque mixto en Aspuz: un enfoque de volumen, biomasa y hábitat de invertebrados*. Tesis de maestría. Universidad Pública de Navarra. Pamplona, España-
- IPCC 2013. *Summary for Policymakers*. En: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J. et al. (eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Nueva York, EE.UU.
- Janssens, I.A., Dieleman, W., Luysaert, S., Subke, J.A., Reichstein, M., Ceulemans R. 2010. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geosciences* 3:315-322.
- Kimmins, J.P. 1993. Scientific foundations for the simulation of ecosystem function and management in FORCYTE-11. For. Can. Northwest Reg., North. For. Cent., Inf. Rep. NOR-X-328. Edmonton.
- Kimmins, J.P. 2004. *Forest Ecology. A foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EE.UU.
- Kimmins, J.P., Mailly, D., Seely, B. 1999. Modelling Forest Ecosystem Net Primary Production: The Hybrid Simulation Approach Used In Forecast. *Ecological Modelling* 12:195-224.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C., Scoullar, K. 2010. *Forecasting Forest Futures: A Hybrid Modelling Approach To The Assessment Of Sustainability Of Forest Ecosystems And Their Values*. Earthscan, Londres, Reino Unido.
- Litton, C.M., Ryan, M.G., Tinker D.B., Knight, D.H. 2003. Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research* 33:351-363.
- Litton, C.M., Raich, J.W., Ryan, M.G. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* 13:2089-2109.
- Lo, Y.H., Blanco, J.A., Canals, R.M., González de Andrés, E., San Emeterio, L., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2015. Land Use Change Effects on Carbon and Nitrogen Stocks in the Pyrenees during the Last 150 Years: a Modelling Approach. *Ecological Modelling*, 312:322-334.
- Madrigal, I. A., Puertas, F., Martínez-Milán, J. 1992. *Tablas de producción para Fagus sylvatica L. en Navarra*. Serie Agraria número 3. Gobierno de Navarra, Pamplona, España.
- Magnani, F., Mencuccini, M., Borghetti, M., Berbigier, P., Berninger, F., Delzon, S., Grelle, A., Hari, P., Jarvis, P.G., Kolari, P., Kowalski, A.S., Lanckreijer, H., Law, B.E., Lindroth, A., Loustau, D., Manca, G., Moncrieff, J.B., Rayment, M., Tedeschi, V., Valentini, R., Grace, J. 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* 447:848-852.
- Mäkelä, A., Vanninen, P. 2000. Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements: a method based on system dynamics. *Trees* 14:316-323.
- Mainiero, R., Kazda, M. 2006. Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *Forest Ecology and Management* 237:135-142.
- Malkonen, E. 1974. *Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands*. Communications Finish Forest Research Institute 84.5, Helsinki, Finlandia.
- Matson, P., Lohse, K.A., Hall, S.J. 2002. The Globalization of Nitrogen Deposition: Consequences for Terrestrial Ecosystems. *Ambio* 31:113-119.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington DC, EE.UU.
- Ministerio De Medio Ambiente 2003. *Deposición atmosférica en la estación de Burguete (Navarra)*. Servicio de Protección Contra Agentes Nocivos en los Montes, Madrid. España.
- Mitchell, R.J., Auld, M.H.D., Hughes, J.M., Marrs, R.H. 2000. Estimates of nutrient removal during heathland restoration of successional sites in Dorset, southern England. *Biology of Conservation* 95:233-246.
- Nadelhoffer, K.J., Emmett, B.A., Gundersen, P., Kjønaas, O.J., Koopmans, C.J., Schleiippi, P., Tietema, A., Wright, R.F. 1999. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature* 398:145-8.
- Neiryneck, J., Janssens, I.A., Roskams, P., Quataert, P., Verschelde, P., Ceulemans, R. 2008. Nitrogen biochemistry of a mature Scots pine forest subjected to high nitrogen loads. *Biogeochemistry* 91: 201-222.

- Nohrstedt, H.O. 1985. Non-symbiotic nitrogen-fixation in the topsoil of some forest stands in central Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 15:715–722.
- Ochoa-Hueso, R., Arróniz-Crespo, M., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Pérez-Corona, M.E., Theobald, M.R., Vivanco, M.G., Manrique, E. 2014. Biogeochemical indicators of elevated nitrogen deposition in semiarid Mediterranean ecosystems. *Environmental Monitoring Assessment* 186:5831-5842.
- Oliver, C.D., Larson, B.C. 1996. *Forest Stand Dynamics: Update Edition*. Wiley, Nueva York, EE.UU.
- Ollinger, S.V., Aber, J.D., Reich, P.B., Freuder, R.J. 2002. Interactive effects of nitrogen deposition, tropospheric ozone, elevated CO₂ and land use history on the carbon dynamics of northern hardwood forests. *Global Change Biology* 8:545-62.
- Papadakis, J. 1970. Climates of the world, their classification, similitudes, differences, and geographic distribution. Autoedición, Buenos Aires, Argentina.
- Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A Global Change-Induced Biome Shift In The Montseny Mountains (Ne Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
- Penman, J., Gytarsky, M., Hiraishi, T., Krug, T., Kruger, D., Pipatti, R., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T., Tanabe, K., Wagner, F. 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry. IPCC National Greenhouse Gas Inventories Programme and Institute for Global Environmental Strategies, Kanagawa, Japón.
- Peralta, J., González, E. 2015. *Leguminosas de Navarra*. Herbario de la Universidad Pública de Navarra. Disponible en: <http://www.unavarra.es/herbario/>.
- Posch, M., Hettelingh, J.P., Slootweg, J., Reinds, G.J. 2014. Deriving critical loads based on plant diversity targets, in: Slootweg, J., Posch, M., Hettelingh, J.P., Mathijssens, L. (Eds.), *Modelling and Mapping the impacts of atmospheric deposition on plant species diversity in Europe*. pp. 41-53. RIVM, Bilthoven, Países Bajos.
- Pretzsch, H., Biber, P., Scütze, G., Uhl, E., Rötzer, T. 2014. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications* 5:4967.
- Pretzsch H, del Río M, Ammer Ch, Avdagic A, Barbeito I, Bielak K, et al. 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along a gradient of productivity through Europe. *European Journal of Forest Research* 134:927-947.
- Primicia, I. 2012. *Influence of thinning and canopy type on the internal nutrient cycling and the secondary growth of Pinus sylvestris L. in a mixed forest in the Pyrenees*. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra, Pamplona, España.
- Primicia, I., Imbert, J.B., Traver, M.C., Castillo, F.J. 2014. Inter-specific competition and management modify the morphology, nutrient content and resorption in Scots pine needles. *European Journal of Forest Research* 133:141-151.
- Primicia, I., Artázcoz, R., Imbert, J.B., Puertas, F., Traver, M.C., Castillo, F.J. 2016. Influence of thinning intensity and canopy type on Scots pine stand and growth dynamics in a mixed managed forests. *Forest Systems* 25(2):e057.
- Puertas, F. 2003. Scots Pine In Navarre: Economic Importance And Production. *Proceedings Of The I.U.F.R.O. Meeting Silviculture And Sustainable Management In Mountain Forests In The Western Pyrenees*. 15-19 de Septiembre, Navarra, España.
- Reed, S.C., Cleveland, C.C., Townsend, A.R., 2008. Tree species control rates of free-living nitrogen fixation in a tropical rain forest. *Ecology* 89:2924–2934.
- Reed, S.C., Cleveland, C.C., Townsend, A.R. 2011. Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. *Annual Reviews of Ecology and Evolution* 42:489-512.
- Santa Regina I, Tarazona T. 2001. Organic matter and nitrogen dynamics in a mature forest of common beech in the Sierra de la Demanda, Spain. *Annals of Forest Science* 58:301-314. DOI: 10.1051/forest:2001128.
- Seely B, Welham C, Scoullar K. 2015. Application of a hybrid forest growth model to evaluate climate change impacts on productivity, nutrient cycling and mortality in a montane forest ecosystem. *PLoS ONE* 10: e0135034. DOI: 10.1371/journal.pone.0135034.
- Shi, M., Yang, Z.L., Lawrence, D., Dickinson, R.E., Subin, Z.M. 2013. Spin-up processes in the Community Land Model version 4 with explicit carbon and nitrogen components. *Ecological Modelling* 263:308-325.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación: De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Thomas, R.Q., Canham, C.D., Weathers, K.C., Goodale, C.L. 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience* 3:13-17.
- Traver, M.C., Puertas, F., Primicia, I. 2007. *Cuantificación de la capacidad de secuestro de carbono a medio y largo plazo por Fagus sylvatica L. Estación Piloto en los Montes de Burguete-España*. Informe Proyecto FORSEE: Informe final regional Navarra Parte 4º: Estudio Especifico Regional Criterio 1. IEFC – Gobierno de Navarra – Gestión Ambiental Viveros y Repoblaciones de Navarra S.A. Pamplona, España
- Tørseth, K., Aas, W., Breivik, K., Fjæraa, A.M., Fiebig, M., Hjellbrekke, A.G., Myhre, C.L., Solberg, S., Yttri, K.E. 2012. Introduction to the European Monitoring and Evaluation Programme (EMEP) and observed atmospheric composition change during 1972–2009. *Atmospheric Chemistry and Physics* 12:5447–5481.
- Vitousek, P.M., Menge, D.N.L., Reed, S.C., Cleveland, C.C. 2013. Biological nitrogen fixation: rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems. *Philosophical Transaction Royal Society B* 368:20130119.
- Wei, X., Blanco, J.A., Jiang, H., Kimmins, J.P. 2012. Effects Of Nitrogen Deposition On Carbon Sequestration In Chinese Fir Forests. *Science of the Total Environment* 416:351-361.
- Wei, X., Kimmins, J., 1998. Asymbiotic nitrogen fixation in harvested and wildfire-killed lodgepole pine forests in the central interior of British Columbia. *Forest Ecology and Management* 109:343–353.
- Zerpa, J.L., Allen, H.L., McLaughlin, B.C., Phelan, J., Campbell, R.G., Hu, S. 2014. Postharvest forest floor manipulation effects on nutrient dynamics in a loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 44: 1058-1067.

Apéndice

Tabla 1. Familias vegetales y número de especies por familia identificados en al menos un inventario. Las familias subrayadas indican que alguna de las especies pertenecientes a esa familia ha sido descrita como hospedadora de simbiontes con capacidad de fijación del N₂ atmosférico.

Table 1. Plant families and number of species per family identified in at least one inventory. Underlined families indicate that at least one species in that family has been described as host for symbionts with capacity to fix atmospheric N₂.

Tipo de bosque	Mediterráneo	Continental/subalpino	Total
Número de familias	37	29	42
Número total de especies diferentes	71	53	89
Briofitos	5	6	6
Dicranaceae	1	1	1
Entodontaceae	1	1	1
Hylocomiaceae	-	1	1
Hypnaceae	1	1	1
Polytrichaceae	1	1	1
Otras familias	1	1	1
Gimnospermas	1	3	3
Cupressaceae	1	2	2
Pinaceae	1	1	1
Pteridofitos	1	3	3
Dryopteridaceae	-	2	2
Hypolepidaceae	1	1	1
Angiospermae dicotiledóneas	52	34	64
Aceraceae	2	1	2
Aquifoliaceae	1	1	1
Araliaceae	1	-	1
<u>Betulaceae</u>	<u>1</u>	-	<u>1</u>
Boraginaceae	1	1	1
Buxaceae	1	1	1
Caprifoliaceae	3	-	1
Caryophyllaceae	1	1	1
Celastraceae	1	-	1
Compositae	2	4	4
Cornaceae	1	-	1
Corylaceae	1	-	1
Cruciferae	-	1	1
Euphorbiaceae	1	1	1
Fagaceae	3	2	3
Geraniaceae	-	1	1
Grossulariaceae	1	-	1
Guttiferae	2	-	2
Labiatae	5	1	5
<u>Leguminosae</u>	<u>3</u>	<u>1</u>	<u>3</u>
Oleaceae	2	-	2
Polygalaceae	-	1	1
Ranunculaceae	2	1	3
<u>Rosaceae</u>	<u>7</u>	<u>6</u>	<u>9</u>
Rubiaceae	4	3	6
Scrophulariaceae	2	4	4
Tiliaceae	1	-	1
Umbelliferae	2	1	2
Violaceae	1	1	1
Angiospermae monocotiledóneas	10	7	13
Cyperaceae	1	-	1
Gramineae	7	6	10
Juncaceae	1	-	1
Liliaceae	1	-	1