

Universidad Pública de Navarra

Nafarroako Unibertsitate Publikoa

**ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR
DE INGENIEROS AGRÓNOMOS**

***NEKAZARITZAKO INGENIARIEN
GOI MAILAKO ESKOLA TEKNIKOA***

**APLICACIÓN DEL MODELO FORECAST EN DOS BOSQUES
DEL PIRINEO NAVARRO (ASPURZ Y GARDE): SENSIBILIDAD
A PARÁMETROS DEL SUELO.**

presentado por

Mikel Gárate Bienzobas^(e)k

aurkeztua

**INGENIERO TÉCNICO AGRÍCOLA EN INDUSTRIAS AGRARIAS Y ALIMENTARIAS
*NEKAZARITZAKO INGENIARI TEKNIKOA NEKAZARITZA ETA ELIKADURA INDUSTRIAK***

Marzo, 2014 /2014ko Martxoa

Universidad Pública de Navarra

Nafarroako Unibertsitate Publikoa

**ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR
DE INGENIEROS AGRÓNOMOS**

***NEKAZARITZAKO INGENIARIEN
GOI MAILAKO ESKOLATEKNIKOA***

TRABAJO FIN DE CARRERA de INGENIERO TÉCNICO AGRÍCOLA

**APLICACIÓN DEL MODELO FORECAST EN DOS BOSQUES DEL
PIRINEO NAVARRO (ASPURZ Y GARDE): SENSIBILIDAD A
PARÁMETROS DEL SUELO.**

Trabajo Final de Carrera presentado por Mikel Gárate Bienzobas con el objeto de optar al título de Ingeniero Técnico Agrícola siendo su director Juan Antonio Blanco Vaca profesor del Departamento de Ciencias del Medio Natural de la Universidad Pública de Navarra

Vº Bº del Director del trabajo:
Juan A. Blanco Vaca

Autor:
Mikel Gárate Bienzobas

RESUMEN

Título del trabajo:

Aplicación del modelo FORECAST en dos bosques del Pirineo navarro (Aspurz y Garde): sensibilidad a parámetros del suelo¹.

Director:

Dr. Juan A. Blanco Vaca

Departamento:

Ciencias del Medio Natural

Alumno:

Mikel Gárate Bienzobas

Resumen:

El objetivo general de este trabajo es proporcionar una primera valoración de la sensibilidad del modelo de simulación de ecosistemas forestales FORECAST frente a los parámetros que definen los flujos de nutrientes en la parte subterránea del ecosistema. Esta información proporcionará indicaciones sobre la forma más efectiva para después realizar una calibración del modelo adecuada y eficiente para la simulación del crecimiento de los bosques del Pirineo Navarro.

Los análisis de sensibilidad son una herramienta importante para comprender el funcionamiento de los modelos ecológicos, así como para identificar los parámetros más importantes en su funcionamiento. Además, los análisis de sensibilidad pueden utilizarse para diseñar de forma más efectiva planes de muestreo de campo dirigidos

¹ Parte de los resultados de este trabajo fin de carrera han sido publicados en el siguiente artículo científico:

Gárate M., Blanco J.A. 2013. Importancia de la caracterización de la biomasa de raíces en la simulación de ecosistemas forestales. Ecosistemas 22(2), 66-73.

a calibrar los modelos ecológicos. En los estudios de ecosistemas forestales, el análisis cuantitativo de la parte subterránea es mucho más costoso y complicado que el estudio de la parte aérea, en especial el estudio de la dinámica de producción y descomposición de raíces gruesas y finas de los árboles. En concreto, en este trabajo se muestra un ejemplo de análisis de sensibilidad del modelo FORECAST a parámetros que definen la biomasa, longevidad, concentración de nitrógeno en las raíces de los árboles y velocidad de descomposición de humus.

El modelo se calibró para simular el crecimiento de dos rodales de pino silvestre (*Pinus sylvestris*) en los Pirineos de Navarra, concretamente en Aspuz y Garde. Los datos para calibrar el crecimiento se obtuvieron de la base de datos del Grupo de Ecología y Medioambiente de la UPNA, excepto en el caso de los parámetros relacionados con la biomasa subterránea de los pinos.

Para realizar el presente trabajo, primero se realizó una búsqueda bibliográfica de valores de los parámetros de estudio en documentos científicos relacionados con el pino silvestre en unas bases de datos especializadas mediante la búsqueda de unas palabras claves generales. Entre los documentos identificados, se seleccionaron a su vez los documentos que contenían otra serie de palabras específicas y relacionadas con la parte subterránea del bosque y su funcionamiento. Después de realizar esta revisión, se obtuvieron unos valores para las variables de estudio (tasa de descomposición de humus, tasa de renovación de raíces finas, ratio biomasa subterránea/biomasa total, tasa de descomposición de restos leñosos y concentración de nitrógeno en raíces). Con ellos, se definieron unos rangos de variación de los parámetros de estudio. Con estos rangos se crearon 13 escenarios en los que se midieron las variaciones de cuatro variables (densidad del rodal, biomasa total, altura máxima del dosel arbóreo y volumen) definidoras del estado del rodal, según variaron los valores de los parámetros de estudio.

Los resultados indican que la tasa de renovación de raíces finas es el parámetro más influyente en las estimaciones de crecimiento de los árboles, seguida de la concentración de N en las mismas, siendo la relación biomasa subterránea/total y la tasa de descomposición de humus los parámetros a los cuales el modelo es menos sensible. Además, el modelo es más sensible a los parámetros definidores del

componente subterráneo de la masa arbórea y a la tasa de descomposición de humus cuando simula un sitio de menor capacidad productiva y mayor limitación por nutrientes (Garde), Esto se debe a que los cuatro parámetros definen la masa de raíces e influyen en determinar las necesidades nutritivas de los árboles. Si estas necesidades se incrementan al aumentar el valor de cualquiera de los cuatro parámetros analizados, la limitación al crecimiento de los árboles se hace más aguda y la importancia de estos parámetros crece a la hora de estimar el crecimiento final.

En conclusión, para llevar a cabo un programa de calibración del modelo eficaz y eficiente, se recomienda centrar los esfuerzos en realizar una adecuada caracterización de las raíces finas en cuanto a su contenido en N y su longevidad.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	16
1.1. MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE	17
1.2. CICLO DE NUTRIENTES DEL SUELO EN EL ECOSISTEMA FORESTAL	18
1.2.1. Ciclo externo de nutrientes (o geoquímico).....	18
1.2.2. Ciclo interno de nutrientes (o biológico).....	20
1.3. MODELOS DE CICLOS DE NUTRIENTES Y SU APLICACIÓN EN LA GESTIÓN FORESTAL	23
1.3.1. Algunas aplicaciones actuales del modelo FORECAST	28
1.3.2. Otros modelos forestales relacionados con FORECAST.....	29
1.4. UTILIDAD DE LOS MODELOS FORESTALES PARA EL DESARROLLO DE UNA GESTIÓN FORESTAL SOSTENIBLE.....	32
1.4.1. Dificultad para obtener datos relacionados con la parte subterránea del sotobosque.....	33
1.4.2. Importancia de los análisis de sensibilidad en el uso de modelos ecosistémicos.....	34
2. OBJETIVOS.....	37
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	38
3.1. LOCALIDADES DE ESTUDIO.....	38
3.1.1. Características del <i>Pinus sylvestris</i> . L.....	38
3.1.2. Descripción de las áreas de estudio.	41
3.1.3. Diseño experimental	54
3.2. BÚSQUEDA BIBLIOGRÁFICA.....	57
3.2.1. Bases de datos consultadas.....	57
3.2.2. Palabras clave utilizadas.....	58

3.3. EL MODELO DE MANEJO FORESTAL A NIVEL ECOSISTÉMICO FORECAST.....	60
3.3.1. Qué es FORECAST	60
3.3.2. Flujo de información del modelo	62
3.3.3. La estructura general del modelo FORECAST	65
3.3.4. Los archivos de entrada.....	66
3.3.5. Los programas de inicio (Seput program)	70
3.3.6. Los archivos de salida.....	70
3.3.7. Archivo de datos de manejo (Ecodata.edt)	71
3.3.8. Archivo de Ecostate.ecs y Archivo de arranque del suelo (Inistate) 72	
3.3.9. Programa de simulación del ecosistema.....	72
3.3.10. Creación de los archivos iniciales “ECOSTATE”	73
3.4. ANÁLISIS DE LA SENSIBILIDAD DE FORECAST	74
4. RESULTADOS.....	78
4.1. RESULTADOS DE LA REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	78
4.1.1. Tasa de descomposición de humus.....	81
4.1.2. Tasa de restos leñosos	81
4.1.3. Tasa de renovación en raíces finas	82
4.1.4. Relación masa subterránea/masa total.....	83
4.1.5. Concentración de nitrógeno y fósforo en raíces.....	84
4.2. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD.....	85
4.2.1. Resultados del modelo para Apurz	85
4.2.2. Resultados del modelo para Garde	96
5. DISCUSIÓN	106
6. LIMITACIONES DEL MODELO	120

7. CONCLUSIONES	122
8. RECOMENDACIONES.....	123
9. REFERENCIAS CITADAS EN EL TEXTO.....	124

ANEXO I: REFERENCIAS IDENTIFICADAS DURANTE LA REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	134
---	-----

ANEXO II: DESCRIPCIÓN DETALLADA DEL CICLO DE NUTRIENTES DE FORECAST	148
---	-----

ANEXO III: ARTÍCULO PUBLICADO EN ECOSISTEMAS.....	156
---	-----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Porte, frutos y acículas del <i>Pinus sylvestris</i> L.....	39
Figura 2. Distribución del <i>Pinus sylvestris</i> L. en Navarra (S.I.T.Na, 2001).....	40
Figura 3. Localización de Garde (punto verde), y Aspurz (punto rojo) en la Comunidad Foral de Navarra.	43
Figura 4. Localización de las parcelas en las localidades de Garde (1) y Aspurz(2), así como de las estaciones meteorológicas, dentro de los Valles Transversales Pirenaicos	43
Figura 5. Calicata en Aspurz.....	46
Figura 6. Calicata de Garde.....	50
Figura 7. Comparación de las variables meteorológicas de precipitación y temperatura ambiental en Aspurz y Garde, a partir de series de datos de estaciones meteorológicas cercanas.....	52
Figura 8. Vista panorámica de las parcelas de Garde.	53
Figura 9. Vista panorámica de las parcelas de Aspurz.....	53
Figura 10. Disposición de las parcelas experimentales en Aspurz (izquierda) y Garde (derecha).	54
Figura 11. Posibilidades de simulación con FORECAST.....	61
Figura 12. Representación esquemática de los procesos clave (rombos), interacciones (líneas de puntos), flujos de masa (líneas continuas) y reservorios(rectángulos) de los distintos componentes del ecosistema simulados en FORECAST (ver Kimmins et al. 1999, 2010, para una descripción detallada).....	62
Figura 13. Flujo de información en el modelo	63
Figura 14. Estructura general del modelo.....	64
Figura 15. Interfaz de usuario y archivos y programas que constituyen FORECAST	65

Figura 16. Representación del ciclo de nutrientes en FORECAST. Los rombos representan procesos del ciclo biogeoquímico, y los rectángulos representan los reservorios de nutrientes simulados por el modelo.....	69
Figura 17. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspurz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).	86
Figura 18. Variación en la densidad de árboles de Aspurz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).	86
Figura 19. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).	87
Figura 20. Variación en la biomasa de árboles de Aspurz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).	87
Figura 21. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).	88
Figura 22. Variación en la densidad de árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).	89
Figura 23. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).	89

Figura 24. Variación en la biomasa de los árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).	90
Figura 25. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspurz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).	91
Figura 26. Variación en la densidad de los árboles de Aspurz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).	91
Figura 27. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).	92
Figura 28. Variación en la biomasa de los árboles de Aspurz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).	92
Figura 29. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).	93
Figura 30. Variación en la densidad de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).	94

Figura 31. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).....	95
Figura 32. Variación en la biomasa de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).....	95
Figura 33. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.	96
Figura 34. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.	97
Figura 35. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.	97
Figura 36. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.	98
Figura 37. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.....	98
Figura 38. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.....	99
Figura 39. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.....	100
Figura 40. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.....	100
Figura 41. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.	101
Figura 42. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.	102
Figura 43. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.....	102

Figura 44. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.....	103
Figura 45. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.	104
Figura 46. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.....	104
Figura 47. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.....	105
Figura 48. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.....	105

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Aplicaciones actuales del modelo FORECAST	29
Tabla 2a. Descripción de los horizontes del suelo de Aspurz.....	45
Tabla 2b. Características físico químicas de los horizontes del suelo de Aspurz. V= Saturación en bases; C.C.T.= Capacidad de cambio total. Dap = Densidad aparente; CE = Conductividad eléctrica.....	46
Tabla 3a Descripción de los horizontes del suelo de Garde.....	48
Tabla 3b. Características físico químicas de los horizontes del suelo de Garde. V= Saturación en bases; C.C.T.= Capacidad de cambio total. Dap = Densidad aparente; CE = Conductividad eléctrica.....	48
Tabla 4. Variables forestales medias de los diferentes tratamientos (Blanco 2004).....	56
Tabla 5. Valores de la tasa de descomposición de humus (en reducción de masa al año en tanto por uno) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de mayor a menor calidad para el crecimiento de <i>Pinus sylvestris</i>	75
Tabla 6. Valores de la tasa de renovación de raíces finas (en tanto por uno) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de mayor a menor calidad para el crecimiento de <i>Pinus sylvestris</i>	75
Tabla 7. Valores de la relación biomasa subterránea/biomasa total del pino (entanto por uno) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de mayor a menor calidad para el crecimiento de <i>Pinus sylvestris</i>	75
Tabla 8. Valores de la concentración de N en las raíces finas (en kg N / kg acículas) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de mayor a menor calidad para el crecimiento de <i>Pinus sylvestris</i>	76

Tabla 9. Escenarios creados para el estudio de sensibilidad del modelo. Ver tablas 5 a 9 para los valores específicos de cada variable utilizados en cada escenario.....	77
Tabla 10. Número de documentos encontrados y seleccionados de las bases de datos.	78
Tabla 11. Número total de cada tipo de documento.	79
Tabla 12. Número de documentos por países.	79
Tabla 13. Número de documentos por año.	80
Tabla 14. Valores de descomposición de humus utilizados por Blanco et al. (2013).....	81
Tabla 15. Valores de tasa de descomposición de restos leñosos recogidos en el sur y centro de Finlandia que abarca desde los 9 hasta los 31 años que los troncos llevan muertos.	81
Tabla 16. Valores de tasa de mortalidad de raíces finas del pino silvestre.....	82
Tabla 17. Valores de tasa de mortalidad de raíces finas de un conjunto de pinos.	82
Tabla 18. Valores del porcentaje de biomasa total arbórea que corresponde a la biomasa subterránea (raíces finas y raíces gruesas).....	83
Tabla 19. Valores de N y P para raíces finas.....	84
Tabla 20. Valores de N y P para raíces gruesas.....	84

1. INTRODUCCIÓN

La sostenibilidad del manejo del bosque se ha vuelto un objetivo prominente en la última década, debido a las preocupaciones de sobreexplotación de los recursos forestales (Powers, 2001), así como los posibles efectos del cambio climático (Watson et al. 1995; Schwalm y Ek, 2001), el mantenimiento de la biodiversidad, el uso de los bosques como inmovilizadores de carbono (Seely et al. 2002), o como productores de fuentes alternativas de energía (Kimmins et al. 2006) o de otros valores económicos y culturales diferentes de la producción de madera (Kimmins, 2004). En su sentido más amplio, sostenibilidad implica una habilidad de mantener perpetuada la productividad y la integridad ecológica del bosque. En respuesta a la creciente presión social para obtener mejores bienes y servicios del bosque, el concepto se ha generalizado para incluir áreas y usos del bosque mucho más grandes.

Wilson y Wang (1999) definen el manejo forestal sostenible como el conjunto de regímenes de manejo para mantener y reforzar la salud e integridad a largo plazo de los ecosistemas forestales y las comunidades dependientes del mismo, mientras se dan las oportunidades ecológicas, económicas, sociales, y culturales para beneficio de la presente y futuras generaciones (Monserud, 2003).

El desafío actual en el manejo forestal es la planificación de suministros sostenibles de madera y otros valores forestales, a la vez que se preserva la integridad del ecosistema forestal. Con el aumento constante en la demanda de madera tradicional y otros productos alternativos del bosque en un trasfondo de ecosistemas en continua degradación y teniendo en cuenta el enfoque global del concepto de sostenibilidad, la necesidad de los pronósticos creíbles de las probables consecuencias de estrategias alternativas de manejo del bosque nunca ha sido mayor.

1.1. MANEJO FORESTAL SOSTENIBLE

La gestión forestal sostenible es la administración y uso de los bosques y los montes de manera y en tal medida que mantengan su biodiversidad, productividad, capacidad de regeneración, vitalidad y su potencial de cumplir, ahora y en el futuro, funciones ecológicas, económicas y sociales relevantes, a escala local, nacional y global, sin causar daños a otros ecosistemas.

Existe la necesidad de reducir drásticamente la deforestación, la degradación de los bosques de los países en desarrollo y, por ende, las emisiones de gases de efecto invernadero. El modo de hacerlo es dar mayor valor económico a los bosques, incentivando la conservación de los ecosistemas a través del manejo forestal sostenible y el pago por servicios ambientales. El manejo sostenible de bosques y selvas naturales es una alternativa viable y efectiva para detener el deterioro de estas zonas, además de ser la mejor opción para capturar carbono; por encima del establecimiento de áreas naturales protegidas o la reforestación.

En su conjunto, los bosques almacenan más carbono que el que actualmente se encuentra libre en la atmósfera. Por el contrario, también son fuente importante de emisiones debido a las altas tasas de deforestación y degradación. Por tanto, detener los procesos de deforestación y degradación de los bosques es uno de los principales retos globales en el combate al cambio climático. El cambio climático es uno de los mayores retos al que se enfrentará la humanidad durante el siglo veintiuno ya que no sólo amenaza a la economía y la estabilidad social, sino que además modificará de forma definitiva la base de recursos y los procesos ecológicos que sustentan la vida en el planeta. Esta situación ha obligado a los países a diseñar y poner en marcha estrategias de mitigación para reducir los riesgos y cumplir con los compromisos de reducción de emisiones de Gases de Efecto Invernadero (GEI) a la atmósfera, como las descritas en el tratado de Rio (1992), el protocolo de Kyoto (1997), el acuerdo de Copenhague (2009) o la cumbre de Rio+20 (2012).

Contrario a lo que se piensa normalmente, los bosques manejados de forma sostenible para la producción maderable y no maderable capturan más carbono que otras opciones (FAO, 2012) porque:

- Simultáneamente se conserva y enriquece la cobertura forestal manteniendo los almacenes de carbono.
- Si el manejo sostenible se expande a bosques degradados, es posible generar nueva capacidad de captura y almacenamiento de carbono.
- Se maximiza la captura de carbono a través de un mejor manejo de las pirámides de edad de las poblaciones forestales.
- Se encapsula el carbono durante largos periodos de tiempo por el uso de la madera como materia prima para la fabricación de bienes o la recuperación de la cobertura forestal.
- Se generan incentivos para que las comunidades locales conserven la cobertura forestal.

1.2. CICLO DE NUTRIENTES DEL SUELO EN EL ECOSISTEMA FORESTAL

En el bosque los nutrientes circulan a través de dos ciclos, el externo y el interno. El primero de ellos, representa las entradas y salidas que dichos nutrientes realizan del ecosistema; y el segundo, hace referencia al flujo de estos entre la planta y el suelo.

1.2.1. Ciclo externo de nutrientes (o geoquímico)

A) Entradas

En el caso del nitrógeno, la vía atmosférica de entrada es la más importante (Schlesinger, 1997), y se lleva a cabo a través de la fijación biológica (Fisher y Binkley, 2000). Unido a esta última idea, se debe aclarar que los aportes de nutrientes a los ecosistemas forestales vía atmosfera provienen de la deposición húmeda (lluvia, nieve y nieblas) y la deposición seca (partículas y aerosoles). Por ello, dichos aportes dependerán del clima, microclima, y distancia con respecto al mar, áreas de erosión eólica y zonas industriales (Kimmins, 1997). Además de los aportes atmosféricos, otra serie de vías tienen gran relevancia. Las deposiciones de las heces y orinas del ganado o animales de la zona, los cadáveres de dichos animales, los nutrientes

arrastrados desde el dosel del bosque por el agua de trascolación y otra serie de vías constituyen un aporte continuo de nutrientes. Por otra parte, la fijación biológica de nitrógeno por una serie de algas (cianofíceas) y bacterias, libres o en simbiosis con las plantas de la zona, incrementa la entrada de nitrógeno al suelo. Dicho proceso consiste en la reducción de nitrógeno atmosférico (N_2) a ion amonio (NH_4^+). Así, las especies fijadoras de nitrógeno tendrán un papel muy importante en la recuperación del nitrógeno perdido al extraer madera de una masa forestal (Imbert et al., 2008).

B) Salidas

A la hora de cuantificar las salidas de nutrientes de un ecosistema forestal las más importantes son una serie de vías. Así, las precipitaciones provocan la salida de nutrientes de los bosques en forma de lixiviados hacia las aguas subterráneas o como agua de escorrentía hacia los ríos. Entre los lixiviados suelen predominar los nitratos y el nitrógeno orgánico disuelto. En cambio, la escorrentía suele llevarse gran parte de nitratos y fósforo (Chapin et al., 2002). La lixiviación también suele afectar a aquellos suelos con excesivas deposiciones de N y S atmosférico. Como consecuencia de dichas deposiciones, el suelo se acidifica y se pierden, por la citada lixiviación, cationes, nitratos, sulfatos y aluminio, afectando a la fertilidad del suelo y a la calidad de las aguas (Freer-Smith, 2001; Blanco et al., 2012).

La quema de restos de poda y rastrojos o las prácticas de fertilización vinculadas a las actividades forestales constituyen otra importante vía de volatilización de nutrientes, incrementando así las salidas de estos del ecosistema. Generalmente, la volatilización del nitrógeno predomina sobre la de otros nutrientes (Nason y Myrold, 1992). Por último, la principal actividad forestal, la extracción de madera, provoca la salida de un importante contenido de nutrientes que, de forma natural, debería volver al suelo e introducirse de nuevo en el ciclo tras la descomposición de dicha madera (Blanco et al., 2005).

1.2.2. Ciclo interno de nutrientes (o biológico)

El ciclo interno de nutrientes lo constituyen una serie de etapas gracias a las cuales los diferentes órganos de los vegetales se reciclan en nutrientes aprovechables por los mismos o diferentes especies vegetales. Este reciclaje, que se lleva a cabo mediante diferentes transformaciones fisicoquímicas, tiene las siguientes etapas:

A) Retranslocación

La retranslocación de nutrientes consiste en la reabsorción o transferencia de nutrientes solubles del tejido envejecido a través del floema (Chapin et al., 2002). Esta circulación de nutrientes puede tener lugar de las hojas a las ramas (Del Arco et al., 1991), de las raíces finas a las gruesas o del duramen a la albura. Gracias a la retranslocación, los árboles pueden satisfacer un porcentaje considerable de sus requerimientos anuales. En el caso de las hojas, una vez finalizada la retranslocación se produce la abscisión foliar.

B) Desfronde

El desfronde lo constituyen todos aquellos sucesos por los que se aporta materia orgánica al suelo, principalmente, desde el dosel arbóreo. Así, el desfronde estará conformado por la abscisión foliar, la caída de ramas, corteza, frutos, etc. La abscisión foliar, de hojas o acículas, suele constituir entre el 60 y el 75 % del desfronde (Imbert et al., 2008). El desfronde es un fenómeno que depende de multitud de variables y en función de ellas será de una magnitud o de otra. Así, la cantidad de nutrientes transferidos desde los árboles al suelo por el desfronde varía en función de la biomasa vegetal, especies de plantas, el tipo de hojarasca (hojas, ramas, corteza, etc.), la concentración de nutrientes y por supuesto de la localización. Dicho esto, el desfronde suele ser mayor en sitios húmedos, cálidos, fértiles y con alta productividad y menores en sitios secos, fríos, infértiles y de baja productividad (Kimmins, 1997). En cambio, la mayoría de veces, en los años secos las plantas no pueden mantener toda su biomasa foliar y se incrementa el desfronde (Pausas, 2000). Por otro lado, mientras que la mayoría de

aportes de K se dan a través de la trascolación, el grueso de los aportes de N, Ca y Mg se producen por desfronde. En el caso del P, su contenido suele aumentar en el suelo a veces tras el desfronde y otras veces por la trascolación (Kimmins, 1997). En lo referente al tipo de hoja de los árboles, las cantidades relativas aportadas al suelo de N, P, K y Mg son mayores en las caducifolias, mientras que las de Ca son mayores en las perennifolias. Las prácticas forestales pueden alterar de forma importante el proceso de caída de hojarasca y retorno de nutrientes al suelo, al disminuir la biomasa viva del dosel arbóreo, y con ello alterar los ciclos de nutrientes afectando a la fertilidad y a la capacidad del lugar para producir madera (Kimmins, 1997). Por ello, la cantidad de nutrientes que llega al suelo dependerá directamente de la intensidad de clara aplicada.

C) Descomposición de la materia orgánica aportada por el desfronde

La descomposición es aquel proceso por el que la materia orgánica muerta presente en el suelo se transforma tanto en nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas y microorganismos, como en dióxido de carbono (CO₂). La materia orgánica suele proceder del desfronde, de raíces, de microorganismos y de los cadáveres de animales. Se trata de un proceso complejo que depende de multitud de factores. Dichos factores se pueden agrupar en tres tipos: el ambiente físico, principalmente la temperatura y la humedad del suelo; la cantidad y la calidad de la hojarasca disponible; y las características de las comunidades de invertebrados y microorganismos (Blanco et al., 2011).

Desde que se inicia la descomposición, se van liberando nutrientes inorgánicos que son asimilados por las plantas y microorganismos (bacterias, hongos y actinomicetos). El resto del material, el denominado humus, irá liberando nutrientes durante largos periodos de tiempo, incluso siglos. Con todo esto, la citada descomposición puede dividirse en tres fases: lavado, fragmentación de la materia orgánica y degradación química (Landsberg y Gower, 1997, Waring y Running, 1998). Así, el lavado es un proceso físico por el que los iones minerales y pequeños compuestos orgánicos de la materia

orgánica muerta se disuelven en el agua y pasan al suelo. La fragmentación es llevada a cabo por los animales del suelo y, además de aumentar la superficie de la materia orgánica muerta uhojarasca para los microorganismos, la mezclan con el suelo mineral. Por último, durante la degradación química se producen CO_2 , agua y energía para los microorganismos que pueden actuar como sumideros (inmovilización) o fuentes (mineralización) de carbono y nutrientes, controlando la disponibilidad de nutrientes para la vegetación (Imbert et al., 2008).

D) Absorción radicular

Desde el inicio de la descomposición, una serie de nutrientes inorgánicos son liberados al suelo o a la disolución de este, siendo directamente aprovechables por las plantas y microorganismos. De este modo, las plantas irán captando nutrientes selectivamente, absorbiendo preferentemente aquellos que limiten más su crecimiento, en un continuo intercambio dinámico con las reservas de nutrientes del suelo. El nutriente que más limita el crecimiento determina las tasas de absorción del resto de los nutrientes (Ingestad, 1979). Las raíces de las plantas pueden llevar a cabo la absorción de nutrientes a través de tres procesos: por medio de la difusión de iones (vía más importante para NO_3^- , PO_4^{-3} y K^+) o moléculas siguiendo un gradiente de concentración; a través del movimiento pasivo de iones, principalmente cationes, con el flujo de agua de la transpiración; y gracias a la intercepción de nutrientes por las raíces que crecen y colonizan el suelo (Landsberg y Gower, 1997; Schlesinger, 1997). De estos tres procesos, es la difusión la que cuantitativamente más importancia tiene. Así, la absorción de nutrientes por las raíces de las plantas está inicialmente restringida por las tasas de descomposición y de mineralización, la solubilidad mineral, la capacidad de intercambio catiónico y la competencia con los microorganismos. Por lo tanto, las prácticas forestales que afecten a estos procesos o características del suelo, influirán también en las tasas de absorción.

1.3. MODELOS DE CICLOS DE NUTRIENTES Y SU APLICACIÓN EN LA GESTIÓN FORESTAL

Durante casi dos siglos, las curvas de volumen-edad, curvas de altura-edad y tablas de volumen han sido la base con la cual los gestores han predicho los rendimientos futuros de los bosques. Estos datos históricos son válidos para una combinación particular de especies y condiciones bióticas y abióticas involucradas en el crecimiento de los árboles. Sin embargo, si ocurren cambios en los regímenes de manejo, en la fertilidad del suelo, o en los impactos humanos en la atmósfera (por ejemplo, el cambio climático o la alteración por contaminación de la química atmosférica), se alterarán significativamente las condiciones futuras del crecimiento de los bosques. Por lo tanto, las predicciones de los modelos tradicionales de crecimiento y producción probablemente no serán exactas (Kimmins, 1988,1990,Korzukhin et al.,1996).

Estas tablas de crecimiento y producción son modelos basados empíricamente en datos reales observados en el campo: son modelos estadísticos que utilizan una amplia base de datos para interpolar posibles producciones futuras utilizando datos de rodales similares a los rodales para los que se quiere estimar su crecimiento. Sin embargo, no simulan ningún tipo de proceso biológico y por lo tanto no están diseñados para proyectar los efectos del manejo sobre la producción de madera y de una amplia variedad de otros productos y valores no relacionados con la madera (hongos, bayas, plantas y flores, caza, y pesca, turismo, etc.). Por estas razones, estos modelos no proveen una base adecuada para comparar los impactos de diferentes estrategias de manejo del bosque en múltiples recursos, ni son convenientes para hacer análisis a nivel de rodal de la evolución temporal de varias medidas o indicadores de sostenibilidad. Sin embargo, en condiciones estables en las que se sabe que los determinantes del crecimiento y desarrollo del bosque en el futuro no van a diferir en gran medida de las condiciones presentes y pasadas, estos modelos tienen la gran ventaja de utilizar datos reales que han sido observados en el bosque. Además, requieren muy poco trabajo para su calibración y uso, aparte de datos básicos que definen las características básicas del rodal. En estas condiciones, el uso de tablas de crecimiento y producción podría ser el más conveniente. Estos modelos pueden ser muy útiles, ya que son muy fáciles de

comprender y utilizan pocos datos, permitiendo explorar las tendencias futuras que seguirá el bosque al estar sometido a diferentes tipos de manejo. Modelos de este tipo son NuCSS (Verburg y Johnson, 2001), SILVES (Del Río y Montero, 2001) o PINEL (Blanco et al., 2005). En otra categoría, merece la pena también mencionar los modelos que operan a nivel de cuenca, como MAGIC, un modelo biogeoquímico para predecir los efectos de la deposición ácida, muy utilizado en el norte de América y Europa. Ávila (1999) utilizó este modelo, en cuencas de Montseny y Prades (Cataluña), para predecir el efecto de distintas combinaciones de deposición ácida, turnos de corta e intensidad de corta, en el porcentaje de saturación de bases (suelo y río) y alcalinidad (río). Esta simulación confirmó la sostenibilidad, en cuanto a los parámetros medidos, de la gestión forestal actual en Montseny, y detectó la necesidad de más información en Prades para aplicar el modelo correctamente.

Debido a la inflexibilidad y rigidez de las tablas de crecimiento y producción tradicionales, mucho interés y esfuerzo investigador se ha enfocado recientemente hacia modelos más mecanicistas. Estos modelos simulan procesos biológicos y consisten en las relaciones matemáticas empíricamente derivadas entre una serie de variables independientes y las variables que marcan el crecimiento del rodal. Ejemplos de estos modelos desarrollados para bosques y otros ecosistemas pueden encontrarse en Sollins et al. (1979), Running (1984), Barclay y Hall (1986), Parton et al. (1987), Bossel y Schafer (1989) o Dixon et al. (1990). Aunque los modelos de procesos tienen gran valor heurístico, son modelos muy complejos y la mayoría de ellos no son modelos a nivel de ecosistema y raramente se usan en aplicaciones prácticas en silvicultura. Esto se debe principalmente a que no se sabe suficiente sobre los procesos del ecosistema y sus interacciones para combinarlos en un modelo con el propósito de hacer predicciones exactas del crecimiento del bosque (Mohren y Burkhart, 1994).

Un detallado modelo de simulación de procesos sería el enfoque ideal para simular el crecimiento y rendimiento del bosque, siempre que hubiera un conocimiento más completo de todos los procesos ecológicos implicados en el crecimiento y desarrollo del rodal. Sin embargo, el gran problema de estos modelos es que entre más detallados son (mayor “realismo biológico” incorporado en la estructura del modelo), mayor número y complejidad de datos son necesarios para calibrarlos, con lo que el

coste en tiempo, dinero y personal dedicado a esta actividad normalmente los hace inviables como herramientas de análisis al servicio de los gestores forestales. Estos modelos más realistas proceden de formulaciones teóricas que tratan de describir el ecosistema con el máximo detalle posible. Sin embargo, estos modelos suelen omitir uno o más procesos claves para centrarse en otros, por lo que su utilidad está limitada en cuanto a las cuestiones de manejo forestal que pueden responder (Kimmins, 2004). Dentro de este grupo se encuentra el modelo Q de Agren y Bosatta (1996), que partiendo de conceptos simples es capaz de explicar tanto la evolución de los nutrientes en el suelo como en los árboles o en el conjunto del ecosistema. Este modelo teórico se ha mostrado útil para simular diferentes cuestiones silvícolas en Suecia (Agren e Hyvonen, 2003). También Rolff y Agren (1999) muestran cómo el acortamiento de los turnos y la retirada del árbol completo pueden suponer un descenso a largo plazo del valor de la madera obtenida. Similares conclusiones para los bosques navarros fueron descritas por Blanco et al. (2005) tras utilizar el modelo PINEL. Sin embargo, la gran cantidad y complejidad de los parámetros a determinar reduce en gran parte las posibilidades de utilizar el modelo de Agren y Bosatta (1996) en zonas fuera de las estudiadas por los autores, siendo necesarios intensos trabajos previos para calibrar el modelo. A pesar de ello, su desarrollo teórico del proceso de descomposición es el más evolucionado hasta ahora.

Para evaluar los impactos de distintos escenarios de manejo alternativo a nivel de rodal sobre la productividad a largo plazo, los gestores de recursos forestales necesitan modelos forestales basados en la ecología, ya que para simular los procesos que afectan a una población de árboles, es necesario utilizar los conocimientos disponibles sobre cómo otros elementos del ecosistema (bióticos y abióticos) afectan a esa población. Por este motivo se han desarrollado un tercer tipo de simuladores del crecimiento y desarrollo de los bosques, intentando combinar los puntos fuertes de los otros dos enfoques y así compensar sus debilidades individuales. Estos modelos híbridos utilizan las predicciones de rendimiento (con variables como la producción de biomasa) basándose en datos históricos y las modifican simulando la variación temporal en la competición por recursos naturales, como espacio, luz, nutrientes o agua. En el caso concreto de los modelos forestales, la disponibilidad de nutrientes es el factor más importante de la simulación de

procesos porque es a menudo el factor que mayormente limita el crecimiento del bosque. Además, es el factor que está más sujeto a cambios producidos por las actividades forestales. Sin embargo, la competición por luz y por nutrientes también puede ser un componente central de la simulación del desarrollo del rodal. En los últimos años se han desarrollado muchos modelos que simulan los procesos ecológicos de un bosque, y su uso se está revelando de gran importancia para desarrollar una gestión forestal que busque la sostenibilidad del sistema de explotación. Estas herramientas permiten que sistemas complejos y no lineales sean investigados y los datos conseguidos puedan ser interpretados con más facilidad (Wallman et al., 2002).

Aunque los modelos híbridos se sitúan en un nivel más bajo de realismo que los modelos de procesos puros, estos modelos proporcionan flexibilidad ante los cambios, y evitan la complejidad de los modelos basados únicamente en procesos fisiológicos (Kimmins, 2004). Son los modelos que en la actualidad están volviéndose más populares. Algunos de los ejemplos de modelos más desarrollados en esta “categoría híbrida” que son convenientes para la valoración de los impactos a largo plazo de las actividades sobre la productividad de los rodales incluyen LINKAGES (Pastor y Post 1985), FORECAST (Kimmins et al., 1999) o CENTURY (Parton et al., 1987). En el caso de FORECAST, que se enfoca específicamente en la disponibilidad de nutrientes, simula el manejo ecosistémico del bosque, combinando el uso de modelos tradicionales de crecimiento y producción con modelos de procesos para proporcionar un método de proyectar el rendimiento de biomasa de bosque futuro así como una variedad de otras variables del ecosistema y valores sociales bajo un amplio rango de condiciones de manejo.

Por su parte, CENTURY es un modelo mecanicista basado en datos empíricos y procesos fisiológicos, siendo posiblemente el más complejo de los desarrollados hasta ahora, ya que pretende simular la gran cantidad de procesos e interacciones, especialmente los relacionados con el suelo. Para que funcione el modelo, es necesario determinar gran cantidad de parámetros iniciales, muchos de los cuales no están disponibles o no se miden de forma rutinaria en los trabajos de investigación y gestión forestal. Esto obliga a utilizar muchas asunciones y datos bibliográficos o calculados mediante otros modelos (Landsberg, 2003), lo cual añade

incertidumbre al resultado final. Si se compara con otros modelos, el proceso de descomposición en CENTURY podría considerarse una simplificación de la teoría de Agren y Bosatta (1996), ya que en vez de considerar la hojarasca como un continuo de materia con diferentes grados de calidad, considera cuatro compartimentos, desde la hojarasca recién caída hasta la materia orgánica estable. Con un nivel de complejidad similar se encuentran los modelos SIMA (Makipaa et al., 1998), FORSANA (Grote et al., 1998), CenW (Kirschbaum, 1999) y EFIMOD 2 (Komarov et al., 2003), entre otros. Todos estos modelos han sido utilizados con éxito para simular la evolución del ciclo de nutrientes cuando el bosque se somete a diferentes acciones silvícolas, y parecen ajustarse a los datos observados en las condiciones para las que han sido desarrollados.

El uso de un modelo en la gestión forestal depende de varios factores. En primer lugar, el modelo debe ser adecuado para los objetivos escogidos. Si se pretende explorar el comportamiento de un rodal a largo plazo, el uso de modelos basados en procesos fisiológicos diseñados para simular variaciones en plantas individuales no parece muy adecuado. En segundo lugar, debe ser posible revisar y entender las reglas y principios en los cuales el modelo está basado, a la vez que debe poder probarse el modelo para las condiciones de uso particulares de cada rodal (Wallman et al., 2002). Esta condición implica que la mayoría de los modelos actuales, desarrollados para latitudes altas de América o de Europa, necesitan una comprobación rigurosa en condiciones mediterráneas, subtropicales o tropicales, ya que no suelen contemplar las particularidades de los ecosistemas más meridionales, como una respuesta diferente de la descomposición a las claras (Blanco et al., 2003), o la mayor importancia de la biomasa subterránea en bosques perennes de hoja ancha respecto a los de coníferas. En tercer lugar, debe tenerse en cuenta la escala, tanto espacial como temporal, ya que los modelos difícilmente se integran en escalas diferentes a las empleadas en su desarrollo (Agren et al., 1991). Por último no debe olvidarse que los mejores modelos no son los más complejos, si no los que con un adecuado nivel de acercamiento a la realidad necesitan un esfuerzo asumible para determinar sus parámetros y proporcionan resultados adecuados a la actividad de gestión que se va a llevar a cabo en el bosque.

1.3.1. Algunas aplicaciones actuales del modelo FORECAST

El modelo FORECAST (Kimmins et al., 1999), utilizado en este trabajo, fue originalmente diseñado en los años 70 para los bosques de la costa del Pacífico canadiense por el grupo de Simulación de Ecosistemas Forestales de la Universidad de la Columbia Británica (Vancouver, Canadá). Desde entonces el modelo ha ganado en originalidad y complejidad y se ha aplicado en varios países distintos.

El modelo FORECAST (Kimmins et al., 1999) destaca por su aplicabilidad al estudio de distintas cuestiones relacionadas con el manejo forestal sostenible. Este modelo ha sido utilizado con éxito para simular la acumulación de carbono en bosques boreales (Seely et al., 2002), o para establecer el uso de la materia orgánica del suelo como un criterio de la sostenibilidad relativa de las diferentes alternativas de manejo (Morris et al., 1997). También se ha utilizado para analizar las ventajas e inconvenientes de dos alternativas de plantación (Welham et al., 2002) y para estudiar los efectos de la competencia entre árboles y sotobosque por nutrientes limitantes (Welham et al., 2007). Este modelo ha sido validado frente a datos independientes (Bi et al., 2007; Blanco et al., 2007) y se ha integrado en un proceso jerárquico de toma de decisiones para evaluar a nivel regional estrategias de manejo forestal que integren aspectos sociales, económicos y biológicos (Seely et al., 2004).

FORECAST también se ha utilizado para el estudio del impacto del fuego y las cortas en la productividad a largo plazo en pinares (Wei et al., 2003); para la aplicación de un sistema de apoyo a la decisión que utiliza una jerarquía de modelos espaciales y no espaciales para la evaluación de diferentes estrategias de manejo forestal con múltiples objetivos (Seely et al., 2004). Otros usos incluyen el estudio de la productividad del rodal en choperas sometidas a múltiples turnos de corta a corto plazo en tierras previamente agrícolas, bajo diferentes regímenes de fertilización y competencia del sotobosque en el centro de Canadá (Welham et al., 2007). Además, se han simulado distintos regímenes de fertilización y aclareo en plantaciones de abeto Douglas en el oeste de Vancouver (Canadá occidental) (Blanco et al., 2007). Otras aplicaciones destacadas del modelo en la actualidad, también en sistemas tropicales, semitropicales y boreales se describen en la Tabla 1.

Tabla 1. Aplicaciones actuales del modelo FORECAST.

Tipo de bosque	Zona geográfica	Aplicación	Referencia
Boreal	Canadá norte	Simulación de regeneración en bosques boreales	Blanco et al. (2009)
Semi-boreal	British Columbia, Canadá	Uso de la materia orgánica del suelo como un indicador de sostenibilidad	Seely et al. (2010)
Templado	British Columbia, Canadá	Impacto a largo plazo de la introducción de árboles resistentes a plagas	Schawb et al. (2011)
Templado: Plantaciones de <i>Thuja plicata</i>	British Columbia, Canadá	Importancia de la alelopatía en la producción de madera	Blanco (2007)
Templado: Plantaciones de <i>Pseudotsuga menziesii</i>	British Columbia, Canadá	Efectos ecológicos a largo plazo del manejo intensivo para biomasa	Blanco (2012)
Semi tropical / Templado	China, Canadá	Búsqueda del nivel adecuado de complejidad en modelos forestales	Kimmins et al. (2008)
Semitropical: Plantaciones de <i>Cunninghamia lanceolata</i>	SE de China	Contaminación atmosférica y plantaciones de abeto en China	Blanco et al. (2012) Wei et al. (2012)
Tropical: Plantaciones de <i>Pinus caribaea</i>	Pinar del Río, Cuba	Optimización del sistema de producción de madera	Blanco y González (2010a)
Tropical: Plantaciones de <i>Pinus caribaea</i>	Pinar del Río, Cuba	Efectos ecológicos a largo plazo del manejo intensivo para biomasa	Blanco y González (2010b)
Plantaciones de <i>Phoebe bournei</i>	SE de China	Combinación de <i>Phoebe</i> y abeto chino para aumentar su productividad	Wang et al. (2013)

1.3.2. Otros modelos forestales relacionados con FORECAST

El grupo de simulación del Manejo de Ecosistemas Forestales (F.E.M.S.G.) de la Universidad de la Columbia Británica ha desarrollado durante los pasados 30 años una variedad de modelos ecosistémicos además de FORECAST, con el fin de proporcionar al gestor forestal una “caja de herramientas” entre las que escoger en cada situación. A continuación se proporciona una breve descripción de estos modelos.

FORTOON (Scoullar et al., 1995) es un juego educacional de ordenador que simula el manejo forestal de una plantación de abeto Douglas dividida en ocho rodales. Está basado en el modelo ecosistémico de manejo FORECAST. En este juego el usuario debe mantener seis valores diferentes producidos en el bosque. Debe mantener los puestos de trabajo para la población local, crear riqueza económica para pagar esos puestos de trabajo y mantener el aserradero en funcionamiento con un adecuado suministro de madera. Al mismo tiempo, el usuario debe mantener el hábitat de la fauna del bosque, la fertilidad del suelo y la productividad del rodal. Este modelo ha sido ampliamente utilizado en las prácticas de los estudiantes de ingeniería forestal o formación profesional en silvicultura con gran éxito (Kimmins et al., 2010).

FORCEE es un modelo diseñado para el análisis de rodales complejos, ya lo sean en estructura vertical, horizontal, composición de especies y edades o en la variación espacial de las características del suelo inducidas por la comunidad biológica (Kimmins et al., 2010). FORCEE es un modelo de árbol individual, espacialmente explícito, que funciona a nivel de rodal y con una orientación hacia el manejo forestal. Está basado en la misma filosofía de modelización que el modelo FORECAST, del que es una extensión a escalas más pequeñas. FORCEE es un modelo híbrido en el cual las reglas de simulación están basadas en datos de entrada que describen el crecimiento observado de árboles y sotobosque en varios lugares de contrastada calidad nutricional. FORCEE simula el crecimiento de árboles y sotobosque, basándose en una simulación de la fotosíntesis, el ciclo de nutrientes, la regulación del crecimiento por limitación de nutrientes y la competencia interespecífica por la luz y nutrientes disponibles. FORCEE simula la luz disponible a diferentes alturas y localizaciones en una malla tridimensional de 10x10 cm. Además, en esa misma malla se incorporan datos de producción de hojarasca, y también tiene rutinas que simulan el ciclo de nutrientes, el sotobosque, las capas del suelo, la competición por nutrientes y su limitación al crecimiento, hábitats para fauna, cambio climático y perturbaciones naturales.

POSSIBLE FOREST FUTURES (PFF) es una herramienta pedagógica (similar a FORTOON, pero más compleja) diseñada para explorar el significado de la sostenibilidad en silvicultura. PFF es una extensión de FORECAST a escala de

paisaje. Es un modelo espacialmente explícito en el que las unidades de simulación son los rodales. De esta forma, este modelo analiza situaciones en las que diferentes tipos de bosque coexisten en una misma zona debido a distintas perturbaciones naturales y modelos de manejo. PFF proporciona una visión basada en el conocimiento ecológico de las posibles condiciones futuras del bosque y diversos valores silvícolas y ambientales que podrían obtenerse en el futuro si se somete el bosque a distintas alternativas de manejo a escala de paisaje. El usuario de PFF utiliza una interfaz de fácil manejo, en la que se escoge entre diferentes regiones forestales y distintas alternativas de manejo, estudiando como una selección de variables silvícolas y ambientales varía a lo largo del tiempo.

LLEMS (Local Landscape Ecosystem Management System) es el último de los componentes de esta familia de modelos (Seely et al., 2008). LLEMS está conectado conceptualmente al resto de modelos, y es un desarrollo de FORECAST y PFF. Este modelo ha sido específicamente diseñado para ayudar a los gestores forestales a analizar los impactos a largo plazo que la corta en retención variable puede producir en diversos indicadores de sostenibilidad. LLEMS ha sido desarrollado sobre una plataforma SIG para facilitar la unión entre diferentes modelos ya existentes y datos espaciales procedentes de inventarios, con el objetivo de desarrollar una herramienta de análisis de escenarios de manejo. Esta herramienta está basada en el conocimiento ecológico actual, es espacialmente explícita, y puede ser utilizada en el análisis de una amplia variedad de alternativas de formas de rodal, orientación y estrategias de corta. Este modelo opera a una escala espacial intermedia equivalente a grandes rodales o a un grupo de rodales (de 20 a 2000 hectáreas). El crecimiento del bosque en LLEMS se simula a nivel de píxeles o de grupos de píxeles con características ecológicas similares. Los principales componentes de LLEMS se centran en la simulación de la regeneración, crecimiento y desarrollo del bosque, una interfaz visual de manejo, herramientas para exportar los resultados del modelo a otros sistemas de visualización y la evaluación del riesgo de daños por viento asociado a diferentes diseños. Las características descritas hasta ahora hacen de LLEMS una valiosa herramienta de apoyo a la planificación forestal. Más información puede ser obtenida visitando la página web del FEMSG (<http://www.forestry.ubc.ca/ecomodels/>)

1.4. UTILIDAD DE LOS MODELOS FORESTALES PARA EL DESARROLLO DE UNA GESTION FORESTAL SOSTENIBLE

El desafío actual en el manejo forestal es la planificación a varias escalas geográficas de suministros sostenibles de madera y otros valores forestales, a la vez que se preserva la integridad del ecosistema forestal. Este paradigma de la silvicultura moderna propone un cambio en las estrategias de manejo tradicionales, pasando de un manejo enfocado en árboles o rodales individuales a un manejo del paisaje como conjunto. Por lo tanto, el verdadero manejo ecosistémico (o silvicultura ecológica, diseñada para utilizar los recursos forestales sólo en la medida en que la composición, función y estructura de los ecosistemas forestales no estén amenazadas), tiende a operar a escalas espaciales y temporales mucho más grandes que las practicas silvícolas tradicionales, aunque algunos tipos de prácticas ecosistémicas se han aconsejado a nivel de rodal (Korzukhin et al., 1996; Kimmins et al., 2010).

El manejo forestal ecosistémico requiere: (1) determinar las opciones de manejo para un amplio rango de escalas espaciales; (2) predecir los efectos a largo plazo de las acciones de manejo; (3) entender los efectos del manejo sobre la diversidad biológica; (4) predecir la influencia de los componentes específicos (por ejemplo, legados biológicos, comunidades del sotobosque) sobre el sistema mayor; (5) proyectar la dinámica poblacional de un amplio rango de especies; (6) comparar perturbaciones naturales frente a perturbaciones de origen humano y (7) determinar la influencia climática global sobre bosques específicos. Sin embargo, todas estas demandas están caracterizadas por una complejidad extraordinaria, una disponibilidad limitada de hipótesis mecanicistas y una escasez de datos con los que evaluar estas hipótesis (Galindo-Leal y Bunnell, 1995). Además, la gran complejidad inherente en los estudios realizados a nivel de ecosistema, en los que multitud de componentes bióticos y abióticos se entrelazan, se multiplica a la hora de estudiar ecosistemas forestales, ya que los períodos de estudio son necesariamente mucho más largos que en otras ciencias biológicas, como la agricultura. Por este motivo, el uso de modelos ecosistémicos puede ser una herramienta muy buena para sustituir complicados y costosos diseños experimentales, y para guiar la investigación de una forma más efectiva (Kimmins et al., 2010). Claros ejemplos de esta utilidad de los

modelos como sintetizadores de información a nivel de ecosistema son los trabajos realizados por Bi et al. (2007) para analizar las causas del descenso de la productividad en plantaciones de abetos en China, o por Blanco(2007), quien estudió la importancia de la simulación de interacciones alelopáticas en ecosistemas con fuerte presencia de sotobosques de ericáceas.

Las perturbaciones naturales (plagas de insectos, fuegos, vientos huracanados) o artificiales (fuegos, manejo forestal) operan simultáneamente en más de una escala temporal o espacial, generando un complejo mosaico de paisajes forestales que a su vez influyen en la regeneración de los bosques (Wei et al., 2003). Debido a esto, la única forma de evaluar los impactos a largo plazo sobre grandes áreas con diferentes regímenes de perturbaciones a nivel de paisaje es por medio de simulaciones (Shugart, 1998). La modelización de procesos ecológicos a nivel de paisaje se alimenta de los datos recogidos en silvicultura, biología, geografía y teledetección. Los avances en la capacidad de los equipos informáticos, la reducción de los costes de estos equipos y del software utilizado en las aplicaciones SIG y teledetección proporcionan los fundamentos para el tipo de simulación espacial que se presentan en este capítulo, pero a su vez los modelos espaciales deben estar basados en la simulación de los procesos ecológicos del bosque.

1.4.1. Dificultad para obtener datos relacionados con la parte subterránea del sotobosque

La parte subterránea del bosque es una de las más importantes del ecosistema, ya que es donde se acumulan y reservan la mayoría de nutrientes como el nitrógeno (en la materia orgánica del suelo), o el fósforo, potasio, calcio, magnesio, etc. (en la materia orgánica pero también en el suelo mineral) (Kimmins, 2004). Además, el suelo forestal es de donde mayoritariamente los árboles obtienen sus nutrientes. Por lo tanto, es muy importante conocer la disponibilidad de nutrientes en los suelos forestales. Sin embargo, el estudio de la parte subterránea del suelo presenta muchas dificultades que hacen que sea caro y lento realizar la investigación que pueda estimar la cantidad de biomasa y los flujos de nutrientes subterráneos. Por ello, el objeto de la realización del presente trabajo es obtener conclusiones sobre

cómo afecta la modificación de una serie de variables a la forma en que el modelo FORECAST simula dos ecosistemas forestales del Pirineo Navarro.

Debido a la falta de estudios sobre la parte subterránea de pinos silvestres de dicha zona, el procedimiento seguido ha sido la recopilación de información de estudios en otras zonas para con estos datos y su calibración en FORECAST, poder sacar conclusiones sobre qué variable de las que se han modificado afecta más al ecosistema para después centrarnos en su estudio.

1.4.2. Importancia de los análisis de sensibilidad en el uso de modelos ecosistémicos

El análisis de sensibilidad de un modelo consiste en estudiar el efecto de las variaciones de los valores que toman los parámetros y las condiciones iniciales sobre el comportamiento de la dinámica representada por el modelo. El objetivo primordial de este tipo de análisis es comprobar la estabilidad del modelo examinando la variación que se produce en los resultados cuando se realizan modificaciones sistemáticas en un rango de interés sobre los parámetros de entrada. Esa respuesta del modelo a perturbaciones en sus parámetros y condiciones iniciales permite aumentar nuestra comprensión del comportamiento del modelo (y por ende de su capacidad de representar la realidad para un fin dado) y le confiere una mayor validez al mismo.

El análisis de sensibilidad ayuda a predecir los resultados futuros si se modifica alguna variable del ecosistema. Las conclusiones de estos análisis deben servir para conocer el grado de eficacia del modelo, pudiendo ser empleadas para perfeccionarlo desde un punto de vista conceptual, optimizando el esquema teórico que lo sustenta, o bien, como suele ser habitual, el análisis de sensibilidad está basado exclusivamente en los datos, de tal manera que los resultados son utilizados para examinar la incertidumbre asociada a los parámetros de entrada del modelo.

El análisis de sensibilidad, es un método de análisis de la incertidumbre, se utiliza para identificar las fuentes de incertidumbre en los parámetros del modelo (Saltelli y Bolado, 1998).

Una incapacidad para comprender completamente y representar los procesos del sistema que está siendo modelado, puede causar incertidumbres en la estructura del modelo y las formulaciones. La incertidumbre es causada principalmente por la simplificación y la formulación de la realidad durante el desarrollo del modelo, así como la estimación de parámetros mientras se aplica un modelo (Clark, 2003; Li y Wu, 2006; Nuttle et al., 2009). La incertidumbre también puede deberse a la pobre disponibilidad y calidad de los datos de parametrización. Además no sólo debemos cuantificar la incertidumbre, sino que es más importante, reducirla mediante el examen de sus fuentes.

A continuación se mencionan algunos ejemplos de análisis de sensibilidad de modelos ecosistémicos:

- Zhou et al.(2008), realizaron el análisis del modelo Triplex-Fux, que es un modelo simple basado en el proceso de intercambio de carbono. Su validación sugiere que el modelo es capaz de capturar variaciones diurnas y patrones de Producción Primaria Neta (PP) para un bosque viejo de abetos negros en el centro de Canadá, pero no logró simular los picos de PPN observados durante las estaciones de crecimiento desde 1994 a 1997.
- Wang et al.(2013) modificaron el modelo de ecosistema CENTURY 4,5 que es un modelo que simula interacciones de C, N, P y S en cultivos, pastizales y ecosistemas forestales con perturbaciones naturales y prácticas de manejo. El estudio se realizó en Wisconsin (USA) y determinó que el modelo es más sensible a los factores que consisten en efectos de la temperatura sobre la producción potencial, así como la deposición de N y fijación de N no simbiótica.
- Rodriguez-Suarez et al.(2010) aplicaron el modelo 3PG a una plantación de eucalipto globulus en el noroeste de España. El modelo se utilizó para estimar h (crecimiento en altura) y el crecimiento DAP (diámetro de los árboles), y determinó que el modelo es válido para el estudio de las dos variables mencionadas pero es sensible a los diferentes factores de sitio.

- Blanco et al.(2005)implementaron un modelo basado en procesos de ciclo de nutrientes para evaluar los cambios temporales en la dinámica de nutrientes en los ecosistemas forestales con y sin manejo. El modelo describe los principales flujos de nutrientes en el rodal: hojarasca, descomposición, retranslocación y la captación y tipo de administración de raíz. El estudio se realizó en el Pirineo occidental (Navarra, España) y determinó que la sostenibilidad de las prácticas forestales es fuertemente dependiente del sitio, y que el N y P son particularmente sensibles a la sobreexplotación. Este modelo es una herramienta útil para predecir los cambios a corto plazo en las reservas de nutrientes, así como para evaluar los posibles efectos negativos de la aplicación de las prescripciones de adelgazamiento sobre la sostenibilidad a largo plazo de los bosques del Pirineo occidental.

2. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo fin de carrera es proporcionar una primera valoración de la sensibilidad del modelo de simulación de ecosistemas forestales FORECAST frente a los parámetros que definen los flujos de nutrientes en la parte subterránea del ecosistema. Esta información proporcionará indicaciones sobre la forma más efectiva para después realizar una calibración adecuada y eficiente para la simulación del crecimiento de los bosques del Pirineo Navarro. Para cumplir este objetivo general, los objetivos concretos a realizar son:

1. Realizar una revisión bibliográfica detallada de las publicaciones sobre la parte subterránea de ecosistemas de pino silvestre.
2. Escoger unos parámetros clave para caracterizar los flujos de N en el suelo y determinar sus rangos de variabilidad.
3. Simular con el modelo FORECAST distintos escenarios que utilicen los valores de los parámetros clave, para observar sus efectos en una serie de variables objetivo.
4. Analizar las posibles formas en las que los parámetros clave afectan al resultado de las simulaciones de crecimiento de los árboles.
5. Proporcionar unas recomendaciones sobre calibración futura del modelo para las condiciones del Pirineo navarro.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. LOCALIDADES DE ESTUDIO

3.1.1 Características del *Pinus sylvestris* L.

A) Biología

De contorno cónico piramidal cuando es joven, el *Pinus sylvestris* L. se vuelve irregular al envejecer, en función del viento, la insolación, etc. Arraiga con un poderoso conjunto de raíz primaria y secundaria, y estas últimas son especialmente vigorosas en terreno rocoso. Puede alcanzar 30 o 40 metros en sus sitios más favorables. Su tronco cilíndrico y recto exhibe corteza grisácea en la parte inferior, pero debido a su rápido crecimiento se exfolia en los dos tercios superiores, los cuales manifiestan tonos rojizos muy característicos. Las ramas bajas son casi horizontales, mientras que las superiores son oblicuas o ascendentes. Como especie heliófila, va auto eliminando sus ramas poco iluminadas cuando crece en espesura.

Sus acículas aparecen en el extremo de braquiblastos, por parejas y alcanzan de 3 a 6 cm; después de proporcionar al árbol un color verde glauco muy peculiar, caen a los 3-5 años. Las flores masculinas amarillentas sin esporio, agrupadas en espiguitas densas, dan gran cantidad de polen que disemina el viento. Por el contrario, los conos floríferos femeninos van solos o emparejados, primero dirigidos hacia arriba y luego péndulos. No se transforman en piñas hasta el año siguiente de su aparición. Florece de mayo a junio y también las piñas se abren en primavera. Dan piñones todos los años, aunque en cantidad irregular. Se regenera por semilla y germina en cualquier tipo de terreno, hasta el más pobre. El pino albar, que exige para su

desarrollo mucha luz, puede llegar a vivir 400 o 500 años. Es una de las especies forestales pirenaicas más apreciadas y también una de las más antiguas, puesto que se han encontrado fósiles desde el periodo Plioceno. En la mitad occidental del Pirineo hallamos exclusivamente la variedad *Pyrenaica* Svob, bien caracterizada por su follaje verde oscuro (Ruiz de la Torre, 1979).

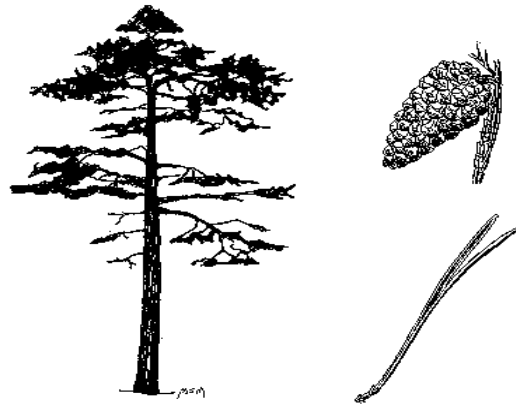


Figura 1. Porte, frutos y acículas del *Pinus sylvestris* L.

B) Área de distribución

Es el pino de área más vasta puesto que cubre gran parte de Europa y Asia, desde la Península Ibérica y Escocia hasta Manchuria, desde Escandinavia hasta la Sierra Nevada española. Dentro de sus dominios es árbol de llanura en latitudes medias y altas, pero en la Europa meridional escala los sistemas montañosos. A sus tres grandes zonas peninsulares (Pirineos, Sistema Ibérico y Sistema central), se unen pequeñas manchas como por ejemplo, las que cubren las faldas alavesas del Monte Gorbea. Además, a estos bosques espontáneos conviene añadir actualmente grandes masas de repoblación.

En Navarra, el pino silvestre se extiende por las estribaciones pirenaicas submediterráneas, al este del meridiano de Pamplona. Junto a los óptimos pinares roncaleses y salacencos alcanza por el oeste los valles de Ezcabarte, Odieta, Oláibar y Ezcaba; presenta avanzadillas septentrionales hasta Quinto Real y llega por el sur hasta laderas solanas de la Sierra de Izco, Montes de Leoz, Uzquita, Iracheta y Olleta. Además, ha sido introducido en otros puntos del territorio navarro como son Mañeru, rasos de Urbasa, etc (Elósegui et al., 1980).

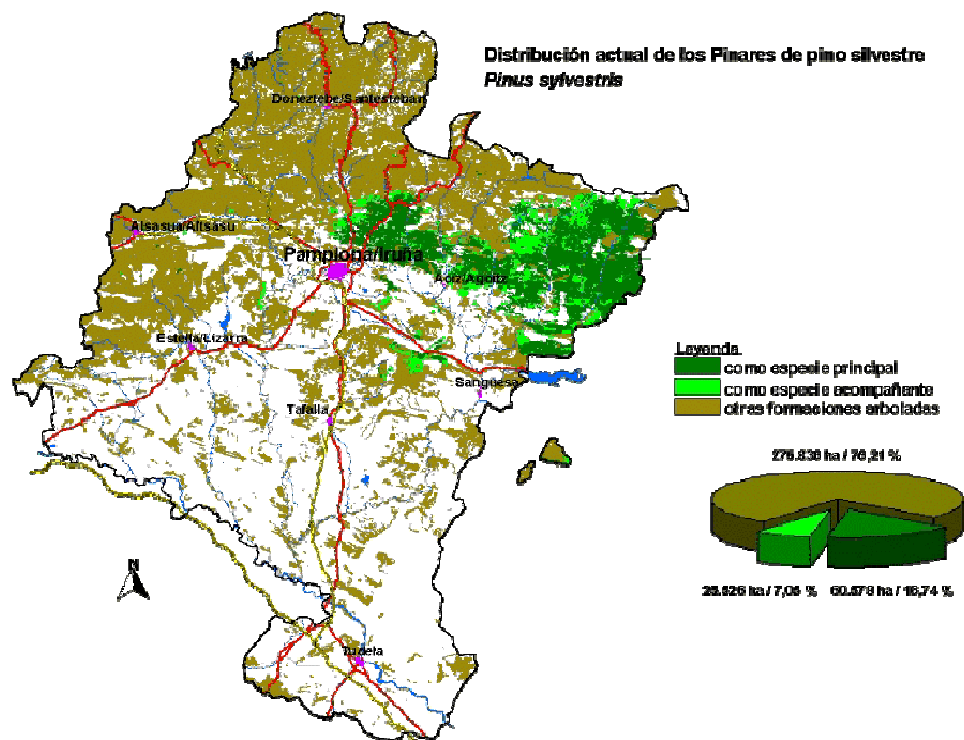


Figura 2. Distribución del *Pinus sylvestris* L. en Navarra (S.I.T.Na, 2001).

C) Ecología

Como especie indiferente al tipo de suelo, puede vivir desde los substratos más pedregosos hasta los más profundos y húmedos. Sin embargo, en el Pirineo oscense y navarro predomina sobre terrenos calizos y básicos (flysh, etc.). En lo concerniente al clima prefiere las modalidades continentales: cielo despejado, atmósfera seca, lluvias torrenciales superiores a 800 mm anuales, etc. Resiste bien las heladas (aun tardías), la nieve y el viento; rehúye las brumas y niebla, y prefiere las zonas soleadas. Su extraordinaria capacidad

colonizadora va ligada, probablemente, a micorrizas asociadas a sus raíces (Elósegui et al., 1980).

D) Estructura del bosque

Normalmente se pueden distinguir cuatro estratos: arbóreo, arbustivo, herbáceo y muscinal. El primero, entre 20 y 40 m, no es demasiado denso y suele ser únicamente de pino, aunque en Navarra no es raro ver hayas aisladas o formando grupos, así como algún illón, tilos, robles, servales, etc. En el estrato arbustivo es fundamentalmente el boj, al que se asocian otras especies como *Coronilla emerus*, *Viburnum lantana*, el gorrillón (*Crataegus monogyna*), el astigarro (*Acer campestre*), etc. Bajo bosque espeso, las hierbas forman un tapiz bastante discontinuo que no llega a cubrir ni la mitad del suelo. Destacar las primaveras (*Primula veris*), la hierba del hígado (*Anemone hepática*), leguminosas como el *Lathyrus montanus*, gramíneas como *Anthoxanthum odoratum*, una verónica (*Verónica officinalis*), la lechetrezna (*Euphorbia amygdaloides*), más otras especies propias del hayedo y roble pubescente (Aizpuru et al., 1999a).

3.1.2 Descripción de las áreas de estudio

Las zonas de estudio corresponden a dos localidades diferentes de la Comunidad Foral de Navarra y son masas naturales de pino silvestre no explotadas desde hace 40 años, pertenecientes al Concejo de Aspuz y Ayuntamiento de Garde respectivamente.

A) Zonas y Comarcas

Según el estudio geográfico realizado por Alfredo Floristán, basado en criterios varios, aunque esencialmente geográficos, nuestras localidades de estudio (Garde y Aspuz) pertenecen ambas a los Valles Transversales

Pirenaicos, zona situada al Noreste de Navarra, si bien es preciso subrayar que la de Aspurz se encuentra muy próxima a la limítrofe Cuenca de Aoiz-Lumbier, situada al Sur de dichos Valles (Sola, 1999).

Las parcelas de **Garde**, situadas en el paraje de “Krutxillaga”, pertenecen administrativamente al Municipio de Garde y al Partido Judicial de Aoiz, geográficamente se encuentra en el Valle del Roncal. Están ubicadas en el monte nº 115 del C.U.P. de Navarra. La ordenación del monte comunal de Garde se realizó en el año 1997, estableciéndose el tipo de ordenación por rodales. La masa objeto de la experiencia es un latizal regular, surgido de la aplicación con éxito de cortas a hecho por bosquetes realizadas a principios de los años sesenta. Con anterioridad al establecimiento del sitio de ensayo no se ha realizado ningún tratamiento silvícola.

Las parcelas de **Aspurz**, situadas en el paraje de “La Sierra” se encuentran próximas al pueblo con el mismo nombre, el cual pertenece administrativamente al Municipio de Navascués y al Partido Judicial de Aoiz, enmarcándose geográficamente en la zona del Almiradío de Navascués. Están ubicadas en el monte de Arriba, Abajo e Idocorri, nº 168, 169 y 171 del C.U.P. de Navarra en el Cuartel U, Tramo I, Subtramo 26. La masa objeto de la experiencia es un latizal regular surgido de la aplicación con éxito de cortas a hecho por fajas.

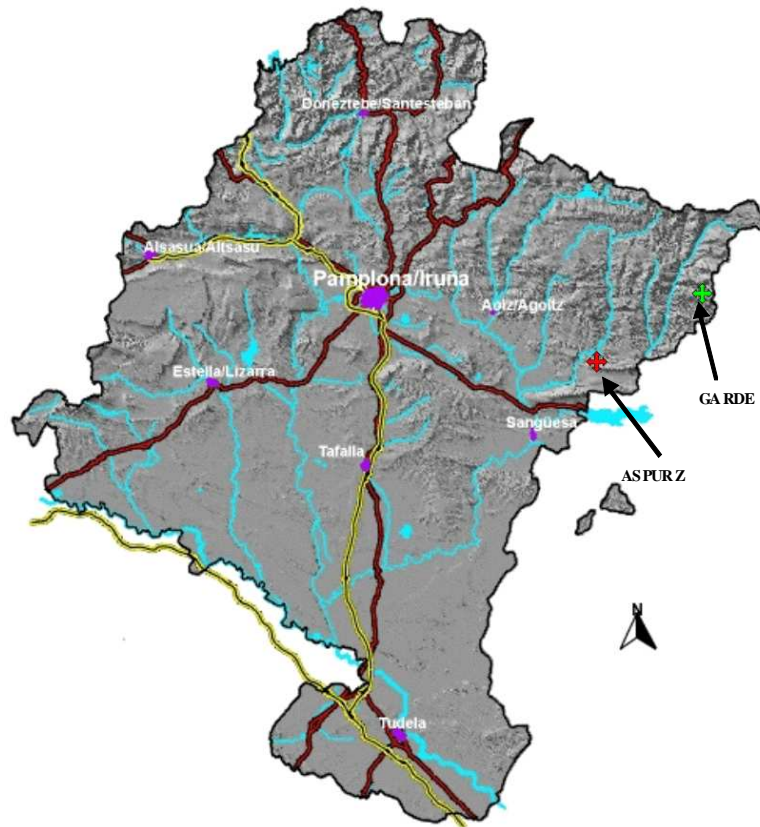


Figura 3. Localización de Garde (punto verde), y Aspuz (punto rojo) en la Comunidad Foral de Navarra.

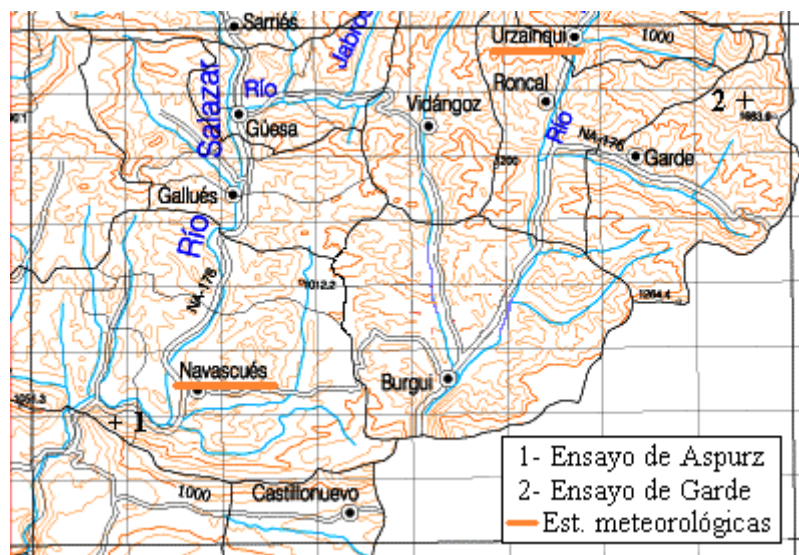


Figura 4. Localización de las parcelas en las localidades de Aspuz (1) y Garde (2), así como de las estaciones meteorológicas, dentro de los Valles Transversales Pirenaicos.

B) Geología

- *Dominios Tectónicos.* De las tres grandes unidades tectónicas existentes en Navarra: el Pirineo, la Depresión del Ebro y la Cordillera ibérica, tanto a Garde como a Aspurz, como al resto de la zona montañosa de Navarra, les corresponde la del Pirineo.
- *Dominios Geológicos.* De los tres dominios geológicos principales agrupados en franjas en Navarra, a las localidades de estudio les corresponde la franja central ocupada por materiales del Paleoceno-Eoceno de cobertura marina.
- *Roca madre.* Las parcelas de **Garde** se asientan sobre una roca madre formada por flysch (un sedimento marino integrado por alternando entre sí estratos poco espesos de arcillas o margas y de areniscas) del Terciario, Eoceno, Medio, Luteciense, Medio (Puigdefábregas et al., 1978). Las parcelas de **Aspurz** se encuentran situada sobre calizas del Terciario, Eoceno, Inferior, Ilerdiense (Puigdefábregas et al., 1978). Lo representan en las sierras de Illón-Idocorry y Leire calcarenitas de biofacies nerítica correspondiente a la zona interior de la plataforma. En ambas sierras forman las extensas áreas calizas que destacan en el relieve formando frecuentemente superficies estructurales. Se caracterizan por la abundancia de alveolinas, que permiten diferenciarlas de las calizas del Thanetiense.

C) Suelos

Las características principales de los suelos de las parcelas estudiadas se describen a continuación.

Aspurz

Coordenadas: 42° 42'31" N - 1° 8'40" W

Pendiente: 7%

Cota:642 m

Material originario: Flysch

Régimen de humedad:Udico

Régimen térmico:Mésico

Tipo genético:USDA : Alfisol - Udalf - Hapludalf lítico;

FAO: Alisol haplico

Tabla 2a. Descripción de los horizontes del suelo de Aspurz.

Hor.	Prof. (cm)	Descripción
A	0 – 10	Color en húmedo pardo muy oscuro (10YR2/2) y en seco pardo (7.5YR5/3). Estructura granular, moderada, fina y muy fina. Textura franco arenosa. Abundantes raíces de muy diversos tamaños. Algún signo de actividad biológica, canales, micelio de hongos, etc. Límite gradual.
B	10 – 45	Color en húmedo pardo amarillento oscuro (10YR4/4), en seco pardo claro (7.5YR5/3). Estructura en bloques, poliédrica subangular, débil, media rompiendo en fina y muy fina. Textura franco arenosa. Cutanes de iluviación en las caras de los agregados. Menos raíces que en el horizonte superior pero más gruesas. Escasa actividad biológica. Límite brusco.
R	45 +	Alternancia de arcillas y areniscas.

Tabla 2b. Características físico químicas de los horizontes del suelo de Aspuz. V= Saturación en bases; C.C.T.= Capacidad de cambio total. Dap = Densidad aparente; CE = Conductividad eléctrica.

Hor	Prof cm	pH 1:2. 5 H ₂ O	pH 1:2.5 KCl	CE μ S /cm 25°C	Dap gr/cc	CCT meq/ 100g	V %	Ca meq/ 100g	Mg meq/ 100g	Na meq/ 100g	K meq/ 100g	M.O %	C oxid %	N %	P ppm	C/N
A	0-10	5,4	4,4	186	0,96	14,21	40	4,62	0,89	0,06	0,21	6,50	3,77	0,18	28,74	20,9 4
B	10-45	5,5	4,65	108	1,31	7,21	44	2,45	0,58	0,07	0,11	1,14	0,66	0,15	11,05	4,40



Figura 5. Calicata en Aspuz

Perfil desarrollado sobre roca madre de flysch, en el que se ha considerado un primer horizonte A de 10 cm de espesor, con un color pardo. Este horizonte, superficial, es un Epipedón Ochrico, debido a que presenta un espesor menor de 10 cm. Por debajo de éste, tiene un horizonte B mineral subsuperficial, este horizonte es Argílico, de acumulación de arcilla iluvial, cuyo límite inferior se encuentra a 45 cm. de profundidad, tiene un color pardo claro. A partir de los 45 cm, se encuentra roca de arenisca perteneciente al flysch. El límite inferior de este horizonte se desconoce.

En este perfil, el porcentaje de saturación en bases oscila entre el 40 % del primer horizonte y el 44 % del segundo. De los cationes que forman el complejo de cambio, el calcio se encuentra en mayor cantidad, hasta casi cinco veces más que el magnesio. El potasio y el sodio aparecen en menores cantidades.

El contenido de materia orgánica en el suelo disminuye en profundidad, así como el fósforo y el carbono, pero el nitrógeno tiene valores similares en los dos horizontes. La misma evolución que la materia orgánica sigue la relación C/N que pasa de 20,94 en el primer horizonte a 4,40 en el segundo horizonte

Garde

Coordenadas: 42° 48'50'' N - 0° 52'30'' W

Pendiente: 40%

Cota: 1335 m

Material original: Flysch

Régimen de humedad: Údico

Régimen térmico: Mésico

Tipo genético: USDA: Inceptisol - Udept - Dystrudept típico

FAO: Cambisol dístico

Tabla 3a Descripción de los horizontes del suelo de Garde.

<i>Hor.</i>	<i>Prof. (cm)</i>	<i>Descripción</i>
A	0 - 15	Color en húmedo pardo oscuro (10YR3/3) y en seco pardo (10YR5/3). Estructura granular, fuerte y fina. Textura franca. Ocasionales cantos de arenisca. Algún canal de actividad biológica. Abundante cantidad de raíces de todos los tamaños. Límite gradual.
B	15 - 35	Color en húmedo pardo amarillento oscuro (10YR3/6), en seco pardo (7.5YR5/3). Estructura en bloques, poliédrica subangular fuerte, de media a fina. Textura franco arcillosa. Cutanes de iluviación en las caras de los agregados. Frecuentes raíces muy finas y alguna gruesa. Cantos de arenisca más abundantes que en el horizonte anterior, muchos de ellos fuertemente alterados, se rompen fácilmente. Galerías gruesas y muy gruesas que corresponden a raíces muertas. Límite claro.
C	35 - 60	Color en húmedo pardo amarillento oscuro (10YR3/4) y pardo amarillento claro (10YR6/4) en seco. Sin estructura aparente. Muy abundantes cantos de arenisca parcialmente alterados. Textura franco arcillosa. Libre prácticamente de raíces. Límite neto y ondulado.
R	60 +	Alternancia de arcillas y areniscas.

Tabla 3b. Características físico químicas de los horizontes del suelo de Garde. V= Saturación en bases; C.C.T.= Capacidad de cambio total. Dap = Densidad aparente; CE = Conductividad eléctrica.

Hor	Prof cm	pH 1:2. 5 H ₂ O	pH 1:2.5 KCl	CE μ S/c m 25°C	Dap gr/cc	CCT meq/ 100g	V %	Ca meq/ 100g	Mg meq/ 100g	Na meq/ 100g	K meq/ 100g	M.O %	C oxid %	N %	P ppm	C/N
A	0 - 10	5,48	4,40	105	0,76	23,33	49	8,96	1,90	0,05	0,50	8,64	5,01	0,33	17,69	15,18
B	10 - 45	6,00	4,65	85	1,26	19,70	42	7,18	0,80	0,04	0,14	3,05	1,77	0,23	6,63	7,70
C	35 - 60	6,40	5,00	72	0,71	22,64	46	9,33	0,87	0,14	0,11	1,88	1,09	0,16	14,02	6,81

Este perfil se ha desarrollado sobre una roca madre de flysch, que ya hemos explicado en el anterior perfil. Se ha considerado un primer horizonte A de 15 cm de espesor, en el que se da la incorporación de material orgánico humificado, con un color pardo.

Por debajo de éste, tiene un horizonte B mineral subsuperficial cuyo límite inferior alcanza los 35 cm. de profundidad, tiene un color pardo. A pesar de aparecer cutanes de iluviación no es un horizonte argílico porque la relación arcilla del horizonte B frente a la arcilla del horizonte A, es menor de 1,2. Este horizonte B descansa sobre un horizonte C formado por elementos de la roca madre alterada, que llega hasta los 60 cm. de profundidad, es de color pardo, al igual que los anteriores horizontes. A partir de los 60 cm. se encuentra roca de arenisca que forma parte de una capa de las que se compone el flysch, la roca madre del suelo de las parcelas de estudio. El límite inferior de este horizonte se desconoce.

En este perfil el porcentaje de saturación en bases oscila entre el 48 % del primer horizonte y el 41 % del segundo, con lo que el complejo de cambio no se encuentra muy saturado. El calcio se encuentra en mayor cantidad, casi cinco veces más, que el siguiente catión que es el magnesio, y aparece en mayor cantidad en el tercer horizonte, al igual que el sodio. Este elemento va aumentando en profundidad, todo lo contrario que el potasio que disminuye. El magnesio tiene su mayor cantidad en el primer horizonte mientras que en el tercer horizonte tiene mayor cantidad que en el segundo. El valor de materia orgánica va disminuyendo pasa de 8,64 % en el horizonte superior, al 3,05 % en el segundo horizonte y 1,88% en el tercer horizonte. La relación C/N sigue la misma tendencia que la materia orgánica. En cuanto al fósforo, el valor más alto se encuentra en el primer horizonte con 17,69 ppm. En el segundo horizonte aparece una disminución muy acusada y baja hasta 6,63 ppm, para volver a aumentar en el tercer horizonte hasta 14,02 ppm.



Figura 6. Calicata de Garde

D) Meteorología y Climatología

- *Precipitaciones.* La cantidad de precipitaciones está en relación directa con su cercanía al Cantábrico, la orientación, y la altitud de la zona montañosa. Nuestras localidades se encuentran relativamente lejanas de dicho océano en comparación con otras zonas de Navarra, por lo que están poco expuestas a las trayectorias usuales de las borrascas Atlánticas, debiéndose las precipitaciones recibidas en gran medida a su altitud como zona montañosa. Las parcelas de Garde se sitúan a unos 1.250 m de altitud, y reciben unos 1.200-1.400 mm de agua al año aproximadamente. Sin embargo, Aspuz, al estar enmarcado en una altitud de 650 m recibe muchas menos precipitaciones, en torno a 800-900 mm. En lo referente a las precipitaciones, es fundamental la orientación de las parcelas. Las masas de aire que penetran desde el Atlántico, tienen que salvar las divisorias de aguas de dichos Valles Transversales; luego, al elevarse, las masas de aire se inestabilizan por el frío (efecto Fohen), precipitando en las caras septentrionales de las laderas, y no en las meridionales puesto

que el aire se calienta al descender (Floristán, 1995c). Las dos localidades de trabajo están expuestas en gran medida a dichas precipitaciones, ya que se orientan al norte (Aspurz) y noroeste (Garde).

- *Temperaturas.* En cuanto a la oscilación térmica es mayor cuanto más nos alejamos del Golfo de Vizcaya, y si además añadimos que las temperaturas disminuyen al aumentar la altitud (gradiente térmico vertical), nos encontramos con que nuestras parcelas se encuentran cercanas a las zonas más frías de Navarra (especialmente Garde), y con más contrastes o continentalidad por su lejanía con el océano (Floristán, 1995c). La temperatura media anual en Aspurz es 12,1 °C, con una temperatura media de máximas de 20,8 °C y una media de mínimas de 4,8 °C; mientras que para Garde la temperatura media es de 8,2 °C, la media de máximas es 16,7 °C y la media de mínimas es 0,9 °C (Sola, 1999). Las heladas serán importantes en Garde especialmente en zonas desarboladas o con poca densidad del arbolado, mientras que los índices de aridez serán más patentes en Aspurz.
- *Datos específicos de las estaciones meteorológicas próximas.* Con el objeto de conocer más profundamente las características climáticas locales de nuestras parcelas, se estudiaron las variables ambientales de pluviometría y temperatura ambiental de algunas estaciones meteorológicas próximas a las parcelas.

En el caso de las parcelas de Aspurz, se estudiaron los datos meteorológicos de la estación de Navascués, situada a una distancia física relativamente pequeña, y a una altitud similar. En el caso de Garde, son varias las estaciones meteorológicas que pueden estudiarse, pero unas presentan el inconveniente de su distanciamiento físico, y las que no, se encuentran a diferente altitud. Finalmente se optó por la estación de Urzainqui, situada cerca de las parcelas de Garde, pero a mucha menos altitud. El hecho de que las parcelas de trabajo se encuentren a mayor altitud que la estación implica mayor pluviometría y temperaturas ambientales más bajas. Tal y como se puede observar en el gráfico de la

figura 7, en Garde llueve más que en Aspurz y además las temperaturas son más bajas. En los meses estivales de verano, es cuando las diferencias de pluviometría entre ambas localidades son menores, y sin embargo las diferencias de temperatura son mayores.

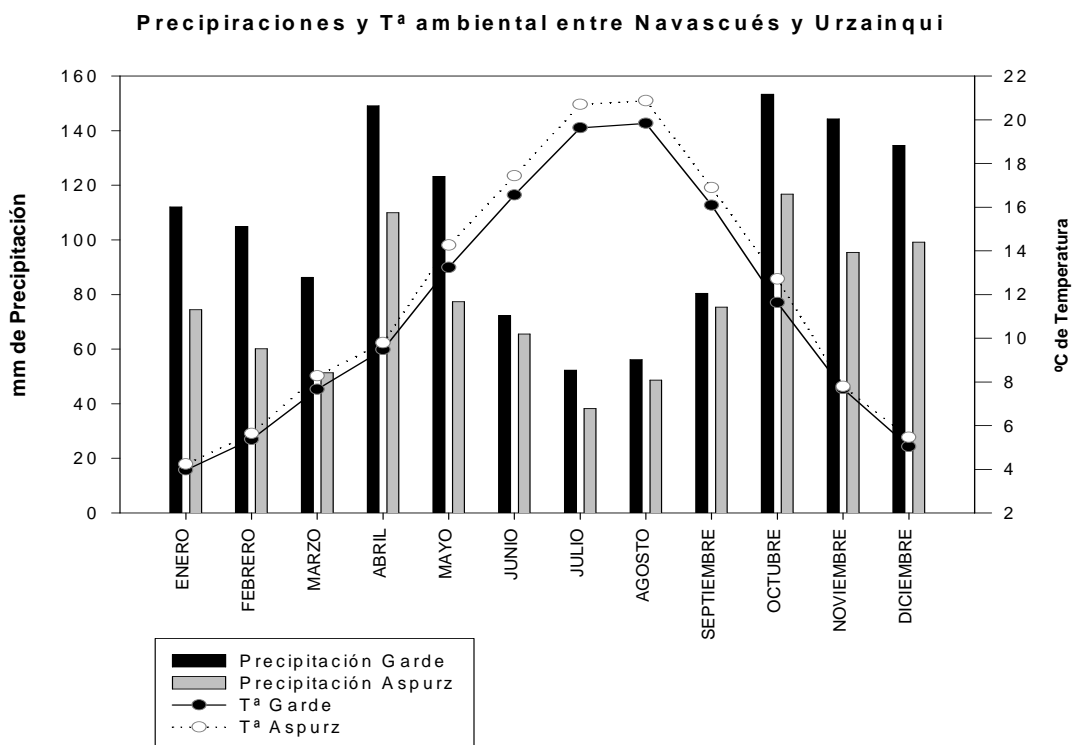


Figura 7. Comparación de las variables meteorológicas de precipitación y temperatura ambiental en Aspurz y Garde, a partir de series de datos de estaciones meteorológicas cercanas.



Figura 8. Vista panorámica de las parcelas de Garde.



Figura 9. Vista panorámica de las parcelas de Aspurz.

3.1.3. Diseño experimental

Las parcelas de estudio fueron establecidas por medio del proyecto I.N.I.A. – Gobierno de Navarra “Estudio y construcción de unas tablas de producción de silvicultura variable para masas naturales de *Pinus sylvestris*L. y establecimiento de sitios de ensayo en la Comunidad Foral de Navarra”, proyecto SC96-078. Este proyecto seleccionó dos localidades de estudio (Aspurz y Garde) con unas características representativas del 75% de los bosques de pino silvestre en Navarra. En cada una de las localidades se estableció un diseño de bloques aleatorizados con tres repeticiones. Cada bloque comprende una parcela testigo y dos correspondientes a cada tratamiento de claras a ensayar, siendo cada parcela de forma rectangular de 30 x 40 m, según la normativa de la Unión Internacional de Organizaciones de Investigación Forestal (I.U.F.R.O.). Cada parcela está rodeada por una banda perimetral de al menos 5 m de anchura, en la cual se aplicó el mismo tratamiento que a la parcela, evitando así efectos de borde.

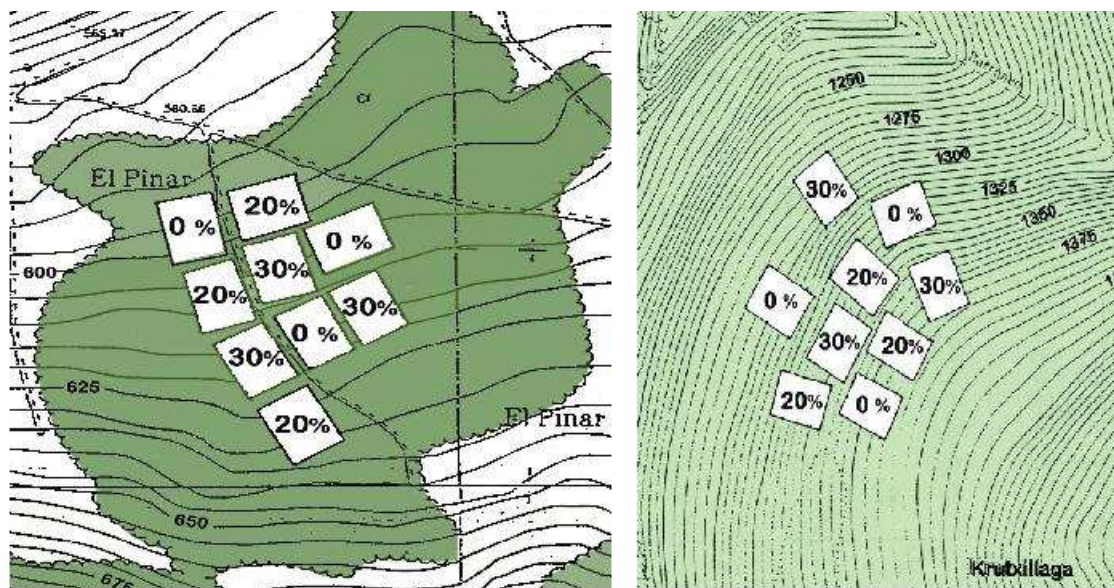


Figura 10. Disposición de las parcelas experimentales en Aspurz (izquierda) y Garde (derecha).

Durante la realización del proyecto SC96-078 se procedió a la numeración correlativa de todos los ejemplares de pino silvestre así como a la señalización de la

altura normal (1,30 m) mediante una T invertida. Los árboles borde quedaron señalados mediante una T invertida, sin número. En cada parcela se procedió, durante los años 1996 a 1998, a la inventariación diamétrica de todos los individuos (obteniéndose los diámetros normales ortogonales expresados en milímetros), a la clasificación de los árboles según clases sociológicas (dominantes, codominantes, intermedios dominados y secos), según clases de fuste (rectos y limpios, ligeramente defectuosos y defectuosos) y según las clases de copa (buena formación, ligeramente defectuosa y defectuosa) así como la presencia de daños en los árboles. También se recogieron otros datos de interés, como el número de pies por hectárea, la clasificación diamétrica de los mismos (con una amplitud de rango de 5 cm), el diámetro cuadrático medio dominante, la altura media y dominante y el área basimétrica.

Los tratamientos silvícolas que se realizaron en Garde en Agosto de 1999 y en Aspurz en Noviembre del mismo año fueron los siguientes:

- **Tratamiento A:** Testigo sin tratamiento.
- **Tratamiento B:** clara baja moderada, con corta del estrato dominado principalmente y algunos pies co-dominantes o dominantes mal formados. El peso de la clara está alrededor de un 80% del área basimétrica residual, eliminándose en torno a un 20% del área basimétrica inicial.
- **Tratamiento C:** clara mixta fuerte, con corta de pies del estrato dominado y algunos del estrato intermedio, así como de aquellos co-dominantes y dominantes mal formados. El peso de la clara está alrededor de un 70% del área basimétrica residual, eliminándose en torno al 30% del área basimétrica inicial.

Además, en Aspurz se procedió a una segunda clara en 2008, en la que se repitieron los tratamientos en las mismas parcelas, excepto en las parcelas con un

tratamiento C, en las que se aumentó la intensidad de clara al 40% del área basimétrica.

Tabla 4. Variables forestales medias de los diferentes tratamientos (Blanco, 2004)

VARIABLES	TRATAMIENTOS					
	ASPURZ			GARDE		
	Testigo	Clara 20%	Clara 30%	Testigo	Clara 20%	Clara 30%
EDAD EN 1999	32	32	32	37	37	37
CALIDAD	I	I	I	III	III	III
MASA ANTES DE LA CLARA						
Nº de pies/ha (N)	3500	3808	4814	3555	2933	3203
Altura dominante (Ho) m	15,2	15,1	15,0	14,0	14,3	14,6
Altura media (Hg) m	12,9	12,9	12,5	10,9	11,6	11,5
Diámetro dominante (Do) cm	25,0	23,2	21,4	24,9	25,0	25,4
Diámetro medio (Dg) cm	12,7	11,6	10,6	13,3	14,4	13,7
Área basimétrica (AB) m ² /ha	42,1	40,0	41,6	49,0	47,4	47,0
Volumen (V) m ³ c.c./ha	294,6	266,2	251,5	292,9	292,7	284,6
Crecimiento medio (V/edad) m ³ c.c./ha.año	9,2	8,9	7,9	7,9	7,9	7,7
Volumen del árbol medio (V/N) dm ³	92,4	75,1	54,3	83,6	101,6	89,0
Índice de Hart (S) %	11,4	10,8	9,7	12,0	13,0	12,1
Relación de esbeltez (f)	105	114	122	81	88	91
MASA EXTRAÍDA						
Nº de pies/ha (N _e)	-	1622	2619	-	1236	1725
Altura media (Hg) m	-	13,3	13,1	-	-	-
Diámetro medio (Dg _e) cm	-	8,1	7,9	-	10,0	10,3
Área basimétrica (AB _e) m ² /ha	-	8,2	12,6	-	9,6	14,3
Volumen (V) m ³ c.c./ha	-	32,0	43,7	-	46,3	71,6
Volumen del árbol medio (V/N) dm ³	-	20,3	17,7	-	37,9	41,6
Relación de esbeltez (f)	-	165	163	-	-	-
MASA DESPUÉS DE LA CLARA						
Nº de pies/ha (N)	3500	2186	1295	3555	1697	1478
Altura dominante (Ho) m	15,2	15,1	15,0	14,0	14,3	14,6
Altura media (Hg) m	12,9	14,0	13,8	10,9	12,8	13,3
Diámetro dominante (Do) cm	25,0	23,2	21,4	24,9	25,0	25,4
Diámetro medio (Dg) cm	12,7	13,7	13,1	13,3	17,0	16,7
Área basimétrica (AB) m ² /ha	42,1	31,8	29,0	49,0	37,8	32,7
Volumen (V) m ³ c.c./ha	294,6	234,2	207,8	292,9	246,4	213,0
Crecimiento medio (V/edad) m ³ c.c./ha.año	9,2	7,3	6,5	7,9	6,6	5,8
Volumen del árbol medio (V/N) dm ³	92,4	108,5	98,7	83,6	148,7	144,2
Índice de Hart (S) %	10,7	14,3	14,4	12,0	17,1	17,9
Relación de esbeltez (f)	105	102	106	81	81	76

3.2. BÚSQUEDA BIBLIOGRÁFICA

La primera acción de este trabajo consistió en realizar una búsqueda bibliográfica sobre documentos científicos relacionados con el pino silvestre.

3.2.1. Bases de datos consultadas

Para la realización de este trabajo se han consultado las siguientes bases de datos desde la página web de la Biblioteca de la Universidad Pública de Navarra:

- Multidisciplinares:
 - Scopus
 - Swetswise
 - Ingenta
 - Isi web of knowledge
 - Sciverse
 - SpringerLink
 - Dialnet
 - CSIC
 - Science direct
 - Taylor&Francis
- Repositorios:
 - Academica-E
 - Recolecta
 - E-ciencia
 - Treballs academics UPC
 - DRIVER

- Recercat
- Libros
- Tesis doctorales
- Monografías
- Revistas
- Congresos

3.2.2. Palabras clave utilizadas

La búsqueda se centró primero en los documentos relacionados con el pino albar. Para ello, primero se hizo una búsqueda general que incluyó todos los documentos en los que estuvieran alguna de estas palabras clave:

- Pino albar
- Pino royo
- Pino rojo
- Pino silvestre
- Pinus sylvestris
- Pin sylvestre
- Pinu gorria
- Lergorria
- Pi roig
- Scot pine
- Scots pine
- Scottish pine

Una vez localizados todos los documentos con alguna de las palabras anteriores, se seleccionaron entre ellos los que a su vez tenían algunas de estas palabras:

- | | |
|---------------|-----------|
| - Crecimiento | - Growth |
| - Producción | - Yield |
| - Volumen | - Volume |
| - Biomasa | - Biomass |

- Altura dominante - Top height
- Edad - Age
- Dosel arbóreo - Canopy
- Masa foliar - Foliage biomass
- Masa de tronco - Stem biomass
- Masa de raíces - Root biomass
- Masa de ramas - Branch biomass
- Masa de frutos - Cone biomass
- Densidad de rodal - Stand density
- Mortalidad - Mortality
- Fotosíntesis - Photosynthesis
- Concentración de nutrientes - Nutrient concentration
- Nitrógeno - Nitrogen
- Fósforo - Phosphorus
- Carbono - Carbon
- Fijación - Fixation
- Retranslocación - Retranslocation
- Resorción - Resorption
- Pluviolavado - Throughfall
- Desfronde - Litterfall
- Mantillo - Litter
- Descomposición - Decomposition
- Absorción - Uptake
- Humus - Humus
- Capacidad de Intercambio Catiónico - Cation Exchange Capacity
- Meteorización - Weathering
- Escorrentía - Seepage
- Acículas - Needles
- Esperanza de vida - Life span
- Tocón - Stump
- Árboles muertos - Snags
- Troncos - Logs
- Semillas - Seeds
- Regeneración - Regeneration

- | | |
|--------------------------|----------------------|
| - Supervivencia | - Survival |
| - Precipitación | - Precipitation |
| - Deposición | - Deposition |
| - Tasa de descomposición | - Decomposition rate |
| - Tasa de descomposición | - Decay rate |
| - Textura del suelo | - Soil texture |
| - Perturbación | - Disturbance |
| - Distribución | - Distribution |

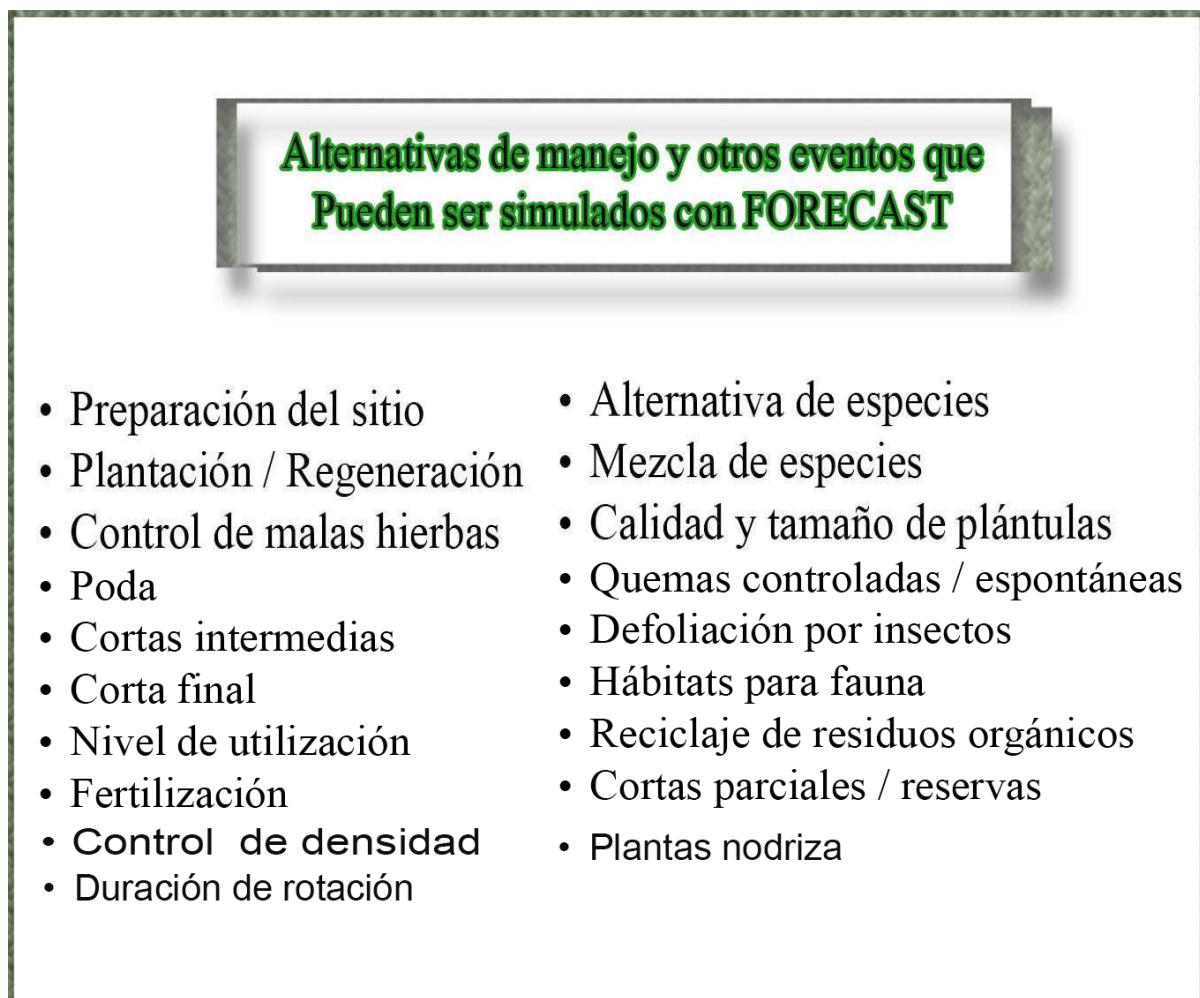
3.3. EL MODELO DE MANEJO FORESTAL A NIVEL ECOSISTÉMICO FORECAST

3.3.1. Qué es FORECAST

FORCAST significa “Valoración de cambio forestal y medioambiental (**FOR**estry and **Environmental Change AS**essment). Es un simulador no espacial de crecimiento forestal a nivel de rodal, diseñado para evaluar la sostenibilidad del manejo forestal y sus valores sociales durante rotaciones múltiples bajo una variedad de manejos y regímenes de perturbación naturales definidos por el usuario. Es un modelo híbrido de simulación, ya que emplea una combinación de datos empíricos que definen cómo un bosque ha crecido en el pasado con datos empíricos y ecológicos de procesos que le permiten pronosticar cómo los valores predichos por el modelo histórico podrían cambiar en el futuro bajo condiciones de crecimiento diferentes a las pasadas.

Debido a que es un modelo a nivel de ecosistema, los datos necesarios para calibrarlo son más numerosos que en los modelos tradicionales de crecimiento y producción. Se necesitan datos de altura, densidad del rodal, distribución de tamaños dentro del rodal, acumulación de biomasa, concentración de nutrientes en los distintos componentes de la biomasa, entradas de nutrientes en el ecosistema (deposición atmosférica, mineralización), lavado foliar, tasas de producción de hojarasca, adaptación fotosintética del follaje y otra información variada sobre propiedades físicas o químicas del rodal en una secuencia de lugares que varían en la calidad del sitio.

Siendo un modelo de manejo forestal, FORECAST puede simular una amplia variedad de prácticas silvícolas diferentes, incluyendo fertilización, cortas parciales, podas, aclareos, manejo de rodales mixtos, etc. Perturbaciones como fuego o defoliación por insectos también pueden ser simuladas. El uso intencional principal de FORECAST es la valoración de la sostenibilidad de rodales homogéneos durante rotaciones múltiples. Su objetivo primario es proporcionar una herramienta de decisión para usar en: la certificación del manejo sostenible de bosques homogéneos y la comparación de las posibles consecuencias de manejos alternativos en rodales homogéneos.



Alternativas de manejo y otros eventos que Pueden ser simulados con FORECAST

- Preparación del sitio
- Plantación / Regeneración
- Control de malas hierbas
- Poda
- Cortas intermedias
- Corta final
- Nivel de utilización
- Fertilización
- Control de densidad
- Duración de rotación
- Alternativa de especies
- Mezcla de especies
- Calidad y tamaño de plántulas
- Quemadas controladas / espontáneas
- Defoliación por insectos
- Hábitats para fauna
- Reciclaje de residuos orgánicos
- Cortas parciales / reservas
- Plantas nodriza

Figura 11. Posibilidades de simulación con FORECAST

FORECAST tiene la habilidad, con los datos de calibración apropiados, de pronosticar valores futuros de:

- Biomasa de árbol, crecimiento, contenido de nutrientes y rendimientos de aprovechamiento de madera.
- Materia orgánica del suelo, cantidad de nutrientes y fertilidad.
- El crecimiento de biomasa del sotobosque y su contenido de nutrientes.
- Vías principales de reciclaje de nutrientes y salidas de nutrientes del ecosistema.
- Presupuesto de carbono del ecosistema y su almacenamiento.
- La economía, eficacia de energía y puestos de empleo a nivel de rodal.
- Algunas interpretaciones limitadas de hábitat de fauna.

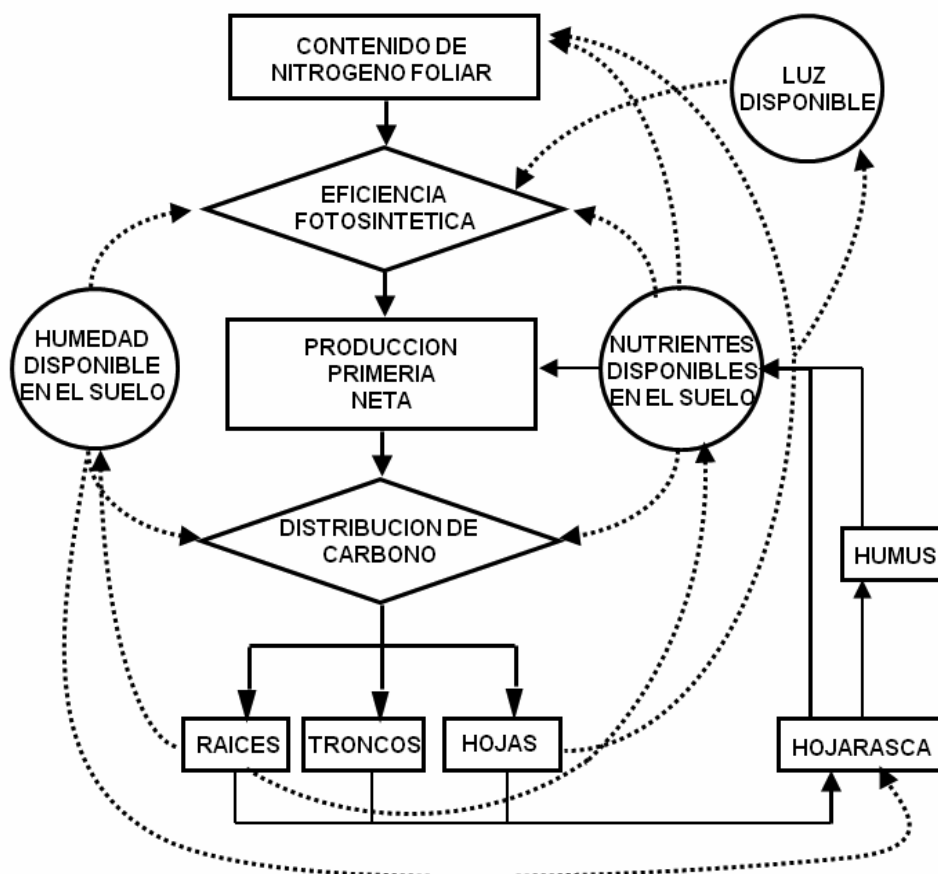


Figura 12. Representación esquemática de los procesos clave (rombos), interacciones (líneas de puntos), flujos de masa (líneas continuas) y reservorios

(rectángulos) de los distintos componentes del ecosistema simulados en FORECAST (ver Kimmins et al., 1999, 2010, para una descripción detallada).

3.3.2. Flujo de información en el modelo

La Figura 13 muestra el flujo de los archivos y programas que contiene este modelo de manejo ecosistémico, a través de los cuales fluye la información. Los datos básicos empíricos (Figura 14: TREEDATA, PLANTDATA, BRYODATA, y SOILDATA) alimentan los programas de inicio (TREEGROW, PLANTGROW, BRYOGROW, y SOILS), que realizan todos los cálculos requeridos para establecer un juego de reglas de simulación y valores (en los archivos *TRND) para varias condiciones de los procesos que se usan en el programa de ECOSYSTEM y simular el manejo del ecosistema.

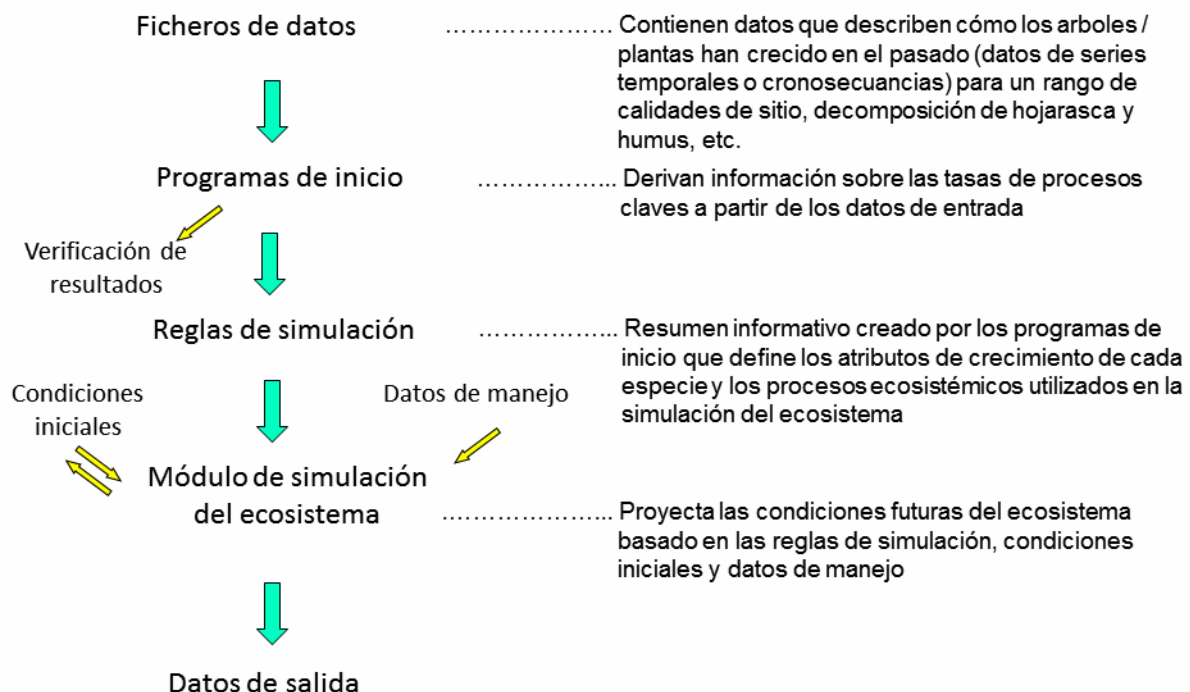


Figura 13. Flujo de información en el modelo

El fichero SOILDATA también produce un archivo (INITSTATE) que, usado junto con un recorrido especial ECOSYSTEM, resulta en una descripción de los valores iniciales para la materia orgánica y los inventarios de nutrientes para iniciar las futuras simulaciones (el archivo ECOSTATE). La simulación del ecosistema realizada por ECOSYSTEM está bajo el mando del archivo ECODATA y prescribe las varias opciones de manejo y duración de las simulaciones que se desea imponer en el ecosistema. Después se generan los archivos de salida para ver e imprimir los resultados que generó el programa de simulación del ecosistema ECOSYSTEM.

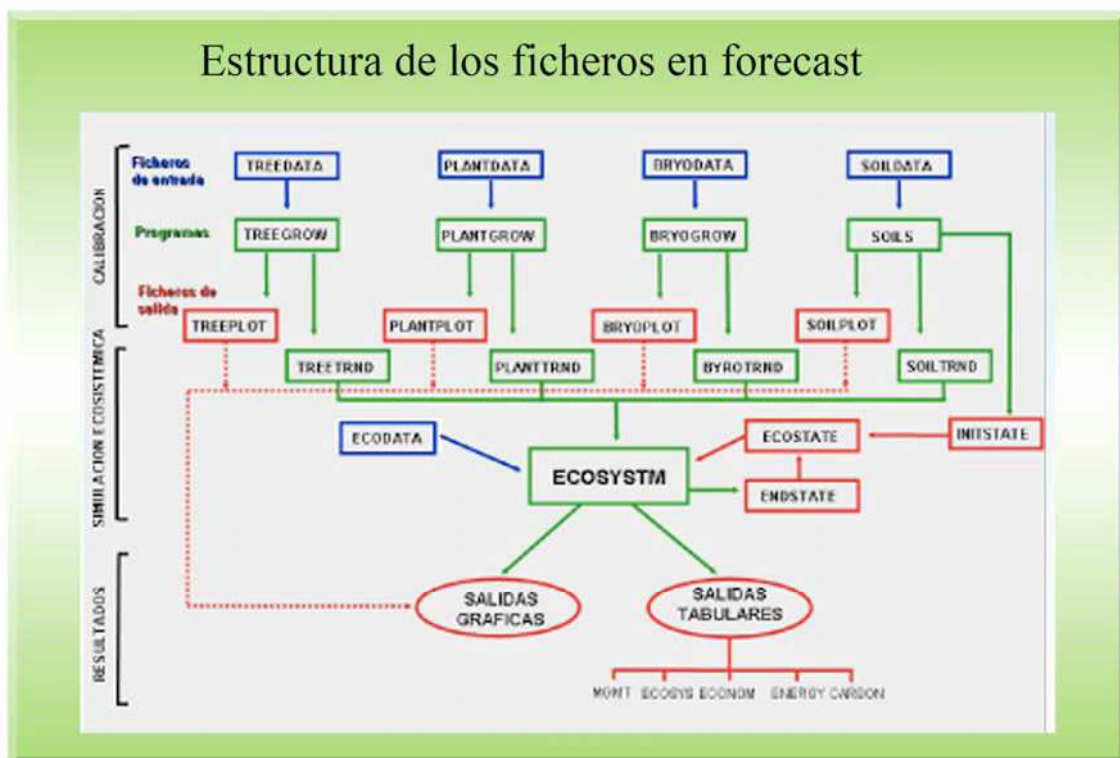


Figura 14. Estructura general del modelo

Los datos requeridos para la calibración del modelo se perfilan en el Manual del Usuario de FORCYTE-11 (el modelo predecesor de FORECAST Kimmins et al.,1999) y en la Ayuda de FORECAST. Se dirige el desarrollo de índices o coeficientes para los varios procesos del ecosistema dentro del propio modelo. Por tanto, el modelo representa o es capaz de representar, una gran variedad de procesos del ecosistema y actividades de manejo (Figura 14).

Se pueden obtener, de una secuencia cronológica de rodales en sitios que varían en calidad nutritiva, una variedad de información del rodal y de las propiedades físicas y químicas del suelo. Al proporcionar datos empíricos que demuestran diferentes niveles de proceso y diferentes estrategias de crecimiento con disponibilidad de nutrientes variables (es decir, datos de los sitios variando en la calidad del mismo en cuanto a nutrientes), el modelo puede simular producción y asignación del carbono en respuesta a los cambios inducidos por el manejo en la disponibilidad de recursos del suelo.

3.3.3. La estructura general del modelo FORECAST

El modelo FORECAST se estructura en tres principales componentes: la calibración del modelo, la simulación de escenarios de gestión y el análisis de los escenarios.

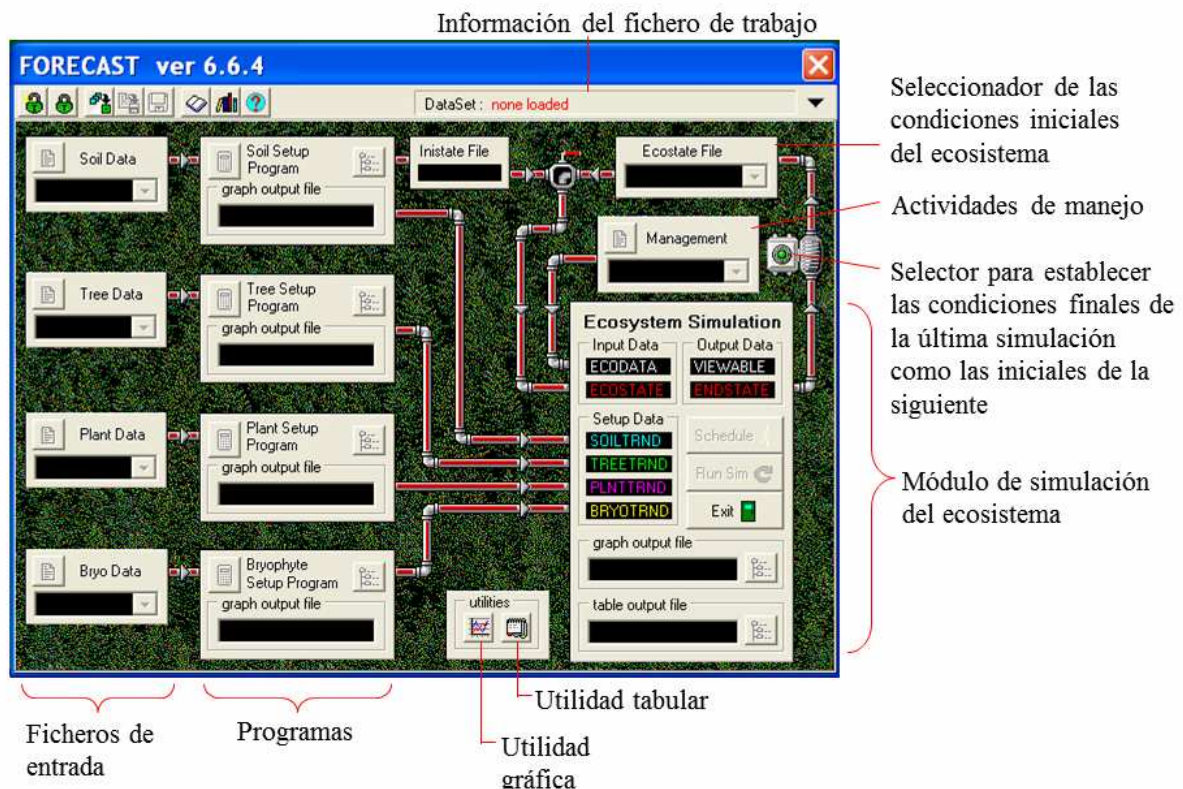


Figura 15. Interfaz de usuario, archivos y programas que constituyen FORECAST

A) Calibración del modelo

El proceso de calibración también tiene tres componentes principales:

- 1- Datos de entrada que describen cómo han crecido en el pasado los árboles, plantas, arbustos y briofitas y que constituyen lo que se denomina "el bioassay histórico". Los datos adicionales definen las concentraciones de nutrientes en los tejidos de los mismos, respuesta de la planta a la luz y procesos del suelo.
- 2- Los programas estiman a partir del bioassay histórico y los otros datos de entrada, un juego de reglas de simulación y tasas de procesos.
- 3- Rendimiento empírico con que se monitorean los aspectos del proceso de calibración y un archivo que contiene las reglas de simulación y tasas de los procesos para el traslado al programa de Simulación de Ecosistema.

B) La Simulación del Ecosistema (escenarios de gestión)

La simulación de la respuesta del ecosistema forestal a una variedad de prácticas de manejo y los regímenes de perturbación naturales, basada en las reglas de simulación y tasas de los procesos definidas por los datos de entrada y derivado por los programas de inicio. Constituye la simulación de diferentes manejos y escenarios de perturbación naturales.

C) El análisis de los escenarios

El rendimiento de simulación del ecosistema se analiza gráficamente y en forma tabular. Los pronósticos de la futura estructura del bosque y función del ecosistema, y de varios valores sociales, se comparan para el manejo de distintos rodales y los escenarios de perturbación naturales. Las comparaciones de escenarios múltiples forman la base de las salidas gráficas de FORECAST.

3.3.4. Los archivos de entrada

Los datos necesarios para usar el modelo son sustanciales, y mucho más grandes que en modelos o tablas de crecimiento y producción. Se obtienen los datos descritos para una variedad de sitios que varían en la fertilidad del suelo. Normalmente se usan datos de tres calidades de sitios, cada una con un estado nutricional diferente. FORECAST usa datos basados en los procesos del suelo y en el crecimiento del árbol o planta de sitios con estado nutritivo diferente, para formular las reglas de simulación correspondiendo a la respuesta de crecimiento del árbol y la planta y los procesos del suelo, a los cambios en la fertilidad del sitio causados por el manejo o la perturbación natural.

A) Datos de suelo (Soil data)

Los principales datos de este fichero son las entradas de nutrientes por la lluvia, lixiviación foliar (optativo) y otras fuentes naturales; las diversas formas de nitrógeno; y varios datos adicionales y optativos del suelo (por ejemplo, tasa de cambio de fósforo en el suelo mineral) son usados en el programa de Simulación de Ecosistema para establecer el equilibrio geoquímico del sitio, la tasa de reciclaje de nutrientes en el ciclo de nutrientes biogeoquímico (dentro del ecosistema) y para simular las tendencias de la materia orgánica del suelo. Archivo de calibración, son datos sobre las tasas de descomposición de hojarasca, madera, y otros tipos de materia orgánica, la descomposición de humus, las capacidades intercambio catiónico del suelo. Los datos utilizados para calibrar el modelo para las condiciones de Aspuz y Garde se recogieron de Blanco (2004) y Blanco et al. (2005, 2011).

B) Datos del árbol (Tree data)

Los principales datos de entrada, en este fichero, son los siguientes:

- Acumulación de biomasa mientras envejece el rodal, para los componentes de la biomasa tales como las hojas, las ramas, la corteza, el tronco, las raíces.
- Tasas de transferencias de la biomasa a hojarasca.

- Concentraciones de nutrientes en estos componentes.
- Datos de altura del árbol.
- Densidad del rodal.
- Frecuencia de tamaño de troncos.
- Existencia de luz debajo del dosel como una función de biomasa del follaje.
- Datos sobre la respuesta fotosintética de follaje adaptado a la sombra y pleno luz solar, a variaciones en la intensidad de luz.
- Datos que definen el envejecimiento de la biomasa (por ejemplo, la conversión de (madera blanda) albura a duramen (madera dura) y hojarasca (por ejemplo, número de años de retención de las hojas en especies siempre verdes; tiempo de retención de las ramas muertas en el tronco del árbol).
- Datos que definen la producción de raíces finas.
- Datos que definen cuanto de la fotosíntesis anual de una especie perennifolia ocurre en un momento en el cual los competidores caducifolios no tienen ninguna hoja, y como el crecimiento en altura es afectado por el efecto de la sombra.

Estos datos se usan para calcular la función primordial del modelo para el crecimiento del árbol (la Eficacia de Nitrógeno de Follaje Corregido por la Sombra o ENFCS), asignación del carbono entre distintos componentes de biomasa, y luego el efecto de los cambios en la disponibilidad de nutrientes, la asignación de crecimiento por hectárea entre los diferentes árboles individuales diferentes, la demanda de absorción de nutrientes y el reciclaje interno, la fijación simbiótica de nitrógeno, hojarasca y la producción de raíces finas, y varias otras reglas de simulación. Los datos para calibrar el modelo para los árboles se obtuvieron de Blanco (2004) y Blanco et al. (2005, 2006b, 2008).

C) Datos de sotobosque (Plant data)

Los datos en este archivo son muy similares a los datos en el fichero de Datos del Árbol con las excepciones de que se definen menos compartimientos de biomasa y no hay necesidad de datos sobre plantas individuales (es decir, cambio en el número de árboles por hectárea con la edad; la frecuencia de tamaño del tallo con la edad). Los datos para calibrar el modelo para simular el sotobosque se obtuvieron de Blanco (2004) y Blanco et al. (2005).

D) Datos de Briofitas (Bryophyte data)

FORECAST tiene una representación muy simplificada del crecimiento de briofitas, y como consecuencia, los requisitos de datos de entrada son correspondientemente simples. En las simulaciones utilizadas en este trabajo no se incluyó este componente del ecosistema.

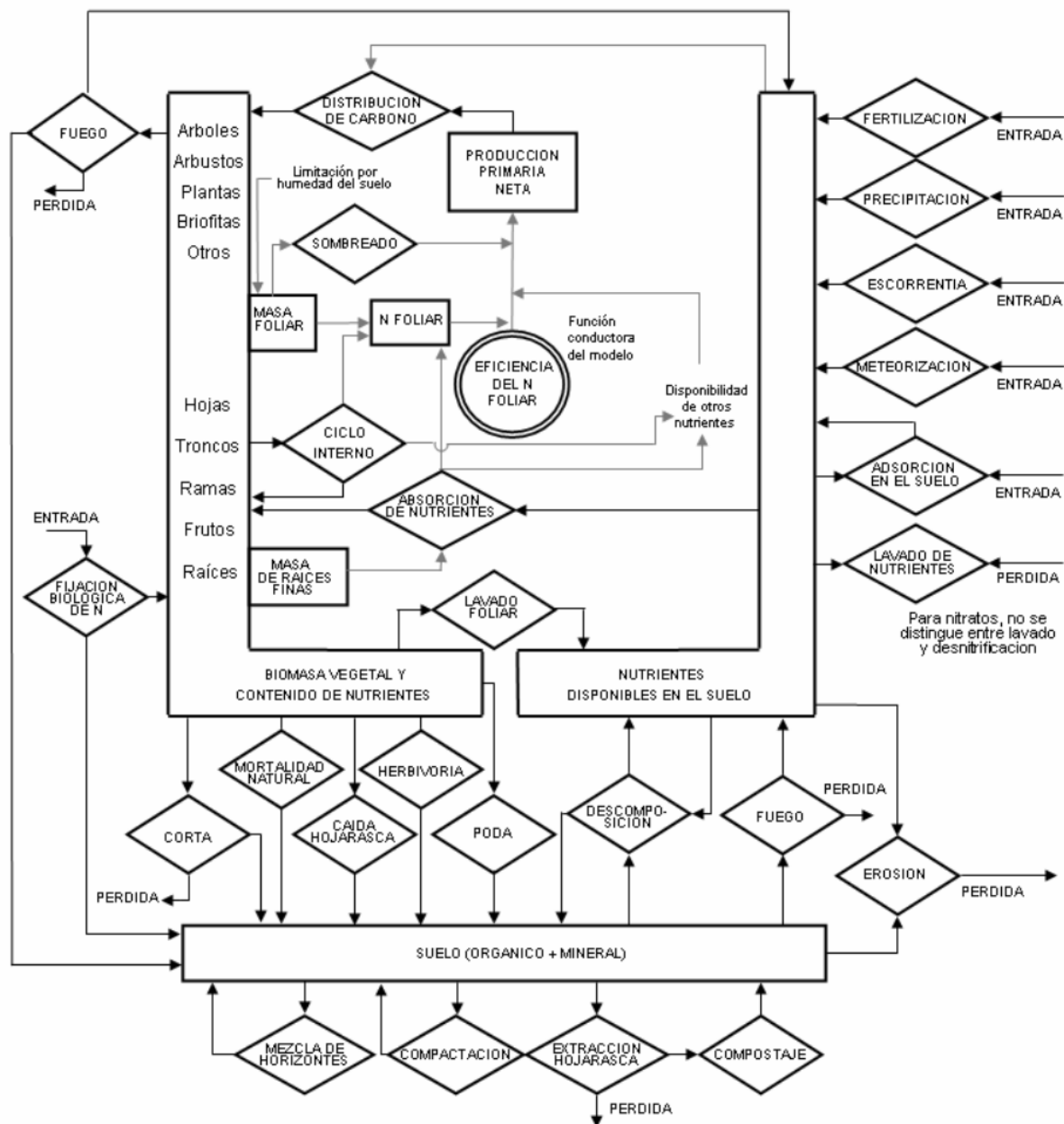


Figura 16. Representación del ciclo de nutrientes en FORECAST. Los rombos representan procesos del ciclo biogeoquímico, y los rectángulos representan los reservorios de nutrientes simulados por el modelo.

3.3.5. Los programas de inicio (Setup program)

Hay un programa separado para cada componente del ecosistema: suelo, árboles, plantas, y briofitas. Las funciones de estos programas son las siguientes:

- 1- Tomar los valores, de forma cronológica, de las variables dados en los ficheros de entrada para proporcionar un buen funcionamiento de la simulación del ecosistema.
- 2- Pasar el conjunto de reglas de simulación que se derivan de estas funciones y otros datos, junto con las funciones primordiales y las varias tasas de los procesos involucrados, al Programa de Simulación de Ecosistema. En el Manual de Usuarios se presenta una descripción detallada de los programas principales que también está incorporado en los archivos de Ayuda de FORECAST.

3.3.6. Los archivos de salida

Se producen dos tipos de archivo por cada uno de los cuatro programas de inicio cada vez que estos se corren.

- 1- El archivo de *TRND que contiene todas las reglas de simulación y tasas de los procesos extraídos de los datos de entrada por los programas de inicio. Son archivos, binarios compilados, que pasan los datos de inicio al programa de simulación del ecosistema. Los datos de *TRND son inaccesibles al usuario.
- 2- El archivo de *PLOT que incluye una presentación de tendencias en el tiempo en variables basados en:
 - datos de entrada funcionales
 - combinaciones de datos de entrada que se han usado para simular otras variables que no se representan en los datos de entrada.

Los archivos de *PLOT permiten al usuario acceder a los datos en sus archivos respectivos de *TRND. Los usuarios pueden evaluar los resultados producidos por la rutina del programa de inicio y ven que efectos tenían en sus datos de entrada. Los usuarios también pueden determinar en qué medida las reglas de simulación basadas en las combinaciones de datos de entrada, representan otro ecosistema y procesos de la planta.

El programa de simulación de Ecosistema también produce sus propios archivos *PLOT, Ecoplot.ept. Este archivo contiene los resultados gráficos del programa de simulación de ecosistema que actúa en los datos de entrada recibidos de:

- Los programas de inicio (vía los cuatro archivos de *TRND).
- La condición del ecosistema al inicio de la simulación (del archivo Ecostate.ecs)
- El escenario de manejo o perturbación natural definido por el usuario que está siendo simulado (del archivo de Ecodata.edt).

3.3.7. Archivo de datos de manejo (Ecodata.edt)

Este archivo le da la oportunidad al usuario de describir la composición de la comunidad de árboles y plantas, activar o desactivar los procesos de retroalimentación de nutrientes, definir el régimen de perturbación natural y el régimen de manejo que serán representados en la simulación del ecosistema. El usuario define qué especie se regenerará en qué año y a qué densidad, si habrá preparación del sitio por quemas superficiales controladas; raleo y fertilización (fertilizante convencional o desechos orgánicos como lodo del alcantarillado u otros materiales orgánicos); el control de densidad del rodal, aclareos y podas, incendios naturales o vientos; cortas finales (tala rasa), o cortas parciales (tala seleccionada o un sistema simple de clase de edad múltiple). El usuario también puede proporcionar datos económicos, energéticos y de empleo si se desean pronosticar el rendimiento económico, la eficacia de energía de manejo, y los resultados en el empleo de manejo simulado.

3.3.8. Archivo de Ecstate.ecs y Archivo de arranque del suelo (Inistate)

Este archivo, que contiene una descripción de los valores de todas las variables al inicio de una simulación (es decir, un recorrido del modelo), se genera al correr el programa de Simulación de Ecosistema con la desactivación de la retroalimentación de nutrientes y las simulaciones del cambio de calidad del sitio, y con un archivo de Inistate apropiado.

3.3.9. Programa de simulación del ecosistema

El programa de simulación del ecosistema acepta las reglas de simulación de los programas de inicio que describen como los árboles y otras especies de planta que se representan han crecido en el pasado bajo un rango de condiciones de disponibilidad de nutrientes.

Se combinan estas reglas con los datos de entrada en la respuesta de las diferentes especies a la competición por la luz, datos de los que se simula el sombreado, y una variedad de otros datos de entrada para simular el crecimiento los árboles, sotobosque, y briofitas bajo diferentes condiciones de crecimiento en el futuro. Estas condiciones incluyen niveles futuros de disponibilidad de nutrientes y luz, de competición por nutrientes que resulta del manejo simulado y/o perturbación natural. El modelo también pronostica la materia orgánica futura y los recursos de nutrientes, presupuesto de carbono a nivel de ecosistema, y las implicaciones económicas, de uso de energía y de empleo del escenario simulado. FORECAST produce dos tipos de archivo de rendimiento que presenta estos pronósticos: un archivo gráfico (Ecoplot.ept) y un archivo tabular (Ecotab.etb) a los que se accede a través de los gráficos y utilidades de las tablas del ambiente de FORECAST.

3.3.10. Creación de los archivos iniciales “ECOSTATE”

Una vez se han calibrado los programas, y se ha comprobado la calidad de los datos de entrada y la habilidad de las reglas de simulación para reproducirse las tendencias de los datos de entrada históricas por medio de los gráficos de rendimiento (archivos de salida), los varios índices y descripciones de crecimiento (es decir "las reglas de simulación") derivados de estos programas de inicio se usan en el programa de simulación de manejo ecosistémico ECOSYSTEM.

Antes de ejecutar cualquier simulación es necesario definir el “estado inicial” de los ecosistemas simulados. Este estado inicial que se describe en el archivo ECOSTATE, describe los valores iniciales para todas las variables de los compartimientos en el modelo. Esto establece “los vínculos biológicos” que permanece desde el rodal anterior o uso de la tierra no forestales. Estos vínculos son una fuente importante de nutrientes para el nuevo árbol y el crecimiento de vegetación menor.

El archivo ECOSTATE también define poblaciones de hierbas, arbustos, briofitas y bancos de plántulas de árbol que se juzgan estar presente al comienzo de las simulaciones. El archivo de ECOSTATE inicializa los valores para todos los tipos y edades de descomposición de la materia orgánica en el piso del bosque y niveles de humus del suelo al principio de la simulación. En lugar de intentar definir esta condición inicial del ecosistema a través de la medida de centenares de compartimientos para un sitio dado, el estado inicial del ecosistema se establece ejecutando el programa ECOSISTEMA sin la retroalimentación de nutrientes. Esto obliga a la vegetación a crecer tal como crecía históricamente y para permitir el ecosistema aumentar la materia orgánica del suelo, hojarasca del piso del bosque, tocones y restos leñosos gruesos como se esperaría bajo un escenario histórico definido, junto con sus reservas de nutrientes. La experiencia con FORECAST hasta la fecha indica que las predicciones del modelo son muy sensibles al estado inicial del ecosistema como se definió por ECOSTATE (Morris et al. 1997; Wei et al. 2000).

La cuidadosa preparación de un apropiado archivo ECOSTATE puede ser tan importante como conseguir datos de calibración altamente exactos, especialmente si el usuario solo simula una sola rotación, un comportamiento que está influido por los niveles de legado biológico presentes en el ecosistema al inicio de la simulación. Las condiciones iniciales del ecosistema se simularon repitiendo 5 ciclos de crecimiento de 200 años acabados con un fuego que eliminó la parte aérea, con el objeto de simular las condiciones de un bosque no explotado. Después se realizó un ciclo de 50 años para simular las condiciones del bosque explotado. Ver Kimmins et al. (2010) para más información sobre este proceso.

3.4. ANÁLISIS DE LA SENSIBILIDAD DE FORECAST

Para estudiar la sensibilidad del modelo a los procesos ecológicos que tienen lugar en el suelo, se escogieron cinco variables para el estudio:

- tasa de descomposición de humus
- tasa de renovación de raíces finas
- ratio masa subterránea/total
- tasa de descomposición de restos leñosos
- concentración de nitrógeno en raíces

A partir de la revisión bibliográfica (ver Capítulo 4 “Resultados”), se consiguieron valores publicados que definieron un rango de variabilidad para cada una de las variables escogidas. El rango de variabilidad se estimó incluyendo, además de los datos recogidos en la revisión bibliográfica, el valor por defecto del modelo. Estos valores han sido conseguidos en un estudio preliminar (Blanco et al., 2013). En dos de las cinco variables estudiadas (tasa de descomposición de restos leñosos y tasa de descomposición de humus) no se han conseguido datos mediante la revisión bibliográfica, por lo que se usaron los valores por defecto del modelo como valores medio (Tabla 5). A cada variable se le asignaron cuatro valores:

- el valor por defecto según Blanco et al. (2013)

- la media de los valores obtenidos en la revisión bibliográfica.
- la media más el error estándar (ES).
- la media menos el error estándar (ES).

Tabla 5. Valores de la tasa de descomposición de humus (en reducción de masa al año en tanto por uno) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de menor a mayor calidad para el crecimiento de *Pinus sylvestris*.

Escenario	Calidad del escenario	Valores para análisis		
		Sitio Q1	Sitio Q2	Sitio Q3
H1	baja calidad	0,011	0,011	0,011
H2	baja calidad	0,012	0,012	0,012
H3	valor por defecto	0,012	0,013	0,013
H4	alta calidad	0,012	0,013	0,014

Para la variable “tasa de descomposición de restos leñosos” no se encontraron datos sobre ella, así que la descartamos para el estudio. Los valores utilizados para el análisis de sensibilidad del modelo se muestran en la Tabla 6 (raíces finas), Tabla 7 (relación biomasa subterránea / biomasa total), y Tabla 8 (concentración de N en las raíces finas).

Tabla 6. Valores de la tasa de renovación de raíces finas (en tanto por uno) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de menor a mayor calidad para el crecimiento de *Pinus sylvestris*.

Escenario	Valor del escenario	Valores para análisis		
		Sitio Q1	Sitio Q2	Sitio Q3
RF1	valor por defecto	0,75	0,95	1
RF2	media -ES	0,75	0,94	1,13
RF3	media	0,75	1,15	1,55
RF4	media +ES	0,75	1,36	1,96

Tabla 7. Valores de la relación biomasa subterránea/biomasa total del pino(en tanto por uno) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de menor a mayor calidad para el crecimiento de *Pinus sylvestris*.

Escenario	Valor del escenario	Valores para análisis	
		Bosque maduro	Bosque joven
M1	valor por defecto	0,19	0,22

M2	media + ES	0,24	0,24
M3	media	0,22	0,22
M4	media - ES	0,2	0,2

Tabla 8. Valores de la concentración de N en las raíces finas (en kg N / kg acículas) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Q1, Q2 y Q3 indican tres sitios de menor a mayor calidad para el crecimiento de *Pinus sylvestris*.

Escenario	Valor del escenario	Valores para análisis		
		Sitio baja calidad	Sitio media calidad	Sitio alta calidad
RN1	valor por defecto	0,00765	0,00815	0,00865
RN2	media +ES	0,00516	0,00550	0,00583
RN3	media	0,00424	0,00452	0,00479
RN4	media -ES	0,00331	0,00353	0,00374

No se usaron valores de nitrógeno en las raíces gruesas para reducir el número de escenarios a analizar y porque no se encontraron suficientes datos en la revisión bibliográfica (ver Capítulo 4 “Resultados”).

Combinando los distintos valores para cada variable se crearon 13 escenarios diferentes para el estudio, de los cuales uno es el de referencia, que utiliza los valores por defecto definidos por Blanco et al., (2013) (escenario nº 3: H3-RF1, Tabla 9), y los otros 12 se crearon modificando el valor de una única variable con respecto al escenario por defecto. Es muy importante modificar siempre un único valor en el modelo para ver cómo reaccionan el resto de variables, y evitar interacciones al variar varias variables a la vez. Se han creado los escenarios para dos zonas de estudio, una en Garde y otra en Aspurz.

Las variables objetivo, en las que se midieron las variaciones para cada uno de los escenarios de sensibilidad, se escogieron entre las más utilizadas en la gestión forestal y las que mejor describen el estado del rodal. En este estudio se han escogido cuatro variables:

- *la densidad del rodal* (nº árboles/Ha): indica el número de árboles por hectárea, y está relacionado con la ocupación del espacio para crecer. Es el

segundo factor de importancia (después de la calidad de sitio) para determinar la productividad de un sitio forestal y es el principal factor que se puede manejar durante su desarrollo.

- *biomasa total* (Mg/Ha): suma de la biomasa aérea y la biomasa subterránea.
- *altura máxima del dosel arbóreo* (m): Indica la altura media de crecimiento de los árboles, expresado como el índice de sitio (I.S.)
- *volumen* (m³/Ha): Indica el volumen de madera con valor comercial que se puede obtener del bosque.

Tabla 9. Escenarios creados para el estudio de sensibilidad del modelo. Ver tablas 5 a 9 para los valores específicos de cada variable utilizados en cada escenario.

ESCENARIO	VALOR UTILIZADO PARA VARIABLES DEL SUELO (modificación de SOILDATA)	VALOR UTILIZADO PARA VARIABLES DEL ÁRBOL (modificación de TREEDATA)
1	H1	RF1
2	H2	RF1
3	H3	RF1
4	H4	RF1
5	H3	RF2
6	H3	RF3
7	H3	RF4
8	H3	M2
9	H3	M3
10	H3	M4
11	H3	RN2
12	H3	RN3
13	H3	RN4

4. RESULTADOS

4.1. RESULTADOS DE LA REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

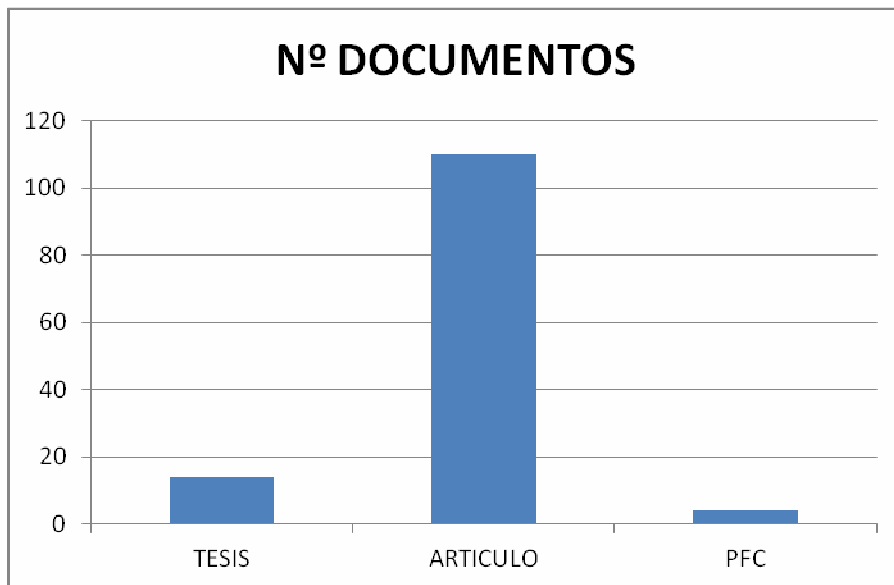
Para la realización del presente trabajo se ha buscado información en varias bases de datos, de múltiples autores y de diferentes países. A continuación se presenta un pequeño análisis del tipo de información utilizada.

Tabla 10. Número de documentos encontrados en la primera búsqueda y seleccionados de las bases de datos tras la segunda búsqueda más detallada.

BASE DE DATOS	DOCUMENTOS ENCONTRADOS	DOCUMENTOS SELECCIONADOS
SCOPUS	9534	8
SWETSWISE	1563	5
INGENTA	4175	7
ISI WEB OF KNOWLEDGE	58992	4
DIALNET	301	5
CSIC	331	11
SCIENCE DIRECT	7078	37
TAYLOR&FRANCIS	8289	3
REPOSITORIOS		
UPC	6	1
E-CIENCIA	2787	7
RECOLECTA	8543	25
DRIVER	674	29
RECERCAT	122	
ACADEMICA-E	36	
LIBROS	25	6
TESIS DOCTORALES	25	20
MONOGRAFIAS	20	1
CONGRESOS		48

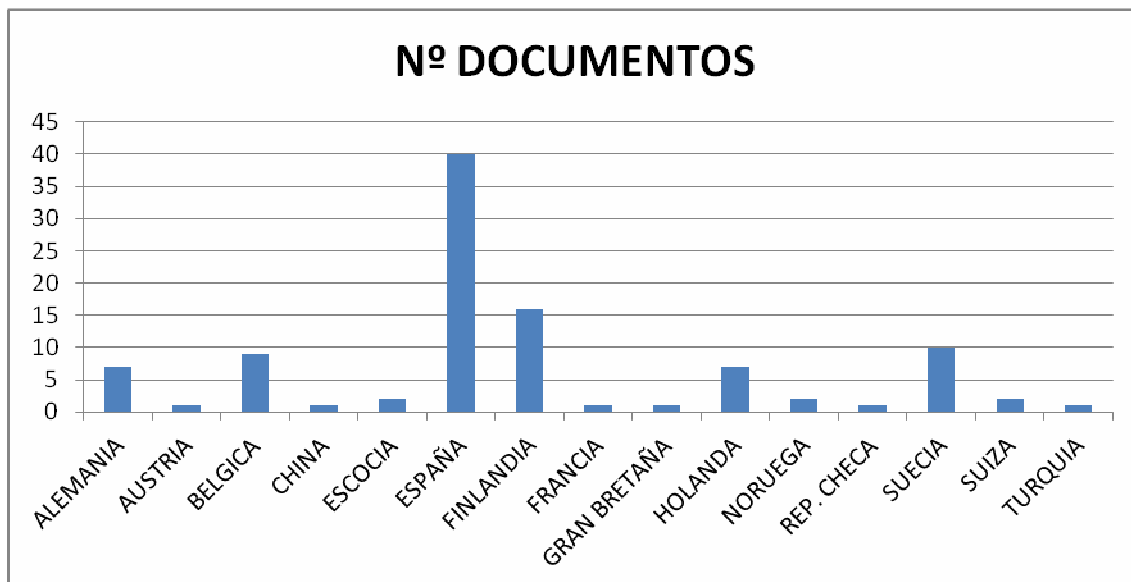
La tabla 10 muestra el número total de documentos que se encontraron a partir de las palabras clave iniciales del punto 3.2.2 y el número total de documentos seleccionados. Science Direct, Recolecta y Driver son las bases de datos que más documentos han aportado para la realización del trabajo.

Tabla 11. Número total de cada tipo de documento.



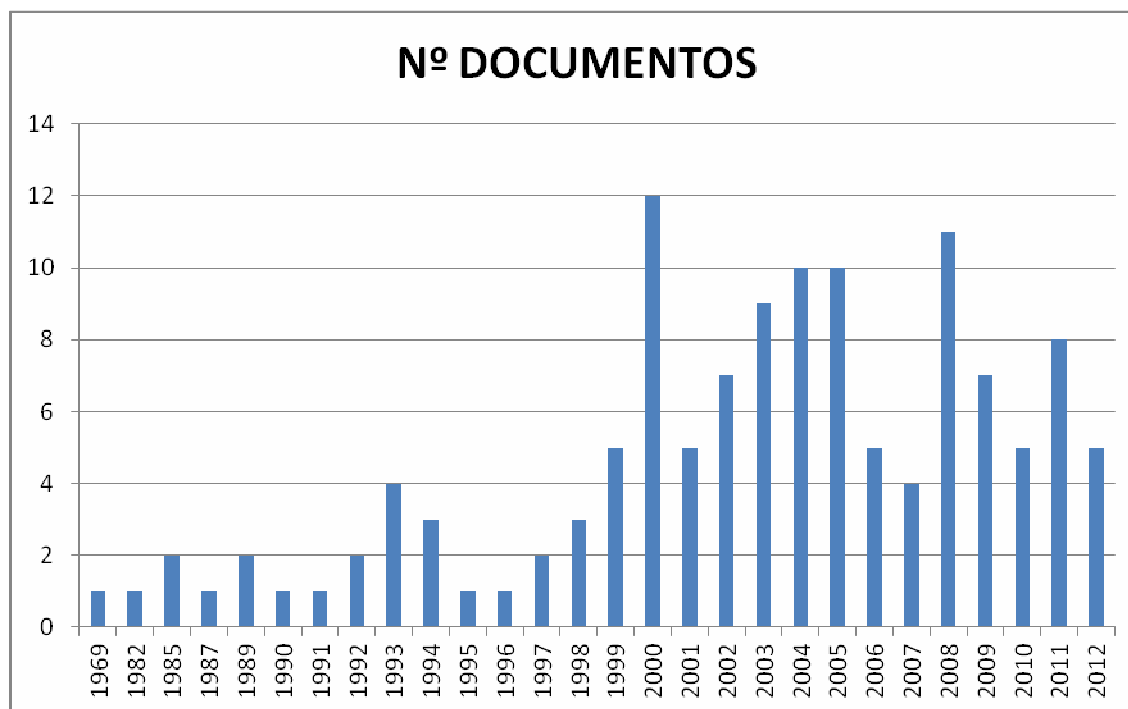
En la tabla 11 se observa como de toda la documentación revisada para la realización de este trabajo, predominan los artículos sobre los Proyectos Fin de Carrera (PFC) y las Tesis Doctorales.

Tabla 12. Número de documentos por países.



La tabla 12 muestra el número de documentos revisados por países. Se observa como predomina sobre todos los demás España, y por detrás están los países del norte de Europa, como Alemania, Bélgica, Finlandia, Holanda y Suecia.

Tabla 13. Número de documentos por año.



La tabla 13 muestra como la mayor parte de los artículos han sido escritos a partir del año 2000, predominando los años 2000 y 2008 sobre los demás.

A continuación se muestran las tablas con los valores que se han obtenido de la revisión bibliográfica para con estos poder crear los diferentes escenarios (recogidos en la tabla 9). Después estos escenarios creados serán los que se introduzcan en el modelo FORECAST para la obtención de los resultados.

4.1.1 Tasa de descomposición de humus

Después de realizar toda la revisión bibliográfica, nos encontramos con que no hemos obtenido datos sobre la tasa de descomposición de humus. Por ello, hemos utilizado los datos de la calibración de Blanco et al 2013.

Tabla 14. Valores de descomposición de humus utilizados por Blanco et al. (2013).

TIPO DE HUMUS	CALIDAD	% ANUAL DE DESCOMPOSICIÓN	TIEMPO MEDIO DE RESIDENCIA (AÑOS)
humus descomposición rápida	muy baja calidad	1,00%	100,0
humus descomposición rápida	baja calidad	1,10%	90,9
humus descomposición rápida	baja calidad	1,20%	83,3
humus descomposición rápida	alta calidad	1,30%	6,9
humus descomposición rápida	alta calidad	1,40%	71,4
humus descomposición lenta	todos los sitios	0,25%	400,0

De esta tabla obtenemos los valores para la calibración del modelo, los cuales ya los hemos mostrado anteriormente en la tabla 5.

4.1.2 Tasa de restos leñosos

Tabla 15. Valores de tasa de descomposición de restos leñosos recogidos en el sur y centro de Finlandia que abarca desde los 9 hasta los 31 años que los troncos llevan muertos.

AUTOR	AÑOS MUERTOS	TRONCOS CAIDOS	TRONCOS EN PIE
		masa perdida	masa perdida
Palviainen et al. 2008	9	15%	17%
Palviainen et al. 2008	20	48,30%	39,10%
Palviainen et al. 2008	24	60,80%	62,50%
Palviainen et al. 2008	27	77,30%	58,20%
Palviainen et al. 2008	31	12,90%	-

La tabla 15 es el resultado de la revisión bibliográfica, aunque no la usamos para la calibración del modelo ya que los valores de la tabla no permiten crear una curva de pérdida de masa con el tiempo. No hay relación entre la masa perdida y los años que llevan los troncos muertos.

4.1.3 Tasa de renovación en raíces finas

Tabla 16. Valores de tasa de mortalidad de raíces finas del pino silvestre.

AUTOR	RENOVACION/AÑO	PAIS
Makela y Vaninen 2000	0,48	Suecia
Makela y Vaninen 2000	0,76	Suecia
Makela y Vaninen 2000	1,16	Suecia
Makela y Vaninen 2000	0,64	Suecia
Makela y Vaninen 2000	1,27	Suecia
Makela y Vaninen 2000	1,9	Suecia
Makela y Vaninen 2000	1,77	Suecia
Peltoniemi et al 2004	0,61	Finlandia
Schoettle et al 1994	1,25	Suecia
media	1,09	
desv. Típica	0,2328	
error estándar	0,0776	

Tabla 17. Valores de tasa de mortalidad de raíces finas de un conjunto de pinos.

AUTOR	RENOVACIÓN/AÑO	VARIEDAD DE PINO	PAIS
Schoettle et al 1994	2	P. radiata(control)	Nueva Zelanda
Schoettle et al 1994	3,33	P. radiata(adelgazada)	Nueva Zelanda
Schoettle et al 1994	5	P. radiata(adelgazada)	Nueva Zelanda
Schoettle et al 1994	0,66	P. elliotii	Florida
Schoettle et al 1994	2	P. taeda	Carolina del Norte
Schoettle et al 1994	0,77	P. contorta-xeric	Columbia Británica
Schoettle et al 1994	0,83	P. contorta-mesic	Columbia Británica
Schoettle et al 1994	0,45	P. resinosa-mull	Wisconsin
Schoettle et al 1994	0,83	P. resinosa-mor	Massachusetts
Schoettle et al 1994	0,66	P. strobus-mull	Wisconsin
Schoettle et al 1994	0,47	P. strobus-mor	Wisconsin
media	1,55		
desv. Típica	1,38		
error estándar	0,42		
Media + ES	1,96		
Media - ES	1,13		

Estas dos últimas tablas (tabla 16 y 17) nos sirven para obtener los datos de calibración de la tasa de renovación de las raíces finas. De las dos usamos los valores de la tasa de mortalidad del conjunto de pinos para que haya un rango mayor para hacer un análisis de sensibilidad con valores más dispersados para el sitio Q3. El Q1 es el sitio sin cambio y el Q2 hacemos una media entre los valores de Q1 y Q3 (como se muestra en la tabla 6).

4.1.4 Relación masa subterránea/masa total

Tabla 18. Valores del porcentaje de biomasa total arbórea que corresponde a la biomasa subterránea (raíces finas y raíces gruesas).

Janssens et al 2005	0,17
Janssens et al 2005	0,178
Janssens et al 2005	0,154
Arnold 1992	0,275
Arnold 1992	0,259
Arnold 1992	0,282
media	0,22
desv. Típica	0,05
error estándar	0,02
media + ES	0,24
media - ES	0,20

Janssens et al. (2005) es un estudio hecho en Bélgica en cámara de fumigación con techo abierto mientras que Arnold (1992) estudió los pinares de los Países Bajos y enmacetas. En los dos casos los árboles tenían una edad de tres años al inicio del estudio. Haciendo la media de todos los valores obtenidos tanto de Arnold (1992) como de Janssens et al. (2005), obtenemos los valores para la calibración del modelo de la relación masa subterránea/masa aérea (tabla 7).

4.1.5 Concentración de nitrógeno y fósforo en raíces

Tabla 19. Valores de N y P de raíces finas.

	N (mg/g)	P (mg/g)
Colpaert et al 1999	-	2,06
Colpaert et al 1999	-	2,17
Colpaert et al 1999	-	2,16
Colpaert et al 1999	-	2,89
Colpaert et al 1999	-	1,44
Hellsten et al 2012	6,323	0,423
Hellsten et al 2012	3,937	0,373
Hellsten et al 2012	2,449	0,563
media	4,24	1,509
desv. Típica	1,60	0,8972
error estándar	0,92	-
media + ES	5,16	-
media - ES	3,31	-

Colpaert et al.(1999) realizó un estudio de la tasa de absorción de fósforo a corto plazo en raíces de *P. nigra* y *P. silvestris* en Bélgica. Hellsten et al.(2012) estudió la concentración de nutrientes en tocones y raíces de abeto rojo, pino silvestre y abedul en Suecia, Finlandia y Dinamarca.

Tabla 20. Valores de N y P para raíces gruesas.

	N (mg/g)	P (mg/g)
Helmisaari et al 1992	4,323	1,49
Helmisaari et al 1992	7,121	0,919
Helmisaari et al 1992	3,964	1,045
Helmisaari et al 1992	2,938	0,71
Helmisaari et al 1992	3,828	0,699
Hellsten et al 2012	1,052	0,131
Hellsten et al 2012	0,901	0,168
Hellsten et al 2012	0,657	0,093
Hellsten et al 2012	3,025	0,452
Hellsten et al 2012	1,122	0,106
media	2,89	0,581
desv. Típica	1,94	0,4523
error estándar	0,61	-
media + ES	3,50	-
media - ES	2,28	-

Hellmisaari et al.(1992) estudió la retranslocación de nutrientes en tres plantaciones de *Pinus sylvestris* de diferentes edades en Finlandia. El estudio de Hellsten et al.(2012) ya ha sido comentado en la tabla 19.

Esta última tabla (tabla 20) no la usamos para calibrar el modelo, en primer lugar, para no tener una cantidad excesiva de escenarios y en segundo lugar porque son las raíces finas y no las gruesas las principales responsables de la adquisición de la mayor parte de agua y nutrientes para el árbol. A partir de la tabla 19 obtenemos los valores de concentración de nitrógeno para la calibración del modelo (tabla 8).

4.2. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD

A continuación se muestran los resultados obtenidos para las variables objetivo al simular cada uno de los escenarios descritos en la Tabla 9, tanto para Aspurz como para Garde.

4.2.1. Resultados del modelo para Aspurz

Las cuatro gráficas siguientes son las obtenidas al aumentar la velocidad de descomposición de humus en el modelo. En ellas se aprecia que tanto la altura, el volumen y la biomasa total del bosque sufrieron una pequeña variación positiva (Fig. 17, Fig. 19, Fig. 20), mientras que la densidad de árboles no se vio afectada al modificar esta variable (Fig. 18).

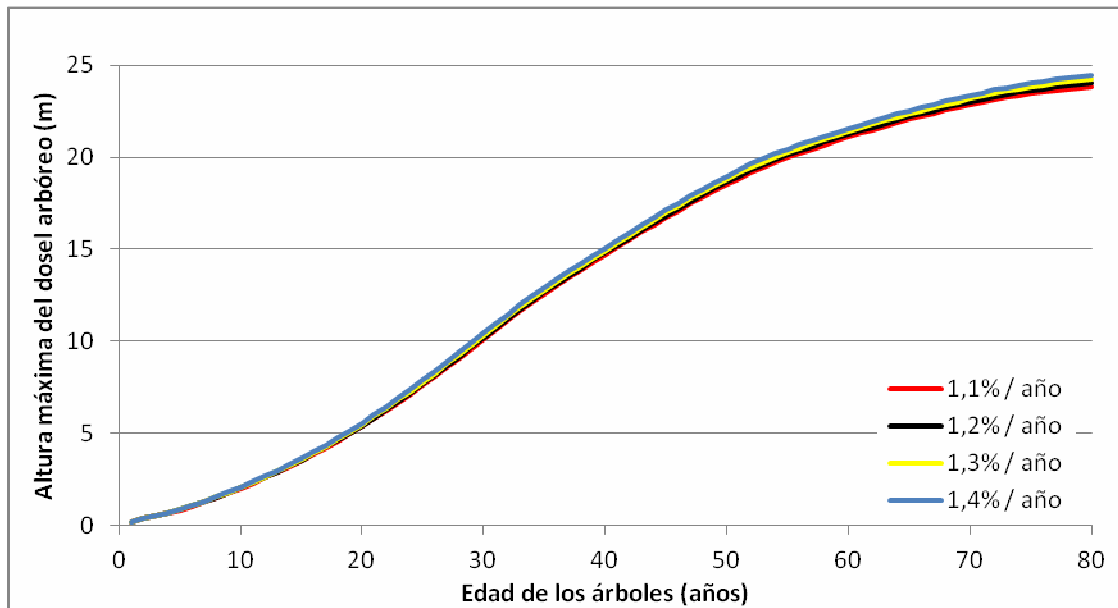


Figura 17. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspuz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).

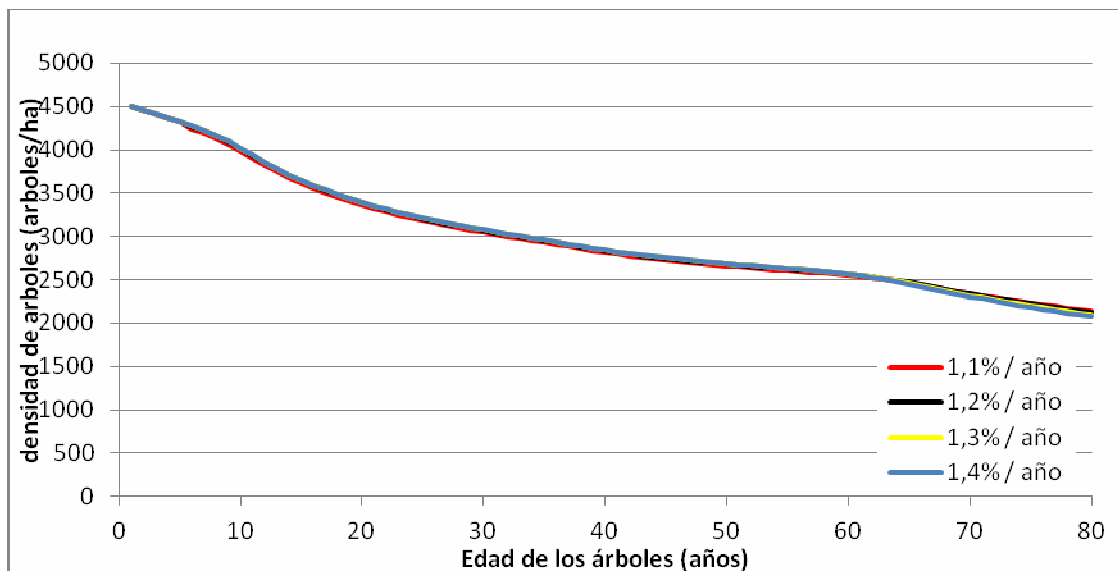


Figura 18. Variación en la densidad de árboles de Aspuz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).

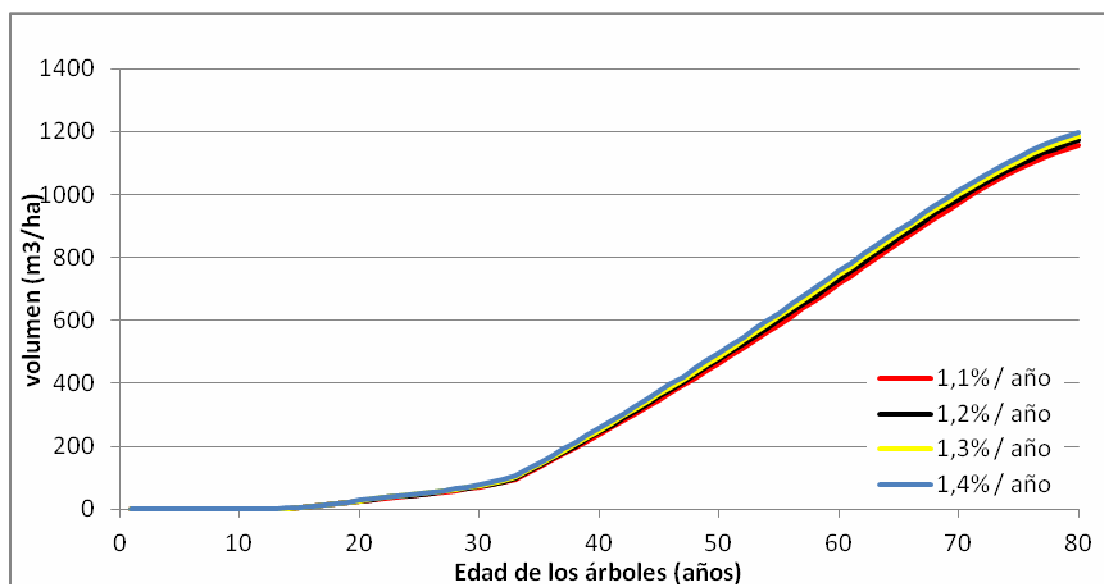


Figura 19. Variación en el volumen de los árboles de Aspuz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).

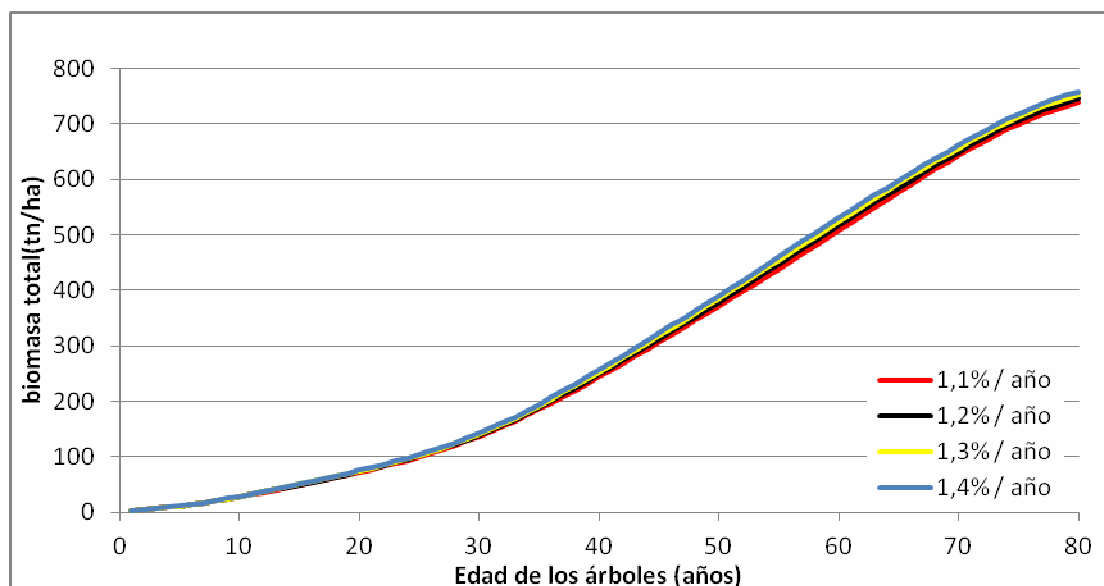


Figura 20. Variación en la biomasa de árboles de Aspuz al variar la tasa de descomposición de humus (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 1,1%, H2RF1 a 1,2%, H3RF1 a 1,3%, H4RF1 a 1,4%).

La siguiente variable que modificó para estudiar sus efectos en las variables objetivo fue la velocidad de renovación de raíces finas. Al aumentarla, apreciamos que las variables altura, volumen y biomasa disminuyeron, pero esta disminución apenas fue apreciable hasta que los árboles no alcanzaron una edad de unos 30 años (Fig. 21, Fig. 23, Fig. 24). A partir de ese momento se hizo notable la disminución. La densidad de árboles también disminuyó al aumentar la velocidad de renovación de raíces finas pero, a diferencia de lo que ocurrió con la altura, volumen y biomasa, esta disminución empezó a producirse desde el inicio de vida de los árboles (Fig. 22).

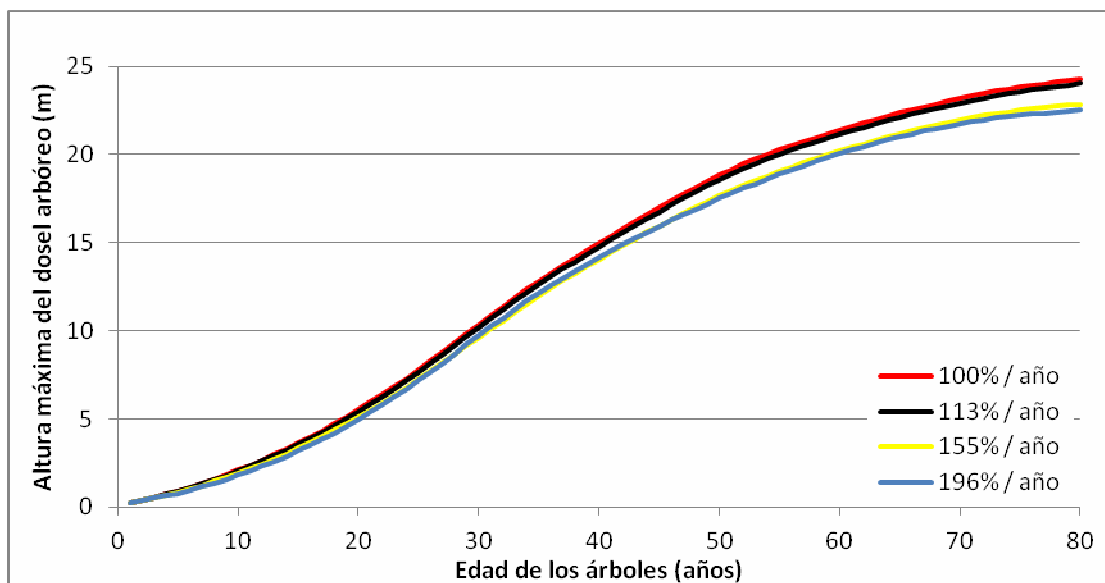


Figura 21. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspuz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).

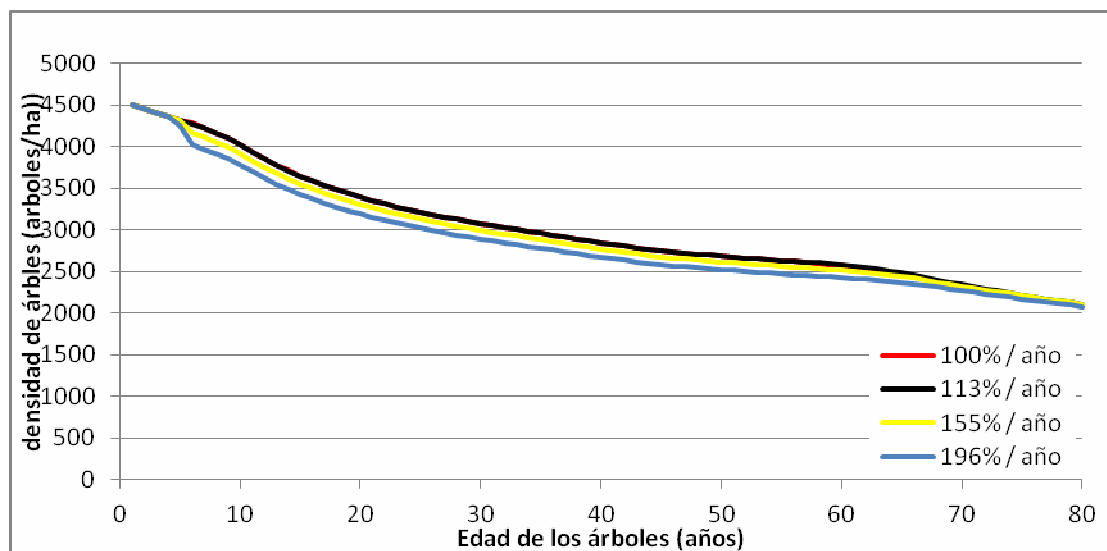


Figura 22. Variación en la densidad de árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).

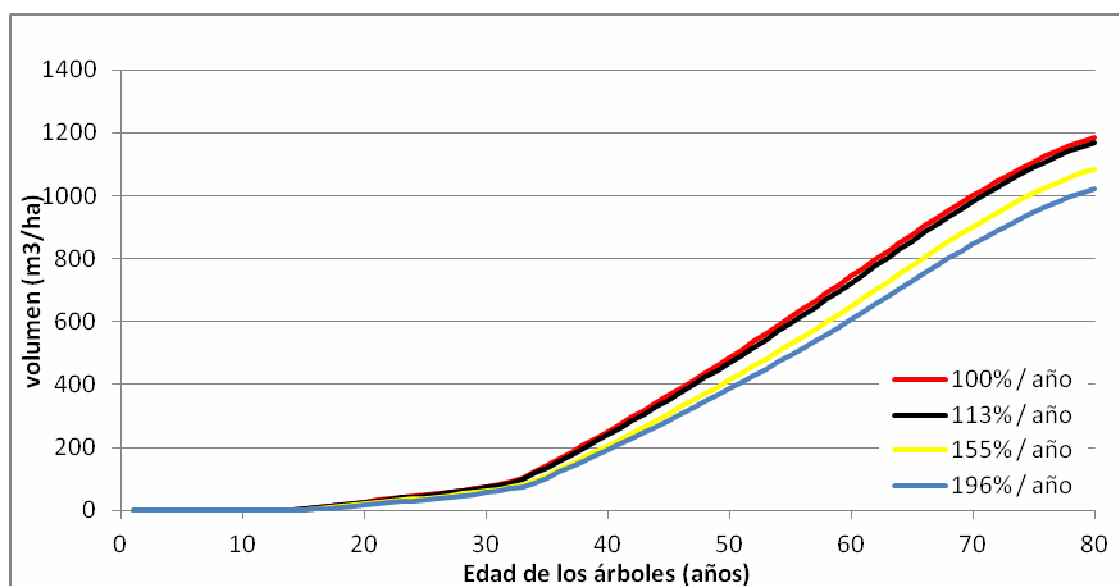


Figura 23. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).

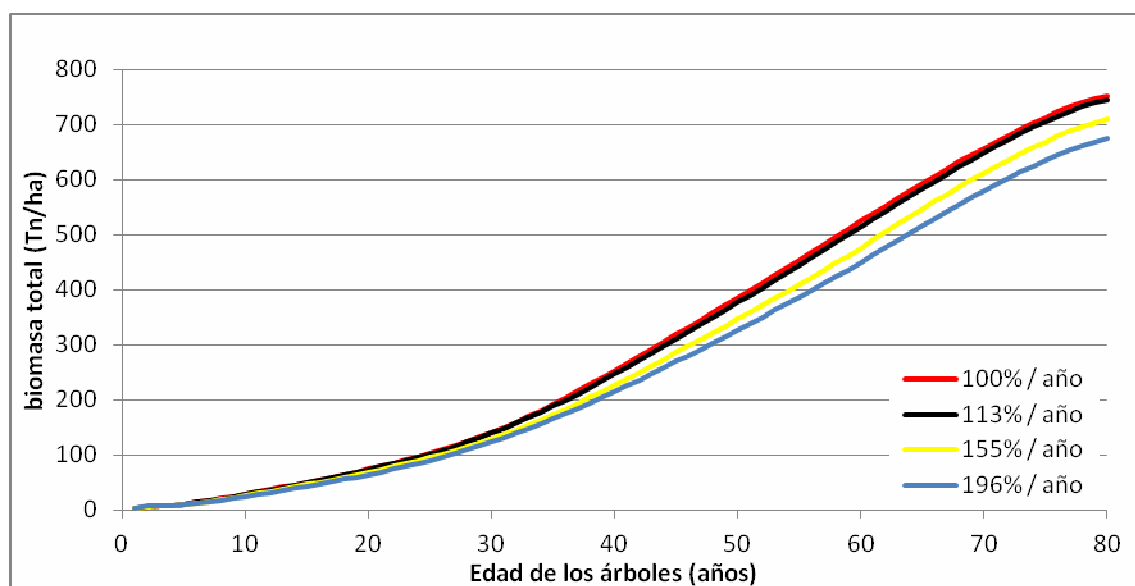
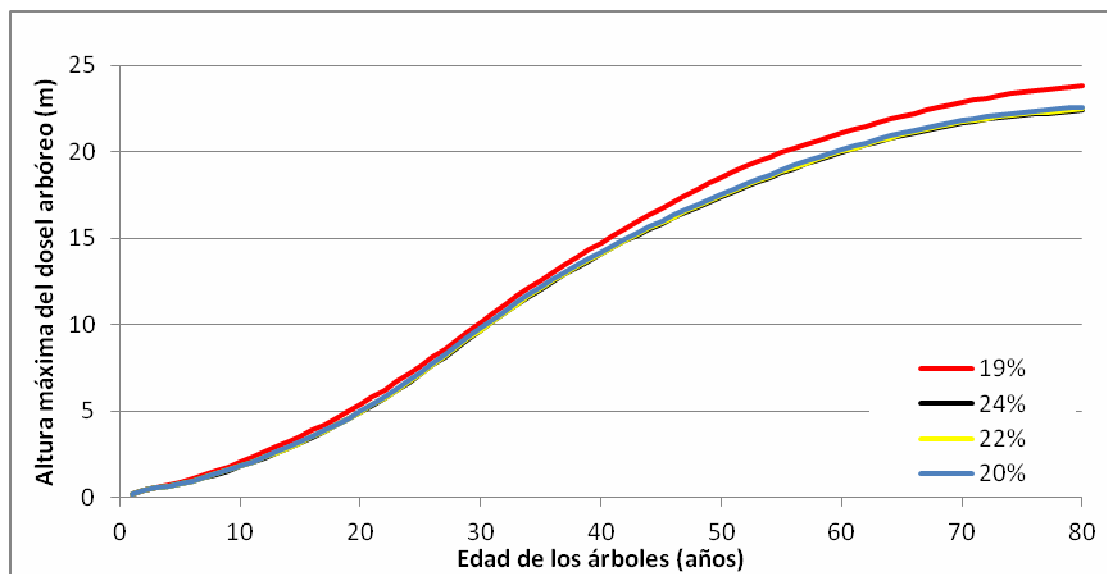


Figura 24. Variación en la biomasa de los árboles de Aspurz al variar la tasa de renovación de raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H3RF1 correspondiente a 100%, H3RF2 a 113%, H3RF3 a 155%, H3RF4 a 196%).

Otra variable modificada en el modelo fue la relación masa subterránea/masa total de los árboles. Los resultados obtenidos mostraron que el aumento de esta relación afectó de la misma forma tanto a la altura del dosel arbóreo, a la densidad, al volumen y a la biomasa total del bosque. Dicho aumento provocó en las cuatro variables una disminución, siendo ésta apreciable a partir de los 35 años de vida de los árboles en tres de ellas (Fig. 25, Fig. 27, Fig. 28) y casi desde el inicio de la vida de los árboles en el caso de la densidad (Fig. 26).



Figur

a 25. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspuz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).

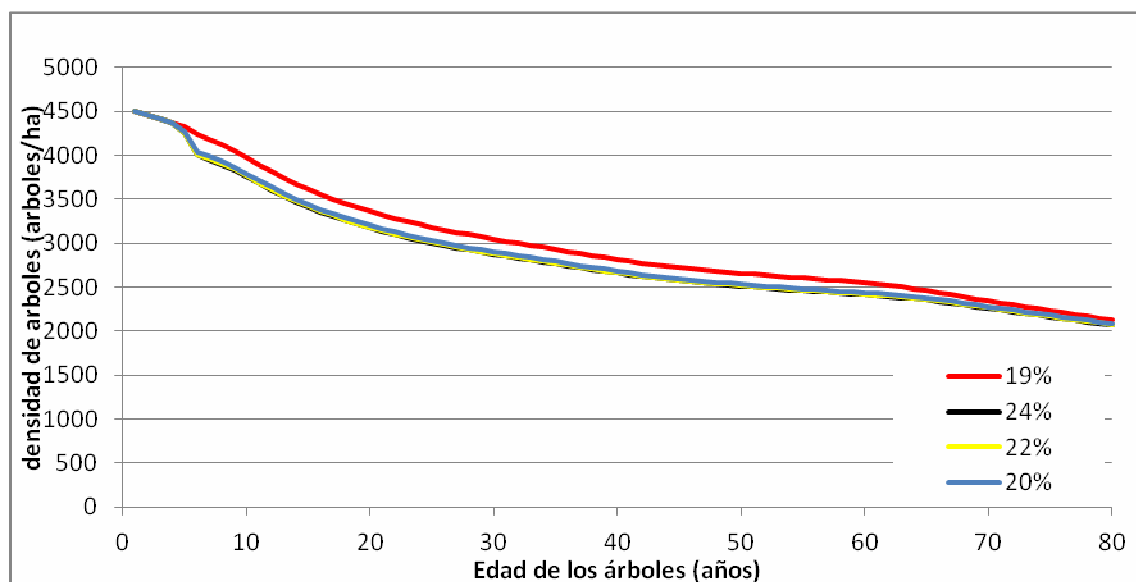


Figura 26. Variación en la densidad de los árboles de Aspuz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).

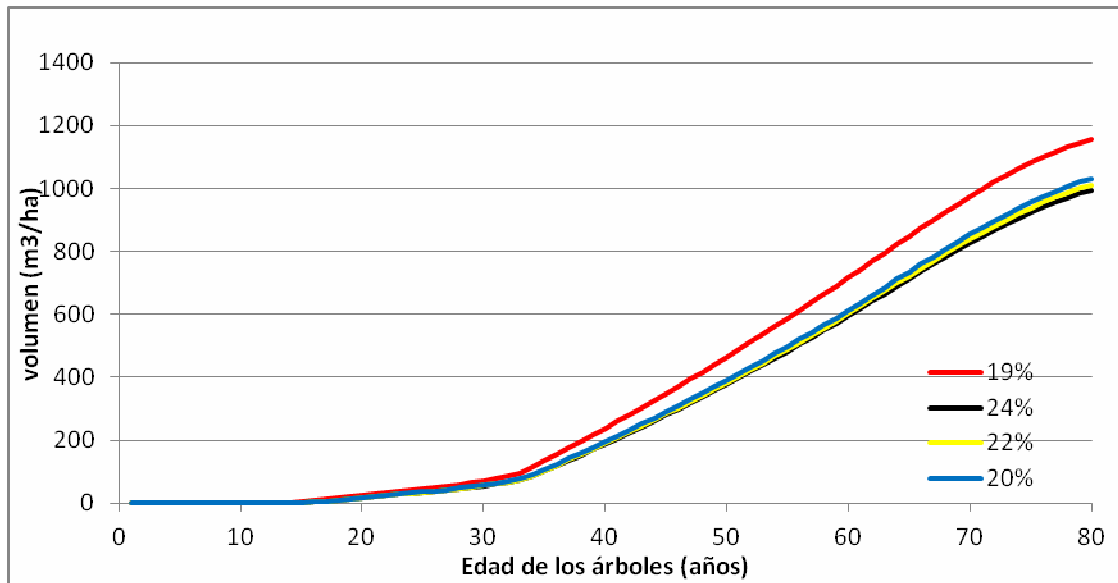


Figura 27. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).

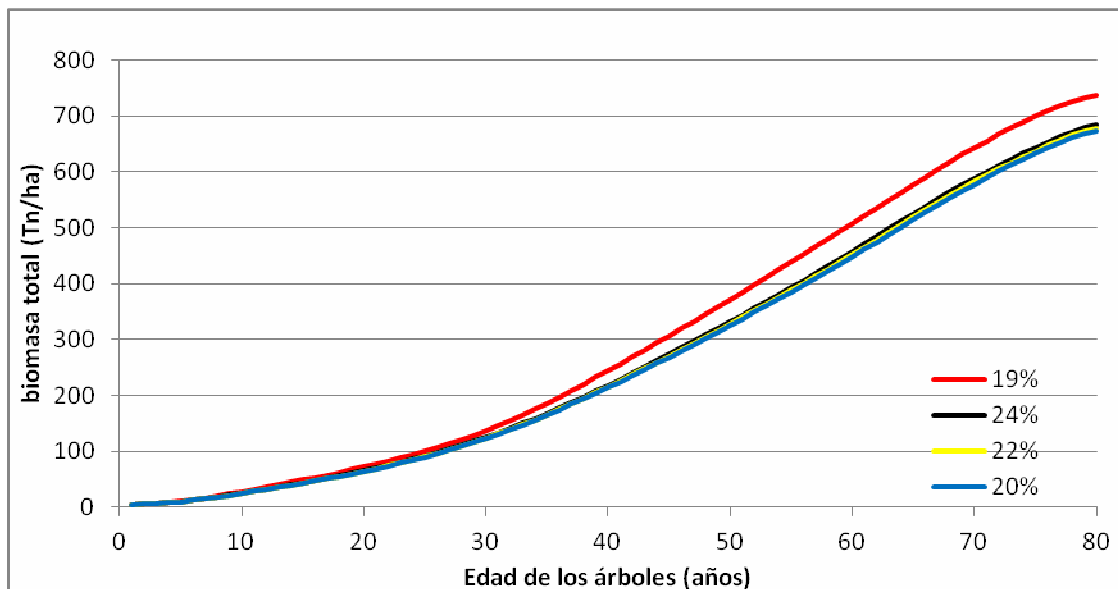


Figura 28. Variación en la biomasa de los árboles de Aspurz al variar la relación de masa subterránea/masa total (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 19%, H3M2 a 24%, H3M3 a 22%, H3M4 a 20%).

La última variable modificada fue la concentración de nitrógeno en las raíces finas. Esta modificación afectó de forma diferente a altura, densidad, volumen y biomasa. Ante un aumento de dicha concentración se apreció un aumento en la altura del dosel arbóreo. Pero este aumento en la altura se produjo con aumentos en la concentración de nitrógeno de hasta el 0,516%. Para el siguiente valor de concentración observamos el efecto contrario, es decir, una disminución de la altura (Fig. 29). En la densidad de árboles no se apreció cambio significativo ante la variación de concentración de N en las raíces finas (Fig. 30).

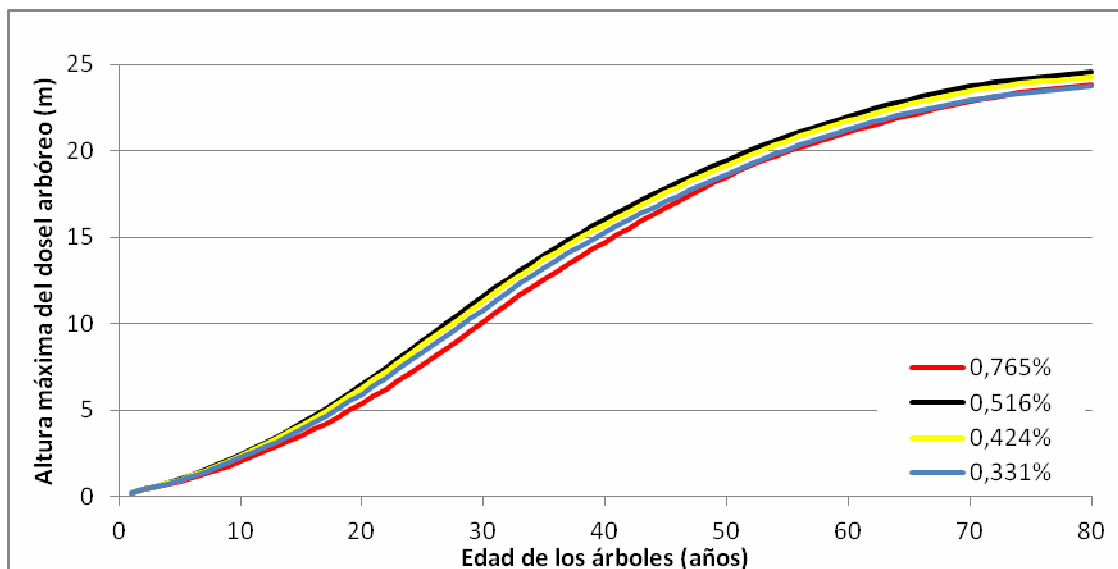


Figura 29. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).

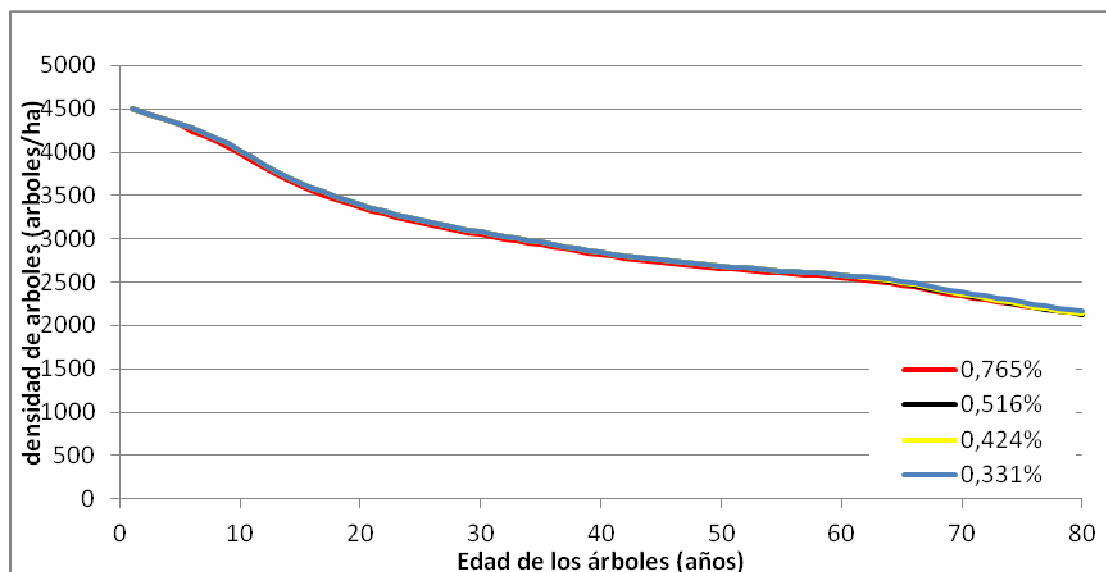


Figura 30. Variación en la densidad de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).

El comportamiento del volumen y de la biomasa fue semejante ante aumentos de la concentración de nitrógeno en las raíces finas (Fig.31, Fig. 32). Hasta los 10 años de vida de los árboles, dicho aumento no provocó ninguna diferencia apreciable entre escenarios, pero a partir de este momento y hasta aproximadamente una edad de 60 años, el aumento de la concentración produjo una variación positiva del volumen y la biomasa, pero como ocurría con la altura, este aumento se produjo en niveles de concentración de hasta el 0,516% ya que para el siguiente nivel (0,765%) observamos una reducción tanto en el volumen como en la biomasa. A partir de los 60 años este efecto se invirtió y el volumen y la biomasa tomaron los mayores valores para el nivel más alto de concentración de nitrógeno en las raíces finas.

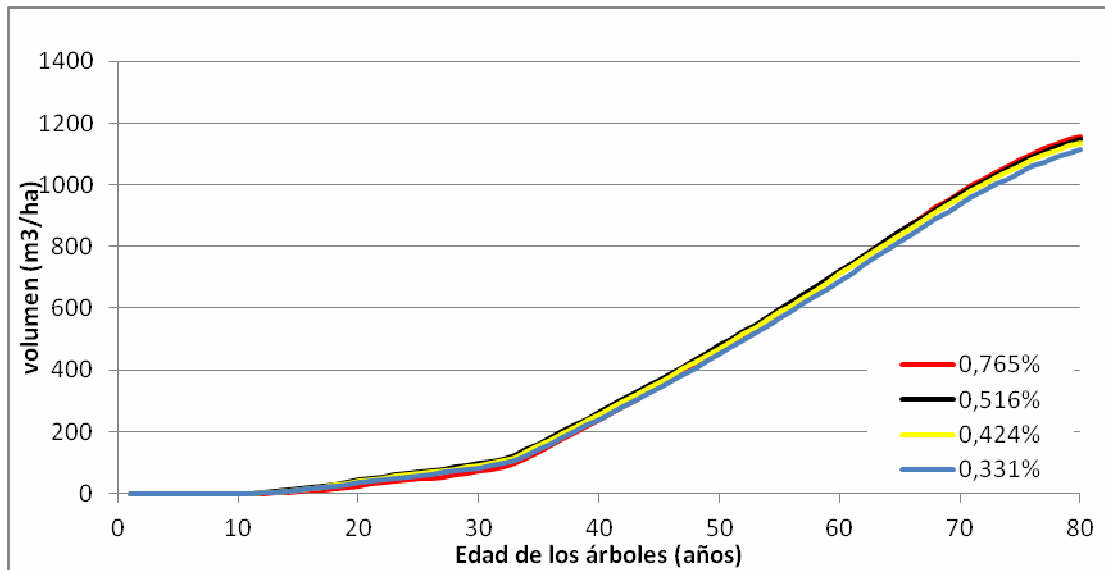


Figura 31. Variación en el volumen de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).

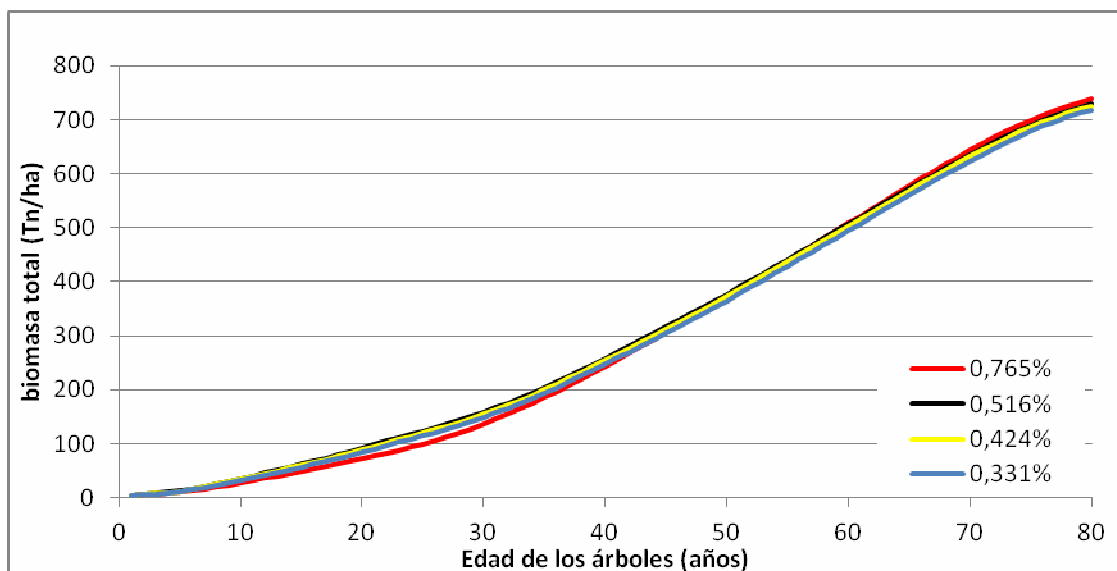


Figura 32. Variación en la biomasa de los árboles de Aspurz al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas (los escenarios utilizados para la realización de esta gráfica son: H1RF1 correspondiente a 0,765%, H3RN2 a 0,516%, H3RN3 a 0,424%, H3RN4 a 0,331%).

4.2.2. Resultados del modelo para Garde

Como en el caso de Aspurz, también en Garde la primera variable que se modificó fue la tasa de descomposición de humus. Ante un aumento de dicha tasa apreciamos una variación positiva en la altura máxima del dosel arbóreo (Fig. 33), sobre todo a partir de los 20 años de edad del árbol. La densidad no se vio afectada por el aumento de la tasa hasta los 6 años de edad de los árboles, y es a partir de este momento cuando se observó que a mayor tasa de descomposición, mayor densidad (Fig. 34).

El volumen (Fig. 35) y la biomasa (Fig. 36) sufrieron una variación positiva ante incrementos de la tasa de descomposición de humus aproximadamente a partir de los 25 años de vida de los árboles, momento hasta el cual no se apreció variación.

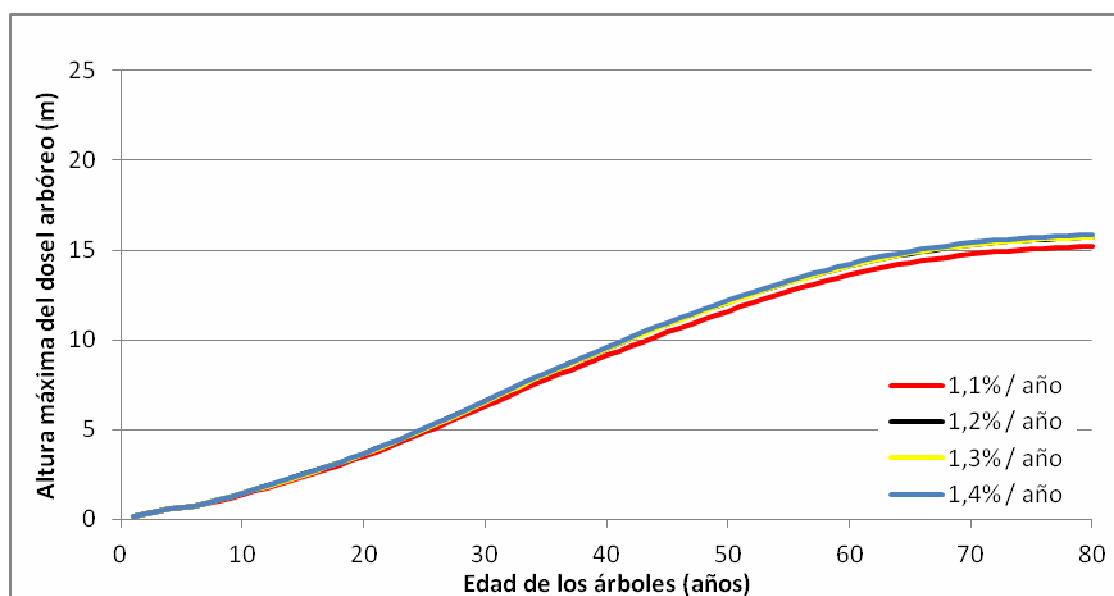


Figura 33. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.

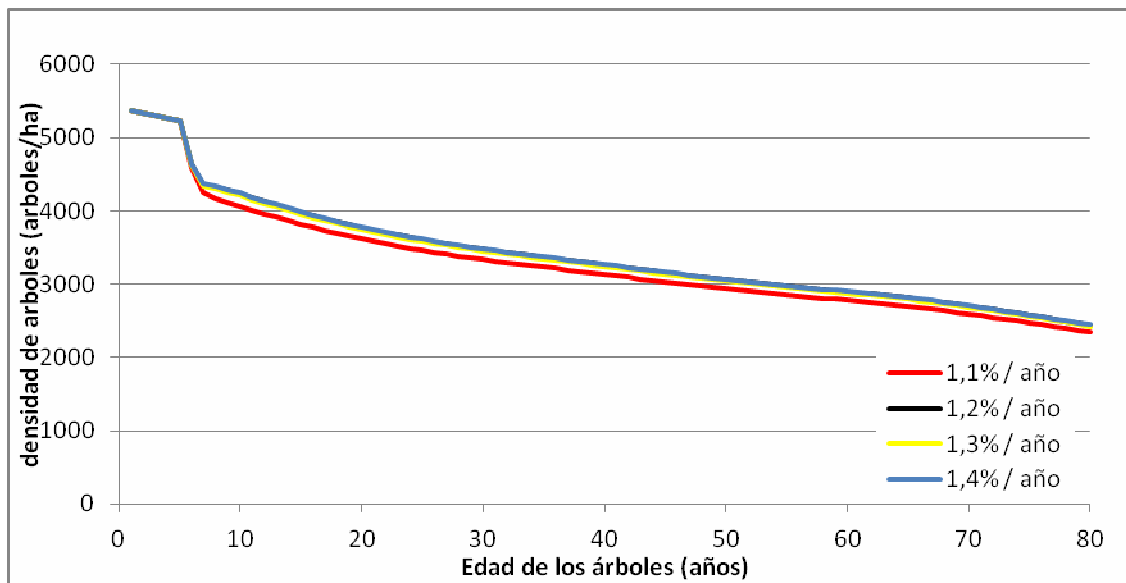


Figura 34. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.

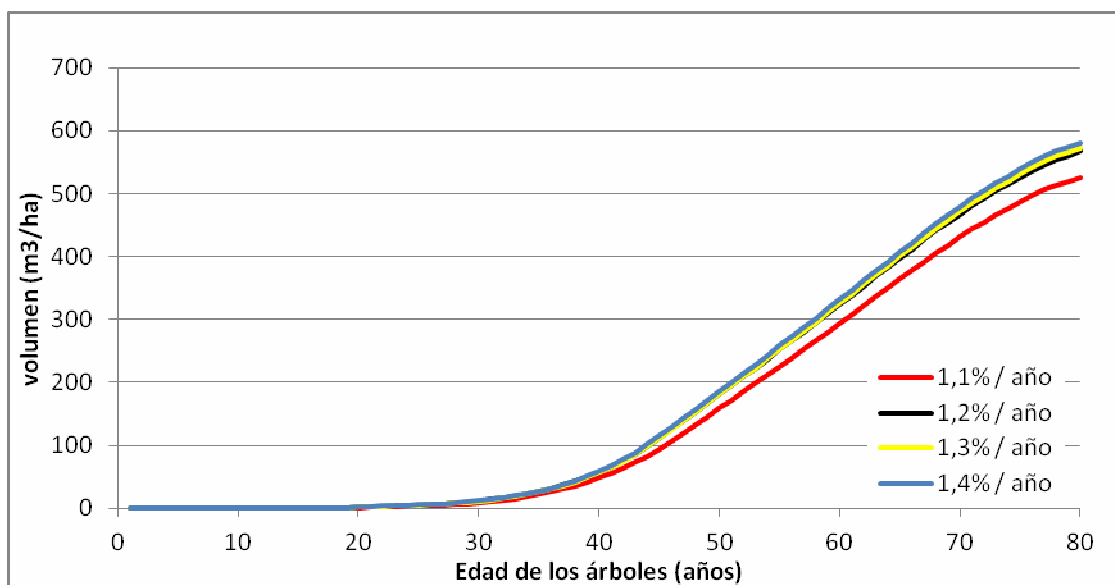


Figura 35. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.

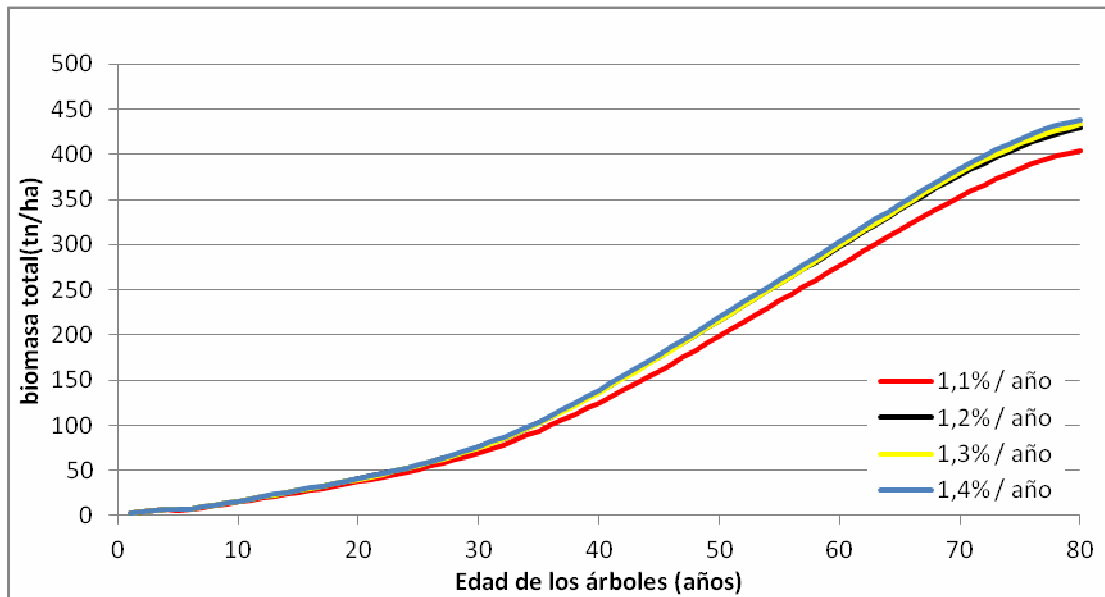


Figura 36. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la tasa de descomposición de humus.

Ante el aumento de la tasa de renovación de raíces finas, la altura máxima del dosel arbóreo (Fig. 37) no se vio alterada hasta los 15 años de edad de los árboles aproximadamente, momento a partir del cual se observó una gran diferencia entre la altura del dosel, siendo este mucho mayor cuanto menor era la tasa de renovación de raíces.

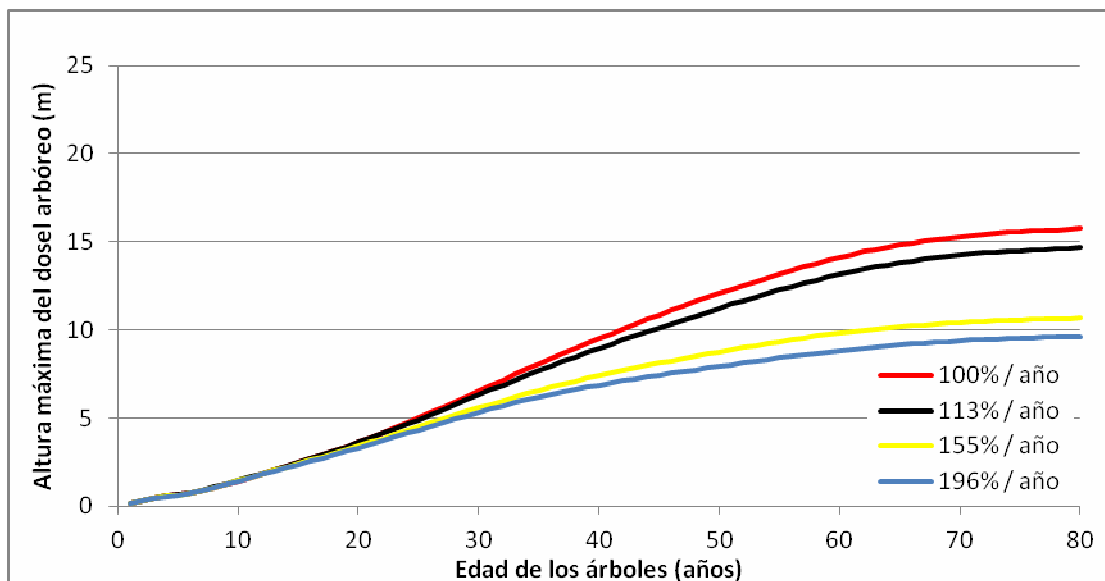


Figura 37. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.

La densidad disminuyó a lo largo de la vida de los árboles y esta disminución se hizo mayor cuanto mayor era la tasa de renovación de raíces, sobre todo apreciamos una gran disminución cuando se dobló la tasa (Fig. 38).

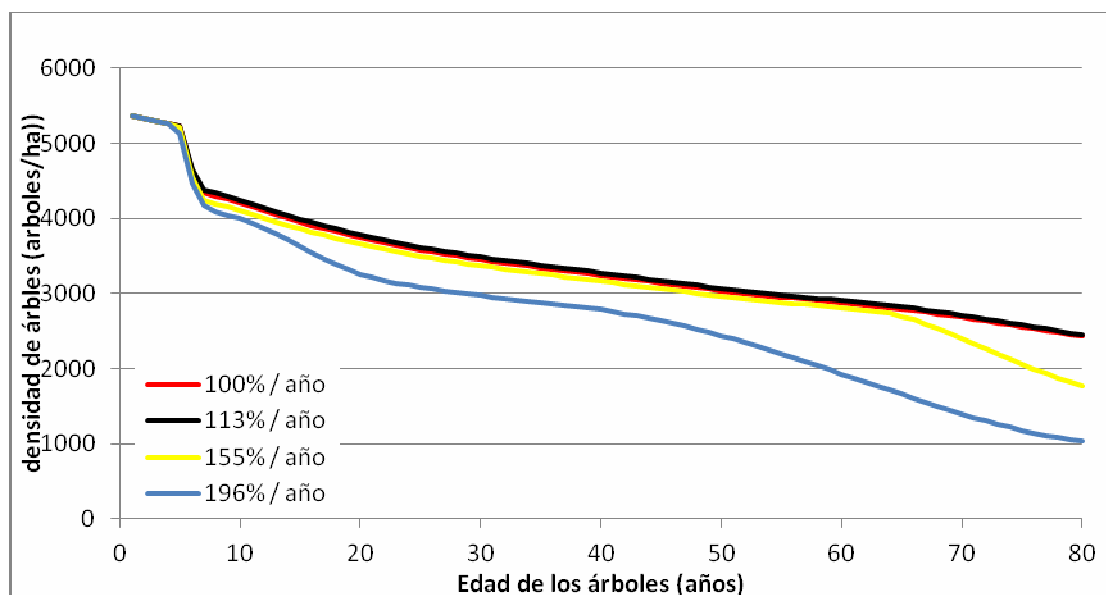


Figura 38. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.

El comportamiento del volumen y la biomasa ante aumentos de esta tasa fue similar a la de la altura del dosel, es decir, ante una mayor tasa, menor volumen y biomasa respectivamente. Esta disminución se hizo notable a partir de los 30 años en el caso volumen llegando a ser el valor de este hasta seis veces mayor con la mitad de tasa de renovación al final de la vida de los árboles (Fig. 39). En el caso de la biomasa, la disminución se apreció a partir de los 20 años, llegando a ser cuatro veces superior con la mitad de tasa de renovación (Fig. 40).

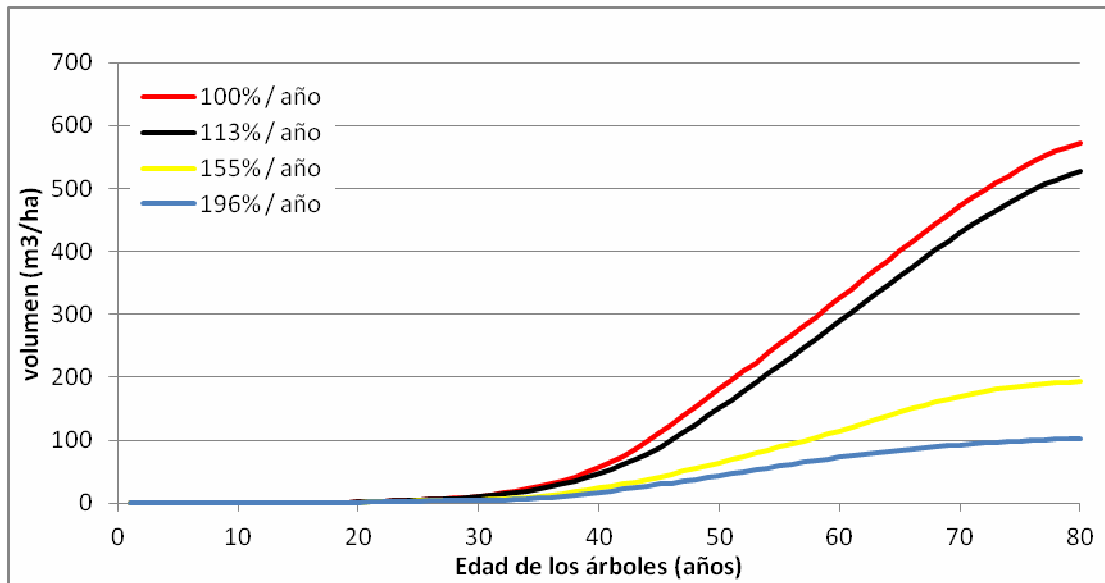


Figura 39. Variación en la volumen de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.

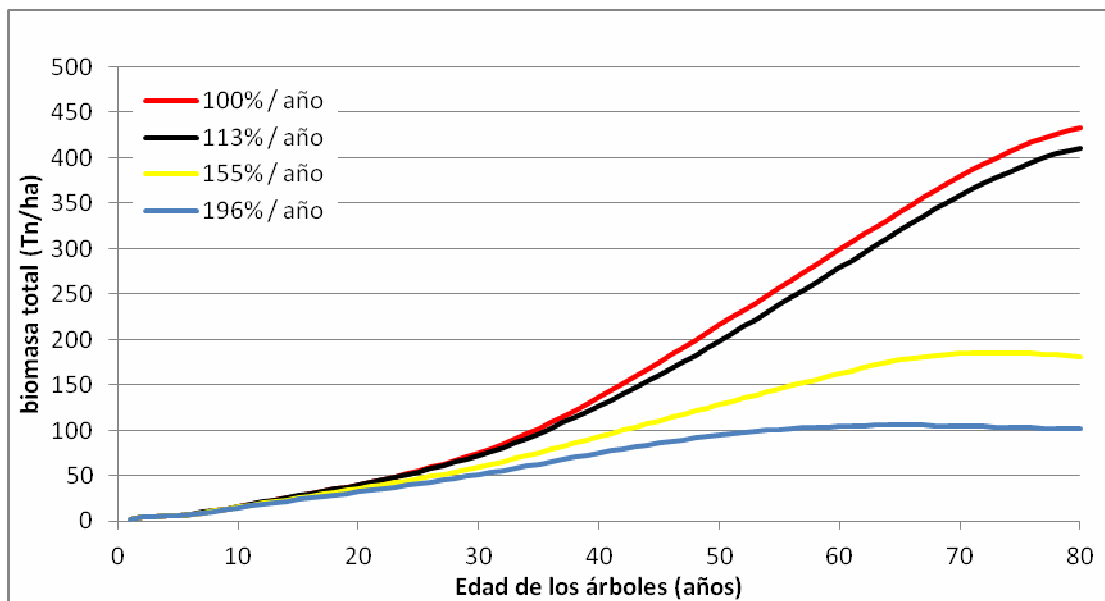


Figura 40. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la tasa de renovación de raíces finas.

La siguiente variable que se modificó fue la relación masa subterránea/masa total de los árboles. Los resultados obtenidos mostraron que el aumento de esta relación afectó de la misma forma tanto a la altura del dosel arbóreo, como a la densidad, al volumen y a la biomasa total del bosque. Dicho aumento provocó en las cuatro variables una disminución considerable, siendo esta apreciable a partir de los 25 años de vida de los árboles en el caso de la altura (Fig.41), de los 8 en el caso de la densidad (Fig. 42), de los 30 en el del volumen (Fig. 43) y de los 20 en el de la biomasa (Fig. 44). La disminución apreciada en los cuatro casos fue mucho mayor que la apreciada en el caso de Aspurz.

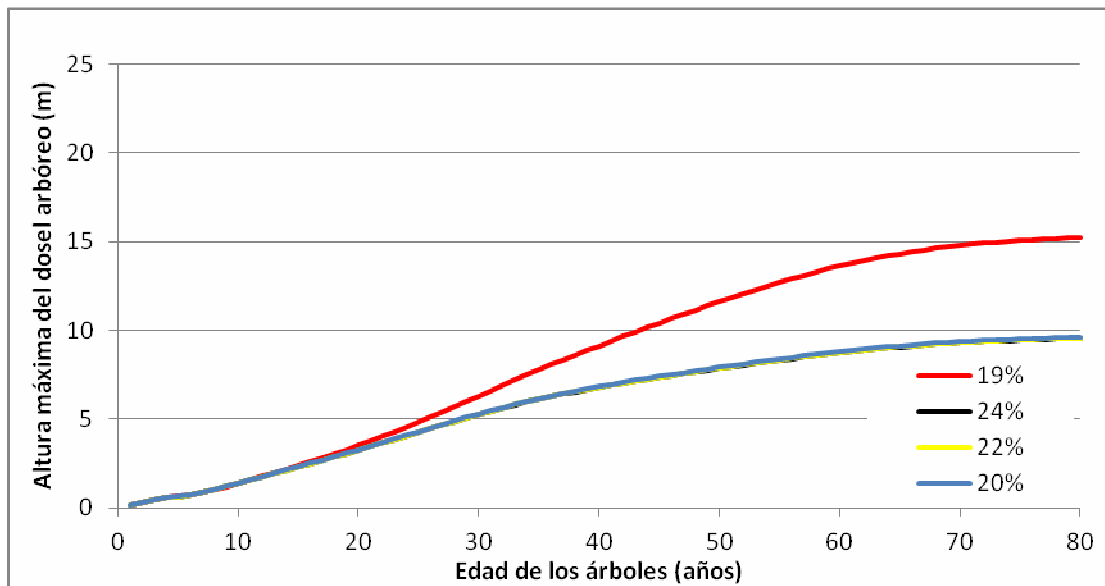


Figura 41. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.

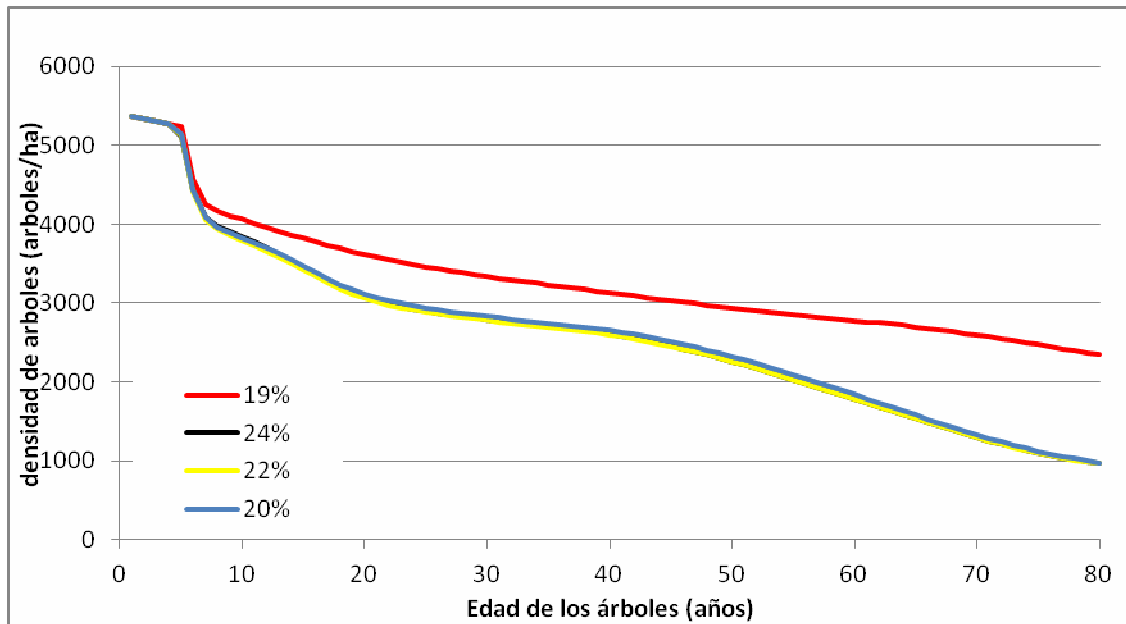


Figura 42. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.

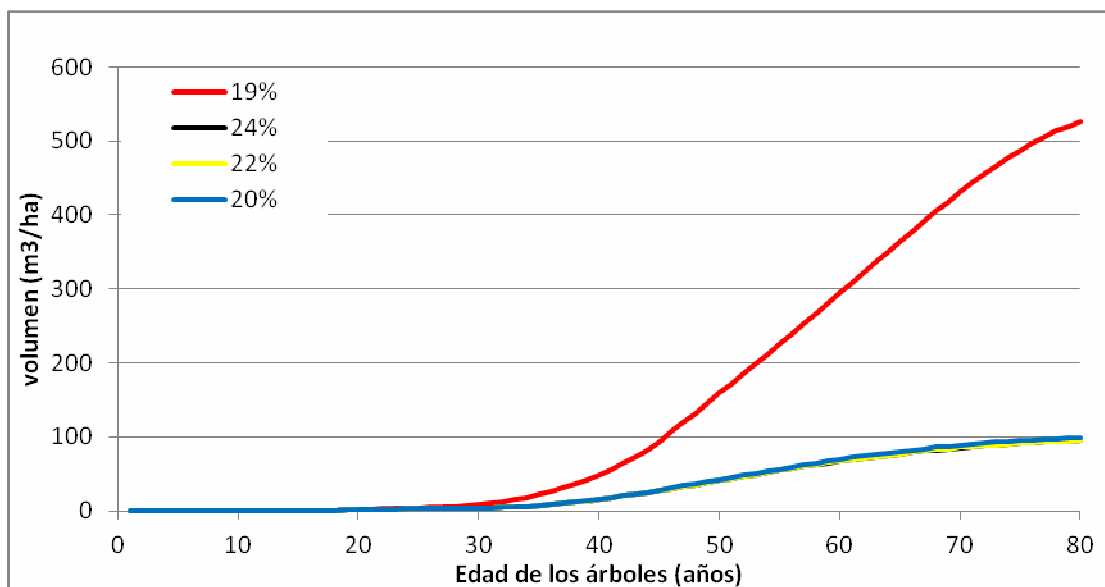


Figura 43. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.

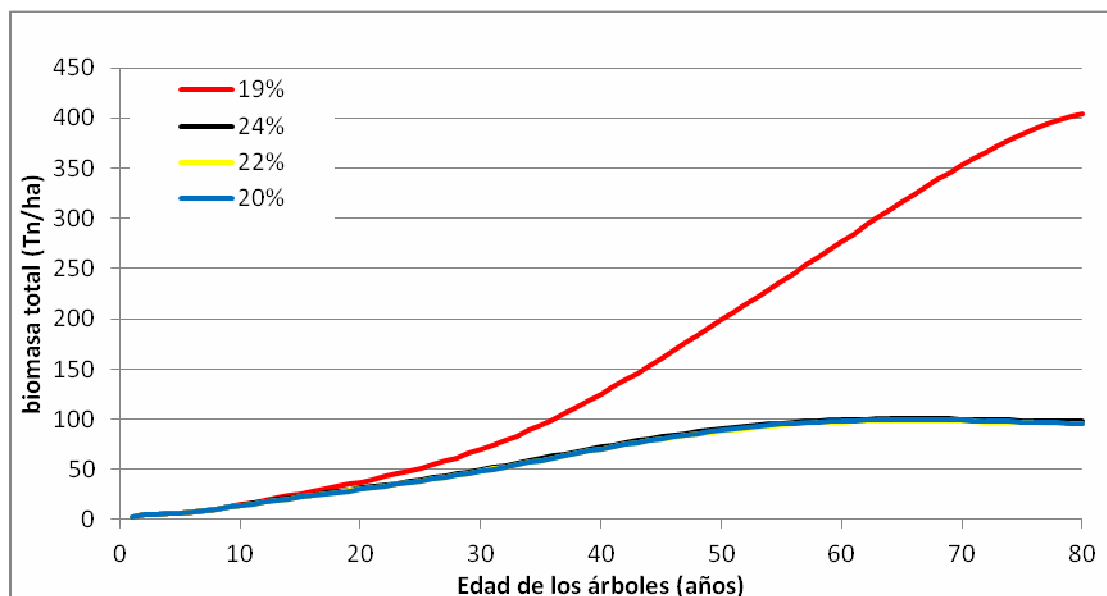


Figura 44. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la relación masa subterránea/masa aérea.

Por último se modificó la concentración de nitrógeno de las raíces finas en el modelo. Ante un aumento de dicha concentración se observó que tanto la altura máxima del dosel arbóreo (Fig. 45), como el volumen (Fig. 47) y la biomasa (Fig. 48) aumentaron, siempre que la concentración no superase valores del 0,52 % ya que como se observa en las figuras, con una tasa de 0,765% se produjo el efecto contrario, es decir, que tanto la altura como el volumen y la biomasa disminuyeron. La densidad de los árboles (Fig. 46) no sufrió cambios significativos ante variaciones de la concentración.

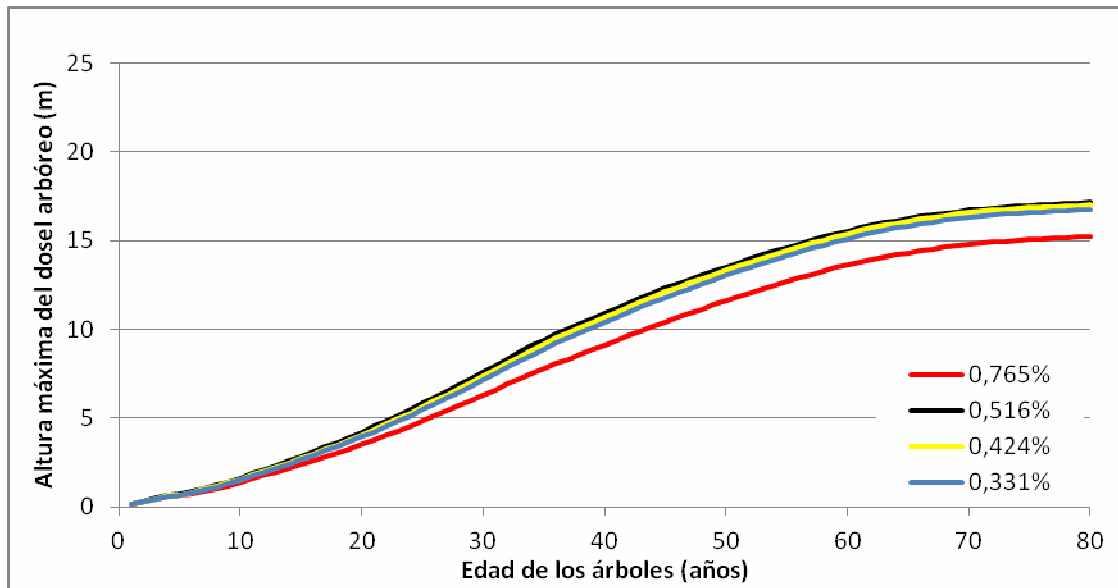


Figura 45. Variación en la altura máxima del dosel arbóreo de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.

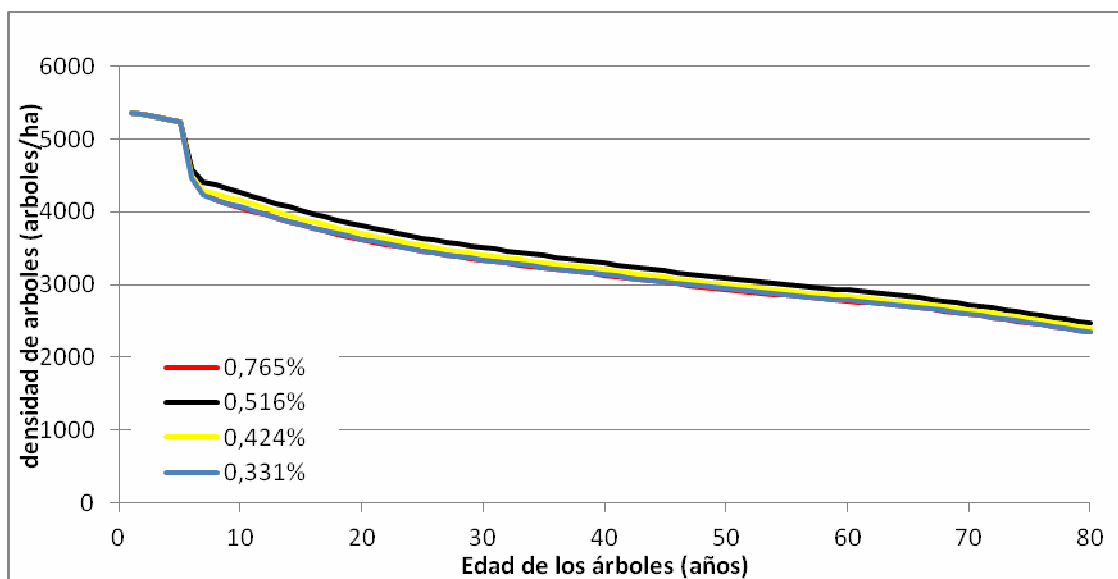


Figura 46. Variación en la densidad de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.

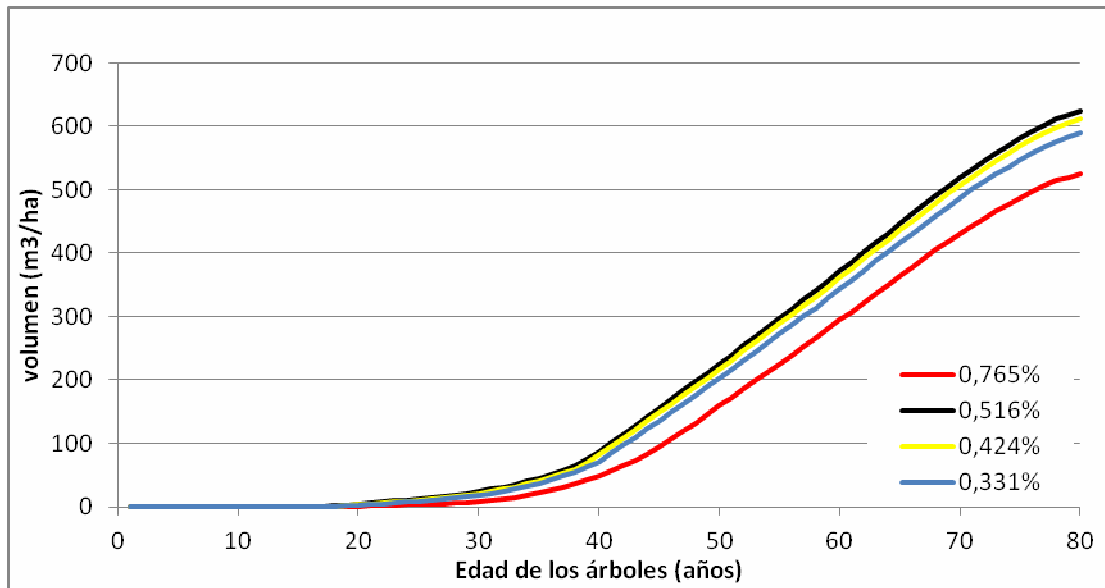


Figura 47. Variación en el volumen de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.

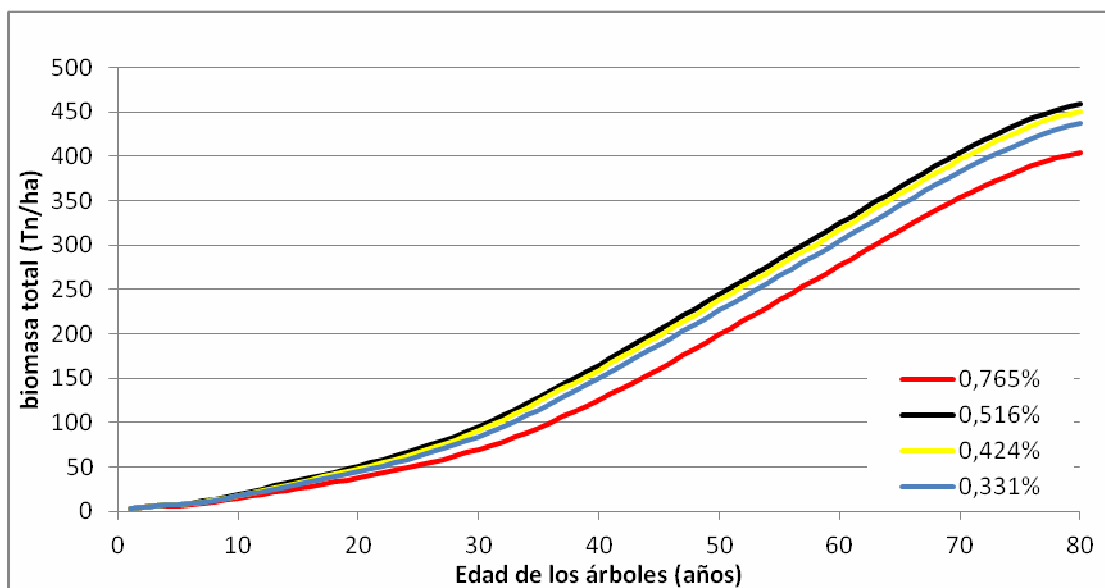


Figura 48. Variación en la biomasa de los árboles de Garde al variar la concentración de nitrógeno de las raíces finas.

5. DISCUSION

El modelo FORECAST se utiliza para evaluar la sostenibilidad del manejo forestal durante rotaciones múltiples bajo una variedad de manejos y regímenes de perturbación naturales definidos por el usuario. En este estudio en concreto se ha realizado un análisis teórico para estudiar la sensibilidad del modelo a distintos parámetros que definen la biomasa y el ciclo de nutrientes en la parte subterránea del ecosistema. Para ello, calibré el modelo varias veces para observar los cambios que se producirían en las predicciones de unas variables objetivo seleccionadas por su importancia silvícola (altura, densidad, volumen y biomasa de árboles) frente a variaciones en las cuatro variables en estudio (tasa de descomposición de humus, tasa de renovación de raíces finas, relación masa subterránea/masa total y concentración de nitrógeno en raíces finas).

Aunque los modelos forestales describen relaciones teóricas de ecología que son aplicables a todos los bosques, para utilizar un modelo es necesario calibrarlo para unas condiciones específicas (Kimmins et al. 2010). Por esta razón, en este trabajo se ha aplicado el modelo en dos bosques del Pirineo navarro con diferentes valores para poder apreciar las diferencias que se producen ante las mismas variaciones en los parámetros de calibración descritos anteriormente. Los sitios utilizados han sido Aspurz y Garde, siendo este último el de menor calidad. Dicho de otra forma, el bosque de Garde proporciona menos recursos (luz, nutrientes, temperatura o agua) necesarios para el crecimiento de los árboles que Aspurz.

En primer lugar, estudié la sensibilidad del modelo a diferentes estimaciones de la tasa de descomposición de humus, ya que en el humus del suelo forestal es donde se almacena la mayoría del nitrógeno del suelo (Stevenson 1994). Como se ha comprobado que el nitrógeno es un elemento limitante para los árboles de los bosques estudiados (Blanco et al. 2005), y además también se ha comprobado que el manejo forestal puede alterar las tasas de descomposición de la hojarasca en estos dos sitios (Blanco et al. 2011), es posible que el crecimiento de los árboles de estos sitios se vea afectado por la velocidad a la que se descompone el humus. Por lo tanto, es importante comprobar si el modelo es capaz de detectar este posible

efecto. Los valores introducidos en el modelo para la tasa descomposición de humus fueron 1,1%, 1,2%, 1,3% y 1,4% masa perdida/año, un rango que parece adecuado según los valores descritos para otros bosques (Prescott et al. 2000, BergyMcClaugherty2007).

En general, el aumento de la tasa de descomposición de humus no produjo variaciones significativas al estimar en el ecosistema de Aspurz las variables objetivo estudiadas (número de árboles, altura dominante, volumen de mercado y biomasa arbórea total). Sin embargo, aplicando en el modelo el mismo aumento para Garde sí se apreciaron variaciones en los árboles con el paso de los años.

En Aspurz la altura dominante del dosel arbóreo, el volumen y la biomasa total arbórea del bosque sufrieron una ligera variación positiva a partir de los 30 años de vida de los árboles, momento hasta el cual no se observó variación. Sin embargo, esta variación apenas fue apreciable y no se puede considerar significativa ya que con la máxima variación en la tasa (es decir, pasando de un valor de 1,1%/año a 1,4%/año) la altura dominante al final del turno de 80 años aumentó aproximadamente un metro, el volumen aumentó unos 20m³/ha y la biomasa unas 10Mg/ha. La densidad de árboles de Aspurz no reflejó ningún cambio ante estas variaciones en la tasa. Esta falta de respuesta significativa en el crecimiento de los árboles a cambios en la tasa de descomposición de humus puede ser una indicación de que los árboles simulados para este sitio no tienen una limitación importante de nitrógeno, y por lo tanto el que se descomponga el humus de una forma más o menos rápida no tiene mucho efecto sobre las tasas de crecimiento estimadas por el modelo. Los resultados de Blanco et al. (2005) podrían apoyar este razonamiento, ya que estos investigadores estimaron que la limitación por nitrógeno en Aspurz se produciría a largo plazo bajo tipos de gestión forestal muy intensos. Sin embargo, en el análisis de sensibilidad presentado en este trabajo se simularon los árboles creciendo de forma natural, sin ningún tipo de gestión, por lo que la situación de limitación predicha por Blanco et al. (2005) posiblemente no apareció durante la simulación.

Al simular el bosque de Garde sí se apreciaron variaciones más notables en los árboles con aumentos de la tasa de descomposición de humus. Tanto en la altura

como en el volumen y la biomasa observamos variaciones positivas ante aumentos de la tasa a partir de los 25 años de vida y en la densidad a partir de los 6 años. Con el aumento máximo en la tasa de descomposición de humus (de 1,1%/año a 1,4%/año) la altura de los árboles se incrementó en un metro, el volumen en unos 60m³/ha, la biomasa en unas 40Mg/ha y la densidad en 100 árboles/ha, aproximadamente, al final del turno de 80 años. En principio podría parecer que estas variaciones no son mucho mayores en términos absolutos que las reflejadas en Aspurz, pero hay que tener en cuenta que Garde es un bosque de menor calidad y que tanto la altura como el volumen y la biomasa del bosque de Garde son mucho menores y por tanto estas variaciones porcentualmente son mucho más significativas. Esta menor calidad (o capacidad productiva) de este bosque se debe principalmente a las temperaturas más frías en el bosque de Garde comparadas con las de Aspurz (ver materiales y métodos), que producen un periodo vegetativo más corto durante el cual pueden crecer las plantas (Urbano Terrón 1992). Además, el bosque de Garde también tiene un suelo menos profundo, con menor contenido total de nitrógeno (ver material y métodos, Huarte 2003), por lo que los cambios en la velocidad a la cual se descompone el humus y se libera nitrógeno que los árboles pueden utilizar, tienen más influencia en el crecimiento de los árboles que en Aspurz, donde los nutrientes son menos limitantes. Un efecto similar de diferencia entre sitios ha sido descrito por Blanco et al.(2005) apoyando estos resultados.

En conclusión se puede decir que el modelo no es sensible a variaciones de la tasa de descomposición de humus en el bosque de Aspurz pero sí en el de Garde. El motivo es la calidad del suelo. En Aspurz el suelo es más rico en nutrientes desde el inicio y por tanto un aumento en la tasa de descomposición de humus no lo hace mejor. Sin embargo en un suelo más pobre en nutrientes como es el de Garde, este aumento sí que refleja una mejora significativa que hace que el bosque se desarrolle mas favorablemente aumentando en altura, densidad, volumen y biomasa. Este comportamiento del modelo se adecua de forma adecuada a las observaciones de campo.

En segundo lugar, estudié la sensibilidad del modelo ante el aumento de la tasa de renovación de raíces finas ya que éstas son las encargadas de absorber el agua y los nutrientes del suelo, influyendo notablemente en el crecimiento y desarrollo de

los árboles (Schoettle y Fahey 1994, Mäkelä y Vaninen 2000). Son por lo tanto una de las partes más importantes para el desarrollo del árbol (Agren et al. 1980, Persson 1983, Baker et al. 2001).

Estudios recientes han descrito importantes diferencias en la estimación de las tasas de renovación de raíces finas, dependiendo del método utilizado para su estimación y de la separación o no de las raíces finas en raíces de primer y segundo orden (Hansson et al. 2013). Para el pino silvestre, se han dado valores promedio desde 0,40 hasta 1,88/año (o su inverso de 2,5 años a 6 meses de esperanza media de vida) (Finér et al. 2011, Hansson et al. 2013). Misresultados muestran que esta incertidumbre en la determinación de este parámetro puede tener consecuencias importantes a la hora de simular el crecimiento a largo de plazo del rodal por medio de modelos ecosistémicos. Por ejemplo, este aumento de la tasa de renovación tuvo un efecto negativo en el desarrollo del bosque tanto en Aspurz como en Garde, siendo en este último caso el efecto mucho más notable. Los valores introducidos en el modelo para la tasa de renovación fueron 100%, 113%, 155% y 196% masa raíces finas/año, lo que equivale a un rango de esperanza de vida de las raíces finas que va de aproximadamente de 6 meses a un año.

El crecimiento de las raíces finas es modificado por una compleja interacción entre las raíces y cambios en los factores ambientales, en el tipo de actividades o por la presencia de hormonas que regulan el crecimiento. No obstante, el potencial de interacción de numerosos factores afecta el crecimiento de las raíces, la temperatura o la combinación temperatura y precipitación pueden ser usados para explicar la variación observada en la masa y volumen de raíces finas. En muchos casos los factores climáticos y la latitud se correlacionan con el volumen de raíces finas, pero muy pobremente con la masa de raíces finas vivas. Esto sugiere que el clima tiene una influencia más fuerte sobre el volumen de raíces finas que sobre la masa viva de raíces finas (Vogtet al. 1997). Cuando las condiciones del clima y el lugar son constantes en una escala temporal y espacial, las tasas de descomposición son reguladas principalmente por la composición química y la estructura física de la materia orgánica.

El crecimiento de las raíces finas es mayor en suelos bien drenados y con niveles altos de nitrato (Baker et al. 2001). La proporción de raíces finas es ligeramente mayor en sitios pobres o que presentan restricciones para el crecimiento y para la penetración de raíces (Keyes et al. 1981, Berisch 1982). De las dos zonas de estudio, Garde es la que cumple con esas condiciones. En Garde también hay mayor masa de raíces finas, por lo que la velocidad de renovación será menor (Beraza 2003).

Como se puede observar en las Figuras 37-40, conforme aumenta la velocidad de renovación de raíces finas, mayor es la diferencia entre los distintos valores en las variables objetivo. Esto se debe a que cuantas más raíces haya, mayor cantidad de nutrientes y agua necesita el árbol para volver a regenerar esas raíces tras su muerte. Desde el punto de vista ecológico, una planta con mayor proporción de biomasa de raíz tendría un crecimiento más lento, pero en cambio podría tener algunas ventajas (como una mayor superficie de absorción) y una mayor supervivencia en hábitats donde los recursos del suelo (agua y nutrientes) son limitantes. La producción de biomasa radicular es una importante fracción de la producción primaria neta de los árboles, pudiendo llegar a ser un 60% de la productividad total arbórea (Helmisaari et al. 2002). Esta producción suele estar en equilibrio con la producción foliar, por lo que un aumento del aparato radicular suele suponer un descenso en el crecimiento del aparato fotosintético (Helmisaari et al. 2007). Una planta que mantiene las raíces más largas (menor tasa de renovación) asigna menos C a la producción de nuevas raíces, pero gasta más energía en el mantenimiento de las raíces (es decir, respiración, reparación, etc.), por lo que puede ser menos eficiente en la absorción de nutrientes en comparación con una raíz recién desarrollada en un suelo rico en nutrientes (Norby et al. 2000).

Cuando el modelo simula el bosque de Aspuz se observa una disminución de la altura dominante del dosel arbóreo, del volumen y de la biomasa del bosque ante aumentos de la tasa de renovación a partir de los 30 años de vida de los árboles, aproximadamente. El modelo parece no ser sensible a una reducción moderada de la esperanza de vida de las raíces (de un año o una tasa de 100% de renovación a 11 meses o 113% de renovación al año). En concreto, para observar variaciones significativas, fue necesario aumentar la tasa por lo menos a 155%/año (esperanza

de vida de unos 9 meses) ya que con variaciones menores apenas fueron apreciables. Para una tasa del 196%/año (6 meses de esperanza de vida), es decir, casi el doble de renovación de raíces finas en el año respecto del valor inicial (100%/año), se observa una disminución al final de la vida de los árboles de algo menos de dos metros de altura (fig. 21), de 163m³/ha de volumen (fig.23) y de 73Mg/ha de biomasa (fig. 24).La densidad del bosque también disminuyó ligeramente al aumentar la tasa de renovación de raíces finas casi desde el inicio de la vida de los árboles para igualarse al final de la vida de estos (fig.22).

En Garde las variaciones fueron mucho más notables ante incrementos de la tasa de renovación de raíces finas. La altura del dosel arbóreo disminuyó en unos 6 metros al final de la vida de los árboles (fig. 37) ante el máximo incremento de la tasa (de 100%/año a 196%/año). Con este mismo incremento el volumen disminuyó 570m³/ha (fig. 39) y la biomasa 332Mg/ha (fig. 40). La densidad también disminuyó al variar la tasa de renovación de raíces finas, habiendo al final de la vida de los árboles una diferencia de unos 1500 árboles/ha para la variación máxima de la tasa utilizada en el modelo (fig. 38). Para la tasa del 155%/año se observó que la disminución con respecto a los valores de 100%/año y de 113%/año no fue apenas apreciable hasta los 65 años de vida de los árboles, momento en el que esta disminución empezó a ser notable hasta alcanzar una diferencia máxima de unos 665 árboles/ha al final de su vida (fig. 38).

Tal y como ocurría al variar la tasa de descomposición de humus, las variaciones que se producen en el bosque simulado ante incrementos en la tasa de renovación de raíces finas son mucho más importantes en el caso de Garde que en el de Aspuz por lo que podemos decir que el modelo es mucho más sensible en Garde. Pero este incremento de la tasa no supone variaciones positivas en el bosque sino que tiene un efecto inverso, es decir, ante aumentos de la tasa, se observan disminuciones en los parámetros de crecimiento de los árboles estudiados en el bosque. El motivo para que se produzca este efecto negativo es que cuando las raíces finas mueren, éstas empiezan a descomponerse y por lo tanto sus nutrientes (N, P, K, etc., que forma parte de los tejidos de las raíces) se liberan al suelo y salen del árbol. Eso supone una pérdida para el árbol que tiene que compensarla absorbiendo más nutrientes del suelo.

Además, teniendo en cuenta que las raíces finas son las más importantes proveedoras de nutrientes para el árbol, si éstas acaban de renovarse, todavía no funcionan a pleno rendimiento y el árbol se ve afectado en su desarrollo (Norby et al. 2000). Por lo tanto, cuantas más veces se renueven las raíces finas, más tiempo tardan estas en volver a ser completamente productivas produciéndole un perjuicio para el árbol. Este efecto es negativo en ambos bosques pero es menos visible en el más productivo (Aspurz, mediterráneo) ya que es un suelo más rico en nutrientes, por lo que las raíces finas pueden captar más nutrientes. Este comportamiento del modelo por tanto es una aproximación adecuada de los procesos reales que suceden en la rizosfera del bosque. Sin embargo, una diferencia importante entre el modelo y la realidad es que FORECAST asume que la tasa de renovación de las raíces finas es constante a lo largo de la vida del rodal, pero está ligada a la calidad del sitio.

En tercer lugar, otra de las variables modificada en el modelo fue la relación masa subterránea/masa total. Con esta modificación se quería explorar qué parte del árbol es más importante para su crecimiento, si la parte visible encargada de realizar la función fotosintética o la parte que queda dentro del suelo que realiza la función de absorción de nutrientes y de agua. Se comprobó que ante el aumento de la relación masa subterránea/masa total en el modelo, se producía un efecto negativo tanto en el bosque de Aspurz como en el de Garde, siendo en este último los cambios mucho más pronunciados. Este efecto es esperable tanto en el modelo como en su contrapartida en el ecosistema real, ya que manteniendo la masa total del árbol constante, si la masa subterránea aumenta, la masa foliar se reduce, por lo que la actividad fotosintética y el crecimiento potencial se reducen (Helmisaari et al. 2007). Además, la masa de raíces tiene de promedio una mayor concentración de nutrientes que la masa aérea (dominada por la masa del tronco en rodales maduros, (Helmisaari et al. 2002; Hellsten et al. 2013), por lo que árboles con una mayor proporción de raíces necesitan relativamente más nutrientes para crecer. La relación masa de raíces/masa total no es constante a lo largo de la vida de los árboles, aumentando más rápidamente que el resto de la biomasa cuando los árboles son jóvenes y están colonizando el suelo, y manteniéndose después constante en rodales maduros (Janssens et al. 2005, Jagodziński y Kałucka 2011). Este efecto

está incorporado en el modelo, ya que se pueden calibrar las curvas de crecimiento de cada fracción de la biomasa utilizando valores distintos de la relación masa subterránea/masa aérea para distintas edades. Los valores que se introdujeron en el modelo para la relación masa subterránea/masa total fueron de 19%, 20%, 22% y 24%, valores muy parecidos a los descubiertos en otros estudios previos. Se puede decir entonces que se ha cubierto el rango natural posible de variación de la relación masa subterránea/masa total.

Los valores de esta relación difieren entre especies, y hay resultados contradictorios. Cannell, (1982) y Cairns, (1997) no encontraron diferencias significativas en la relación biomasa subterránea/biomasa total entre diferentes grupos de especies y establecieron un ratio general de 0,20 para especies caducifolias, independientemente de la latitud o la textura edáfica en la que se desarrollen los árboles. Ruiz-Peinado et al. (2011) calcularon los ratios para las principales especies de la Península Ibérica, obteniendo los valores de varias especies como *Quercus canariensis* (0.33), *Quercus faginea*(0.27), *Castanea sativa*(0.44), *Ceratonia siliqua*(0.45) o *Alnus glutinosa*(0.45). Todas ellas presentaron ratios similares o aún más altos que los descritos por Cairns et al. (1997). Esta diferencia podría ser explicada por el tipo de gestión que han recibido estos montes en España (cortes de la parte aérea para la extracción de leña y carbón) y la recurrencia del fuego. Ambos fenómenos estimulan el rebrote vegetativo. Además, los efectos que produce el clima árido-semiárido, que conduce a grandes y profundos sistemas radicales mejor adaptados para la captación de agua y nutrientes. Gaston et al. (1998), determinaron un ratio medio de 0,32 para bosques y sabanas en ambientes áridos y semi-áridos.

Cuando el modelo simuló el bosque de Aspurz, tanto la altura como el volumen y la biomasa siguieron el mismo patrón. Cuando el árbol es más joven, más sensible es al cambio de esta variable, ya que si aumenta la masa de raíces, al ser joven todavía no tiene demasiadas hojas para realizar la fotosíntesis y por ello crece menos. Para todas las variables objetivo se observó que el crecimiento del árbol se mantenía igual hasta la edad de 35 años, y era a partir de ahí cuando con la menor relación (19%) se obtenían los mayores valores en las variables objetivo estudiadas. Para valores superiores a 19% la altura, el volumen y la biomasa disminuyeron cuanto

mayor era la relación aunque esta disminución era muy poco apreciable. Con la máxima diferencia en la relación, es decir, de 19% a 24%, la altura disminuyó en un metro y medio aproximadamente (fig. 25), el volumen en unos 160mm³/ha (fig. 27) y la biomasa en unos 64Mg/ha (fig. 28) al final del turno de 80 años. La densidad del rodal se comportó de la misma forma, es decir, ante incrementos de la relación, la densidad disminuyó pero desde el inicio de vida de los árboles para que al final del turno casi no existía diferencia para los cuatro valores de la relación (fig. 26).

Al simular el bosque de Garde y como ocurría con las variables anteriores, los cambios fueron mucho más significativos cuando varié la relación masa subterránea/masa total. Un incremento de la relación provocó efectos negativos mucho más evidentes. En este bosque los cuatro parámetros estudiados presentaron el mismo comportamiento ante incrementos de la relación. Para el menor valor de la relación (19%) se alcanzaron los mayores valores en altura, densidad, volumen y biomasa. Para el resto de valores (20%, 22%, 24%) apenas existían diferencias. Para la máxima diferencia entre los valores de la relación, es decir, entre 19% y 24%, se observa una diferencia de unos 6 metros en la altura (fig. 41), unos 1365 árboles/ha en la densidad (fig. 42), unos 430m³/ha en el volumen (fig. 43) y unos 300Mg/ha en la biomasa (fig. 44).

Después de observar estos resultados se puede concluir que manteniendo la masa del árbol constante, cuanto mayor es la relación masa subterránea/masa total, es decir, cuanta mayor proporción suponen las raíces en la masa total del árbol, peor se comporta el rodal en cuanto a los datos de crecimiento de los árboles. Esto se debe a que manteniendo la masa del árbol constante, si aumentamos la masa subterránea, estamos dejando al árbol con menos hojas y por lo tanto tiene menor actividad fotosintética y menor crecimiento potencial (Helmisaari et al. 2007). Además si aumentamos la parte de raíces dejando la masa total constante, el árbol también tendrá menos tronco y los troncos necesitan menos nutrientes para crecer que las raíces, por tanto un árbol con más raíces necesitará más nutrientes para crecer. Esto se debe a que una de las características importantes del modelo FORECAST, es que la función que gobierna el crecimiento de los árboles depende de la cantidad de masa foliar y del N en las hojas (Kimmins et al., 1999). El N foliar es un buen estimador del tamaño y actividad del aparato fotosintético (Agren 1983).

Otros modelos forestales que utilizan para estimar el crecimiento funciones basadas en el diámetro del tronco o en el tamaño de la copa, al no depender de la masa de hojas, no pueden simular este tipo de efecto (Landsberg 2003, Kimmins et al. 2010). Este efecto negativo al aumentar la relación es menos pronunciado, como en todos los casos anteriores, en el bosque de Aspurz y vuelve a ser consecuencia de la composición de los suelos. Al tener este bosque un suelo mucho más rico, si los árboles con más raíces necesitan más nutrientes, lo tienen más fácil en el suelo de Aspurz que en el de Garde y aunque el efecto negativo se evidencia en ambos bosques, en el de Garde vuelve a ser un efecto mucho mayor.

Por último, el aumento de la concentración de nitrógeno en las raíces finas en principio produce un efecto positivo en el desarrollo del bosque pero hasta cierto nivel, ya que si esta concentración se incrementa demasiado, se produce el efecto contrario y los parámetros estudiados empiezan a descender. Las raíces finas (como ya se ha mencionado anteriormente) son importantes para el intercambio de nutrientes, por supuesto anclan y estabilizan el árbol, y actúan sobre el transporte de nutrientes y agua. Por lo tanto, también es probable que el contenido de nutrientes varíe según el tamaño de la raíz. Helmisaari (1991) informó de la disminución de la concentración de nutrientes (N, P, K y Mg) en raíz de pino con el aumento de diámetro de la raíz, y que dichas concentraciones estaban relacionadas con la edad del árbol (pero solo de forma significativa para el N). El N es uno de los nutrientes más móviles dentro de un árbol junto a P y K, y estos se concentran en los tejidos jóvenes, que son tejidos en crecimiento por lo que estos tienen una mayor concentración de nutrientes debido a su mayor demanda. Sin embargo, esta diferencia sólo es evidente hasta una edad de 65 años (Helmisaari y Siltala 1989). Las concentraciones de nutrientes tienden a ser altas en partes activas del crecimiento del árbol, como follaje, cambium y raíces finas (Livonen et al. 2006). La liberación de nutrientes por la descomposición de raíces es una vía de flujo de nutrientes importante en ecosistemas terrestres (Joslin y Henderson 1987, Fahey et al. 1988).

Los estudios de las concentraciones de nutrientes son bastante comunes (por ejemplo: Nambiar, 1987; Yin et al, 1991; Gordon y Jackson, 2000; Persson y

Ahlström, 2002; Pregitzer et al, 2002; Palviainen et al, 2004; Newman y Hart, 2006). El contenido de nutrientes en las raíces suele estar relacionado con el contenido de nutrientes del suelo (Kimmins 2004). A su vez, la concentración de nutrientes del suelo depende de las entradas y salidas de nutrientes en el ecosistema. Por ejemplo, la fertilización puede acelerar el crecimiento aéreo y radical de las plantas, modificar el contenido de nutrientes para luego cambiar la cantidad de reservas disponibles, mejorando el enraizamiento en terreno y el crecimiento, la resistencia al estrés hídrico, a bajas temperaturas y enfermedades (Landis 1985, Van den Driessche 1991, 1992, Timmer y Aidelbaum 1996, Haase y Rose 1997, Shaw *et al.* 1998, Malik y Timmer 1998, Grossnickle 2000). Según diversos autores (Navarro y Pemán 1997, Peñuelas y Ocaña 2000), la concentración de cada nutriente en la solución del medio de cultivo es el aspecto más importante a la hora de influenciar el contenido de nutrientes en las raíces. Una concentración demasiado baja reduce el crecimiento, mientras que concentraciones altas producen excesos de salinidad y afectan el crecimiento y calidad de las plantas.

Hay estudios de raíces finas que muestran una relación inversa entre fracción de la raíz y la concentración de nutrientes. Gordon y Jackson (2000) observaron la disminución de las concentraciones de N, P y Mg al aumentar el diámetro de raíz, al evaluar los datos de las raíces finas de 56 estudios. La tendencia fue similar para K y Ca, pero sin embargo no fue significativo. Nambiar (1987) también observó una relación inversa entre las concentraciones de nutrientes y el aumento de diámetro de raíz para K, P y Ca en *Pinus radiata*, sin embargo, las concentraciones de K y Mg se incrementaron con el aumento de diámetro de la raíz.

Gordon y Jackson obtuvieron como resultado un valor de 11 gr/Kg de peso seco para la concentración de nitrógeno en pinos, mientras que Yin et al (1991) describieron 9,4 gr/Kg de peso seco para robles. Estos valores son mayores que los que se han usado en el estudio de sensibilidad (que van de 3,3 a 8,7 gr/Kg), por lo que el estudio de sensibilidad está probablemente estimando una influencia incluso menor de la que pudiera tener la concentración de N en el crecimiento, ya que si la concentración en el modelo hubiera sido de 11 gr/Kg de peso seco (como los datos de Gordon y Jackson), los árboles hubieran crecido incluso menos, al necesitar más N para que crezcan las raíces.

Las concentraciones de nutrientes en las raíces finas son altas en comparación con otras fracciones del árbol, y las concentraciones de raíz incluso puede ser más altas que las del follaje (Meier et al. 1985). Las raíces finas tienen una corta vida útil, la cual es ampliamente influenciada por una serie de factores como la estacionalidad, la herbivoría, la asignación de los hidratos de carbono y la disponibilidad de nutrientes (Eissenstat y Yanai, 1997). Con respecto al contenido de nutrientes, hay evidencias para apoyar la hipótesis de que la vida útil de la raíz disminuye a medida que aumenta el contenido de N (Hendricks et al. 1993).

Los valores introducidos en el modelo para la concentración de nitrógeno en las raíces finas han ido desde 0,331% hasta 0,876 %. Estas variaciones, tal y como ocurría en todos los casos anteriores, son más evidentes en el bosque de menos calidad, es decir, el de Garde. En Aspurz, ante un aumento de dicha concentración apreciamos un ligero aumento en la altura del dosel arbóreo. Pero este aumento en la altura se produce con aumentos en la concentración de nitrógeno de hasta el 0,516%. Para el siguiente valor de concentración (0,765%) observamos el efecto contrario, es decir, una disminución de la altura. Ante un aumento de la concentración de 0,331% a 0,516% observamos un incremento en la altura de casi un metro y si la aumentamos hasta 0,765%, la altura vuelve a ser igual que con la concentración inicial, 0,331%, (fig. 29). El motivo es que el nitrógeno es un nutriente necesario para el crecimiento del árbol pero que en exceso en la raíz no solo no tiene efecto positivo, sino que produce el efecto inverso. El nitrógeno está directamente relacionado con la actividad fisiológica, por lo que cuanto mayor sea la cantidad de nitrógeno en las raíces, mayor actividad tendrán éstas. Esta mayor actividad, implica que las raíces necesitan obtener mayor cantidad de nutrientes y agua del suelo para el desarrollo del árbol, y es aquí donde entra en juego el factor geográfico, es decir, la localización donde se esté realizando el estudio. Si el lugar de estudio es un lugar rico en nutrientes (Aspurz), no habrá ningún problema en el crecimiento del árbol, pero si es un lugar pobre en nutrientes (Garde), estos son limitados y el árbol no podrá hacer frente a su demanda por lo que el árbol se verá afectado en su crecimiento.

En la densidad de árboles no se aprecia cambio significativo ante la variación de concentración de nitrógeno en las raíces finas (fig. 30). El comportamiento del volumen y de la biomasa es muy parecido a lo que ocurre con la altura ante aumentos de la concentración de nitrógeno en las raíces finas (fig.31, fig. 32). Hasta los 10 años de vida de los árboles, dicho aumento no provoca ninguna diferencia apreciable entre escenarios, pero a partir de este momento y hasta aproximadamente una edad de 60 años, el aumento de la concentración produce una ligera variación positiva del volumen y de la biomasa, pero como ocurría con la altura, este aumento se produce en niveles de concentración de hasta el 0,516% ya que para el siguiente nivel (0,765%) observamos una reducción tanto en el volumen como en la biomasa.

Para un incremento en la concentración de 0,331% a 0,516% se produce un incremento de unos 20m³/ha en el volumen a los 35 años de vida de los árboles y si dicha concentración se aumenta hasta 0,765% observamos una disminución de unos 7 m³/ha con respecto del valor inicial. Cuando el árbol alcanza los 64 años, el efecto se empieza a invertir, como he mencionado anteriormente, para que al final de la vida de los árboles con la concentración de 0,765% el volumen es de 10m³/ha más que para la concentración de 0,516% (fig. 31). El comportamiento en la biomasa es similar. Para un aumento de la concentración de nitrógeno de 0,331% a 0,516% se produce un incremento en la biomasa de 10 Mg/ha a los 30 años de vida pero si aumentamos la concentración hasta el siguiente valor (0,765%) se produce una disminución de unos 8 Mg/ha. Cuando el árbol alcanza los 57 años de vida el efecto se empieza a invertir para que al llegar al final de su vida con una concentración de 0,765% la biomasa se encuentre 14 Mg/ha por encima que con la concentración de 0,516%.

En Garde se pueden observar efectos similares a los de Aspurz ante incrementos en la concentración de nitrógeno en las raíces finas, pero de mayor intensidad, porque como ya he comentado anteriormente, es un bosque más sensible ante los cambios relacionados con la disponibilidad de nutrientes. Esto se debe a que Garde es un escenario de peor calidad y los incrementos de los nutrientes del suelo hacen que observemos cambios positivos mucho más relevantes que en un suelo que ya tenía inicialmente mucha mejor calidad como es el de Aspurz.

Al incrementar la concentración de nitrógeno en las raíces finas de los pinos en el bosque de Garde se aprecia que tanto la altura máxima del dosel arbóreo (fig. 45), como el volumen (fig. 47) y la biomasa (fig. 48) aumentan, siempre que la concentración no supere valores del 0,516% ya que como se observa en las figuras, con una tasa de 0,765% se produce el efecto contrario, es decir, que tanto la altura como el volumen y la biomasa disminuyen. Ante un incremento de la concentración de 0,331% a 0,516% la altura aumenta algo menos de medio metro al final de la vida de los árboles (fig. 45), el volumen aumenta en unos 34m³/ha (fig. 47) y la biomasa en unas 20 Mg/ha (fig. 48). Pero si se aumenta la concentración hasta 0,765%, la altura disminuye en un metro y medio aproximadamente respecto del valor inicial, el volumen unos 65m³/ha y la biomasa en unas 30 Mg/ha. La densidad de los árboles (fig. 46) no sufre cambios significativos ante variaciones de la concentración.

6. LIMITACIONES DEL MODELO

Como es el caso con todos los modelos, FORECAST tiene varias limitaciones en su aplicación que debe ser considerada por el usuario.

1. Muchas de las representaciones de procesos del suelo en FORECAST son relativamente simplistas, por lo que no es posible simular procesos fisiológicos complejos, como la limitación a la fotosíntesis por cambios en la radiación solar o la concentración de CO₂.
2. La falta de representación de horizontes de suelo, mezcla de suelo y distribución espacial de las raíces limita la habilidad de FORECAST en el análisis de los problemas de compactación y erosión de suelo.
3. La proporción de crecimiento relativa de individuos es limitada, en la parte aérea, principalmente por la disponibilidad de luz, y en la parte subterránea, por la disponibilidad de nitrógeno.
4. El modelo no considera directamente otros factores, como la humedad y limitaciones de temperatura que pueden tener un efecto importante en el crecimiento y desarrollo del rodal.
5. FORECAST no simula el clima de forma directa, por lo que no es sensible a cambios del clima potenciales asociados con el calentamiento global.
6. Los efectos de temperatura y humedad en los procesos de descomposición no se simulan. Por lo tanto deben mantenerse datos empíricos de las tasas de descomposición para cada región del clima en que el modelo será usado.

7. El enfoque del modelo para estimar la producción de hojarasca puede resultar en una sobreestimación de la hojarasca en los primeros pasos de tiempo de la simulación, y esto puede contribuir a los valores altos de la eficacia de nitrógeno de follaje (ENF) temprano en la simulación. Esta sobreestimación en las proporciones de hojarasca, sin embargo, se aplica a una biomasa muy pequeña por lo que con respecto a las simulaciones de duración de una rotación, el error involucrado debe ser muy pequeño.

8. La representación del dosel del árbol en FORECAST como una “manta opaca,” (los doseles del árbol individuales y sus situaciones horizontales no son simulados; la distribución vertical de follaje en el dosel si lo es), genera algunas limitaciones para la simulación del crecimiento del árbol individual, respuesta a las claras y podas y al manejo del rodal de edad mixto.

9. Tampoco se simulan las propiedades físicas del suelo (densidad, porosidad, textura, etc.) que también influyen en el desarrollo de las raíces, sobre todo las finas.

A pesar de estas limitaciones, la experiencia hasta la fecha indica que, dentro de los límites del diseño del modelo, FORECAST realiza su función y que puede administrarse la mayoría de sus objetivos perseguidos como un simulador de manejo ecosistémico a nivel de rodal.

Por último, los resultados de esta investigación sólo han considerado los ciclos de nutrientes asociados a *P. sylvestris*, mientras que los efectos del sotobosque que pueden tener una influencia en la retención de nutrientes y reducir la lixiviación se han ignorado. En segundo lugar, en esa investigación las raíces se han simulado de una forma simplificada. Pese a la baja sensibilidad mostrada por el modelo, la descomposición de las raíces muertas y exudados deben describirse adecuadamente como pueden constituyen un insumo importante de la biomasa del suelo (Beets et al. 1999).

7. CONCLUSIONES

Este trabajo presenta un ejemplo de análisis de sensibilidad de un modelo ecosistémico aplicado al estudio de la biomasa subterránea, y su potencial aplicación tanto para explorar el comportamiento de un modelo y compararlo con los procesos ecológicos que trata de emular, así como para ayudar en la delineación de un plan de calibración más ajustado a las necesidades del modelo.

De los parámetros estudiados se observa:

- El aumento de la tasa de descomposición de humus no produce cambios significativos en el crecimiento de los árboles en Aspurz, mientras que tiene efectos positivos en Garde.
- El aumento de la tasa de renovación de las raíces finas produce efectos negativos en los dos rodales, pero son mayores en Garde.
- El aumento de la relación masa subterránea/masa total tiene efectos similares a los producidos por el aumento de la tasa de renovación de raíces finas, negativos en Aspurz pero más negativos en Garde.
- El aumento de la concentración de N en las raíces finas provoca efectos positivos en el crecimiento de los árboles en los dos rodales pero solo hasta cierto valor, a partir del cual, el efecto se invierte y comienza a ser negativo para el desarrollo del bosque.

De estos resultados podemos concluir que la tasa de renovación de raíces finas es el parámetro más influyente en las estimaciones del modelo de crecimiento de los árboles, seguido de la concentración de N en las mismas, siendo la relación biomasa subterránea/total y la tasa de descomposición de humus los parámetros a los cuales el modelo es menos sensible.

Además, el modelo es más sensible a los parámetros definidores del componente subterráneo de la masa arbórea y a la tasa de descomposición de humus cuando simula un sitio de menor capacidad productiva y mayor limitación por nutrientes (Garde). Esto se debe a que los cuatro parámetros definen la masa de raíces e influyen en determinar las necesidades nutritivas de los árboles. Si estas

necesidades se incrementan al aumentar el valor de cualquiera de los cuatro parámetros analizados, la limitación al crecimiento de los árboles se hace más aguda y la importancia de estos parámetros crece a la hora de estimar el crecimiento final.

8. RECOMENDACIONES

Tras la realización de este trabajo donde se ha estudiado a través del modelo la variación del crecimiento del bosque ante la modificación de diversas variables y analizando la respuesta obtenida, se puede ofrecer una recomendación general para futuros estudios.

Señalo la necesidad de estimar de forma local la tasa de renovación de raíces finas, especialmente en los sitios con menor disponibilidad de nutrientes, dado los potenciales efectos importantes sobre las proyecciones de crecimiento generadas por el modelo. En un estudio de campo, una estimación de esta tasa sería fácilmente ligada a una medición de la concentración de N en las raíces finas. Esta estrategia de muestreo de campo y calibración sería potencialmente más efectiva que la realización de estudios para reducir la incertidumbre en la relación biomasa subterránea/total y la tasa de descomposición de humus.

Además de esta recomendación general, se puede recomendar también para próximos estudios una ampliación de la búsqueda bibliográfica sobre la tasas de descomposición de restos leñosos y de humus. La primera no se ha tenido en cuenta en este trabajo por la falta de obtención de datos en la revisión y creo que podría ser de utilidad ver cómo afecta su variación al desarrollo del bosque. La segunda, aunque si se ha estudiado en el presente trabajo, no se ha hecho con datos obtenidos en la búsqueda por ausencia de estos, sino con los datos obtenidos de un estudio preliminar (Blanco et al. 2013).

9. REFERENCIAS CITADAS EN EL TEXTO

- Agren, G.I., Bossata, E. 1996.**Theoretical Ecosystem Ecology.Understanding elements cycles.Cambridge University Press, Cambridge.
- Agren, G.I., Hyvönen, R. 2003.**Changes in carbon stores in Swedish forest soils due to increased biomass harvest and increased temperatures analysed with a semi-empirical model. *Forest Ecology and Management* 174, 25-37.
- Agren, G.I., Mcmurtrie, R.E., Parton, W.J., Pastor,J., Shugart, H.H. 1991.**State-of-the-Art of models of production-decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems. *Ecological Applications* 1, 118-138.
- Aizpuru, I. Aseginolaza, C., Uribeechavarría, P.M. y Urrutia, P. 1999.**Claves ilustradas de la flora del País Vascoy territorios limítrofes. Servicio Público Gobierno Vasco. Vitoria.
- Ávila, A. 1999.** Biogeochemical models. Páginas 297-312 en F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreenoak forests*, Springer-Verlag.Berlín.
- Barclay H.J., Hall, T.H. 1986.** Shawn: A model of Douglas-fir Ecosystem Respose to Nitrogen Fertilization and Thinning: A Preliminary Aproach. Forestry Canada, Pacific Forestry Centre, Victoria B.C., 30 pp.
- Berg, B. McClaugherty C. 2007.** PlantLitter: Decomposition, Humus Formation, CarbonSequestration. Springer, New York.338 p.
- Berisch, C. 1982.** Root biomass and surface area in tree successional tropical forests. *Can.J.For.Res.* vol. 12., p. 699-704.
- Bi, J., Blanco, J.A., Seely, B., Kimmins, J.P., Ding, Y., and Welham. 2007.** Yield decline in Chinese-fir plantations: A simulation invertigation with implications for model complexity. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1615-1630.
- 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.
- Blanco, J.A. 2007.**The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models. *Ecological Modelling* 209 (2-4), 65-77.

- Blanco, J.A. 2011.** Forest may need centuries to recover their original productivity after continuous intensive management: An example from Douglas-fir stands. *Science of The Environment* 437, 91-103.
- Blanco, J.A. y González, E. 2010a.** El legado del manejo forestal en bosques tropicales: análisis de su influencia a largo plazo por medio de modelos ecosistémicos. *Forest Systems* 19 (2), 249-262.
- Blanco, J.A. y González, E. 2010b.** Exploring the sustainability of current management prescriptions for *Pinus caribaea* plantations in Cuba: a modelling approach. *Journal of Tropical Forest Science* 22 (2), 139-154.
- 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 (3), 397-414.
- Blanco J.A., Imbert J.B., Castillo F.J. 2013.** Cambios diferenciales en el crecimiento de bosques de pino silvestre como consecuencia del cambio climático. 6º Congreso Forestal Español, Vitoria, Junio 10-14.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Ozcáriz, A., Castillo, F.J. 2003.** Decomposition and nutrient release from *Pinus sylvestris* L. Leaf litter in stand with different thinning intensity (2000-2002). I.U.F.R.O. Meeting "Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western Pyrenees (Navarra, España)". Pamplona, España. Septiembre 15-19.
- 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. *For. Ecol. and Management* 213, 209-228.
- Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C., Kimmins, J.P., Seebacher, T.M. 2007.** Testing the performance of a forest ecosystem model (FORECAST) against 29 years of field data in a *Pseudotsuga menziesii* plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1808-1820.
- Blanco, J.A., Wei, X., Jiang, H. 2012.** Impacts of enhanced nitrogen deposition and soil acidification on biomass production and nitrogen leaching in Chinese fir plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 42, 437-450.
- Blanco, J.A., Welham, C., Kimmins, J.P., Seely, B., Maily, D. 2009.** Guidelines for modeling natural regeneration in boreal forests. *Forestry Chronicle*. 85: 427- 439.

- Blanco, J.A., Zavala, M.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2005.**Evaluation of thinning sustainability using a nutrient cycling simulation model.*Forest Ecology and management* 213,209-228.
- Bossel, H., Schafer, H. 1989.**Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics and application to tropical acacia and European spruce. *Ecological Modelling* 48, 221-265.
- Cairns, M.A., S. Brown, E.H. Helmer and G.A. Baumgartner.1997.**Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111:1–11
- Cannell M. G. R. 1982.**World Forest Biomass and Primary Production Data.Academic Press. London. 391 pp
- Chapin, F.S. III, Matsony, P.A., Mooney, H.A. 2002.**Principles of terrestrial ecosystem ecology.Springer, Nueva York.
- Del Arco, J.M., Escudero, A. y Garrido, M.V. 1991.** Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senesceing leaves.*Ecology* 72: 701-708.
- Del Río, M. y Montero, G. 2001.** Modelo de simulación de claras en masas de *Pinus sylvestris* L. Monografías I.N.I.A. Forestal Nº 3, Madrid.
- Dixon, R.K., Meldahl, R.S., Ruark, G.A., Warren, W.G. 1990.**Process Modelling of Forest Growth Responses to Environmental Stress Timber Press, Portland, OR, 422 pp.
- Eissenstat, D. M., and R. D. Yanai. 1997.** The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research* 27:1–60.
- Elósegui, A.J., Guenderáin C.P. y Redón H.F. 1980.** Navarra guía ecológica y paisajística. Caja de Ahorros de Navarra. Pamplona.
- Fahey T.J., Hughes J.W., Pu M. and Arthur M.A. 1988.** Root decomposition and nutrient flux following whole-tree harvest of northern hardwood forest. *Forest Sci.* 34: 744–768.
- Fisher, R.F. y Binkley, D. 2000.**Ecology and management of forest soils.John Wiley & Sons, INC., Nueva York.
- Floristán, S.A. 1995c.** Valles pirenaicos transversales. Geografía de Navarra. Lascomarcas-1. Editado por Diario de Navarra. Pamplona.
- Freer-Smith, P. 2001.** Environmental stresses to forests. Páginas: 282-300 en J. Evans (editor). *The forest handbook*.Volume 1.An overview of forest science. Blackwell Science Ltd., Malden.

- Galindo-Leal, C y Bunnell, F.J. 1995.** Ecosystem management: implications and opportunities of a new paradigm. *Forestry Chronicle* 71, 601-606.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. & Spicer, J.I. 1998**Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution* 13, 70–74.
- Gordon W.S., Jackson R.B.2000.** Nutrient concentrations in fineroots. *Ecology* 81:275–280
- Grote, R., Suckow, F., Bellman, K. 1998.** Modeling of carbon, nitrogen and water balances in Scots pine stand. In: Hütll, R.F., Bellmann, K. (Eds.), *Changes of atmospheric effects on forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, London , pp. 251-281.
- Hellsten, S., Helmisaari, H.-S., Melin, Y., Skovsgaard, J.P., Kaakinen, S., Kukkola, M., Saarsalmi, A., Petersson, H., Akselsson, C. 2013.** Nutrient concentrations in stumps and coarse roots of Norway spruce, Scots pine and silver birch in Sweden, Finland and Denmark. *Forest Ecology and Management*, 290:40-48.
- Helmisaari, H.-S., Derome,J. Nöjd, P., Kukkola, M. 2007.**Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. *Tree physiology* 27:1493-1504.
- Helmisaari, H.-S., Siltala, T., 1989.**Variations in nutrient concentrations of *Pinussylvestris* stems. *Scand. J. For. Res.* 4, 443–451.
- Hendricks, J. J., K. J. Nadelhoffer, and J. D. Aber. 1993.**Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling.*Trends in Ecology and Evolution* 8:174–178
- Imbert, J.B, Blanco, J.A., Castillo, F.J. 2008.**Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* 479-506. Valladares (F., ed.).Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S.A. Madrid.
- Ingestad, T. 1979.**Mineral nutrient requirements of *Pinus Sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiologica planta-rum* 45:373-380.
- Joslin, J.D. and Henderson, G.S. 1987.** Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *For. Sci.*, 33: 330-346.
- Keyes, M.R. and C.C. Grier. 1981.** Above- and below-ground netproduction in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivitysites. *Can. J. For. Res.* 11:599--605

- Kimmins, J.P. 1988.** Community organization: methods of study and prediction of the productivity and yield of forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 66, 2654-2672.
- Kimmins, J.P. 1990.** Modelling the sustainability of forest production and yield for a changing and uncertain future. *Forestry Chronicle* 66, 271-280.
- Kimmins, J.P. 1997.** *Forest ecology. A foundation for sustainable management.* Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Kimmins, J.P. 2004.** *Forest Ecology. A foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry, 3rd Edition,* Prentice Hall, New Jersey. 380pp.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A. Seely, B., Welham, C. 2008.** Complexity in Modelling Forest Ecosystems; How Much is Enough? *Forest Ecology and Management*, 256: 1646-1658.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C. y Scoullar, K. 2010.** *Forecasting Forest Futures: A Hybrid Modelling Approach to the Assessment of Sustainability of Forest Ecosystems and their Values.* Earthscan Ltd. Londres.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A., Zhong, A., Seely, B., Welham, C. 2006.** Biofuels as an ecosystem management non-timber forest product: Assessing the tradeoffs. IEA Bioenergy workshop. *Biofuel and Bioenergy: Challenges and opportunities.* Vancouver, Canadá, Agosto 28-Septiembre 1.
- Kimmins, J.P., Maily, D., Seely, B. 1999.** Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST. *Ecological Modelling* 122, 195-224.
- Kirschbaum, M.U.F. 1999.** CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. *Ecological Modelling* 118, 17-59.
- Komarov, A., Chertov, O., Zudin, S., Nadporozhskaya, M., Mikhailov, A., Bykhover, S., Zudina, E., Zoubkova, E. 2003.** EFIMOD 2- a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling* 10.373-392.
- Korzukhin, M.D., Ter-Mikaelian, M.T., Wagner, R.G. 1996.** Process versus empirical models: which approach for forest ecosystems management? *Canadian Journal of Forest Research* 26, 879-887.
- Landsberg, J. 2003.** Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 385-397.

- Landsberg, J.J. y S.T. Gower 1997.** Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press, San Diego.
- Livonen, S., Kaakinen, S., Jolkkonen, A., Vapavuori, E., Linder, S., 2006.** Influence of long-term nutrient optimisation on biomass, carbon and nitrogen acquisition and allocation in Norway spruce. *Can. J. For. Res.* 36, 1563–1571.
- Mäkipää, R., T. Karjalainen, A. Pussinen, M. Kukkola, S. Kellomäki y E. Mälkonen. 1998.** Applicability of a forest simulation model for estimating effects of nitrogen deposition on a forest ecosystem: Test of the validity of a gap-type model. *Forest Ecology and Management* 108: 239-250.
- Meier, C. E., C. C. Grier, and D. W. Cole. 1985.** Below- and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands. *Ecology* 66:1928–1942.
- Mohren, G.M.J. y Burkhardt, H.E. 1994.** Contrast between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *Forest Ecology and Management* 69, 1-5.
- Monserud, R.A. 2003.** Evaluating Forest Models in a Sustainable Forest management context. *FBMIS Volume 1*, ISSN 1740-5955, 35-47.
- Morris, D.M., Kimmins, J.P., Duckert, D.R. 1997.** The use of soil organic matter as a criterion of the relative sustainability of forest management alternatives: a modelling approach using FORECAST. *Forest Ecology and Management* 94, 61-78.
- Nambiar, E. K. S. 1987.** Do nutrients retranslocate from fineroots? *Canadian Journal of Forest Research* 17:913–918.
- Nason, G.E. y Myrold, D.D. 1992.** Nitrogen fertilizers: Fates and environmental effects in forest. Páginas 67-81 en H.N. Chappell, G.F. Weetman, y R.e. Miller (editores). *Forest fertilization: sustaining and improving nutrition and growth of western forest.* Institute of forest resources, Contrib. No. 73. University of Washington, Seattle, Washington.
- Newman, G.S., Hart, S.C. 2006.** Nutrient covariance between forest foliage and fineroots. *For. Ecol. Manage.* 236, 136–141.
- Norby, R.J., Long, T.M., Hartz-Rubin, J.S. and O'Neill, E.G. 2000.** Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO₂-enriched atmosphere. *Plant and Soil* 224: 15-29.

- Nuttle, T., Bredeweg, B., Salles, P., Neumann, M., 2009.** Representing and managing uncertainty in qualitative ecological models. *Ecological Informatics* 4 (5–6), 358–366.
- Palviainen, M., Finér, L., Kurka, A.-M., Mannerkoski, H., Piirainen, S., Starr, M., 2004.** Release of potassium, calcium, iron and aluminium from Norway spruce, Scots pine and silver birch logging residues. *Plant Soil* 259, 123–136.
- Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C., Ojima, D.S. 1987.** Analysis of factors controlling soil organic matter levels in great plains grasslands. *Soil Science Society of American Journal* 51, 1173-1179.
- Pastor, J. y Post, W.M. 1985.** Development of a Linked Forest Productivity-Soil Process Model. Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, 162pp.
- Pausas. 2000.** El desfonde en pinares. *Investigación y Ciencia*. 280:37.
- Persson, H., Ahlström, K. 2002.** Fine-root response to nitrogen supply in nitrogen-manipulated Norway spruce catchment areas. *For. Ecol. Manage.* 168, 29–41.
- Powers, R.F. 2001.** Assessing Potential Sustainable Wood Yield. In: *The Forestry Handbook*. J. Evans (Ed) Vol 2. Applying Forest Science for Sustainable Management. Blackwell Science, Ltd. Oxford, UK. P. 105-128.
- Pregitzer, K.S., DeForest, J.L., Burton, A.J., Allen, M.F., Ruess, R.W., Hendrick, R.L., 2002.** Fine root architecture of nine American trees. *Ecol. Monogr.* 72, 293–309.
- Puigdefábregas C., Del Valle, Sánchez, I. 1978.** Memoria del mapa geológico de España. Hoja 143, Navascues. Instituto Geológico y minero de España. Madrid.
- Rolff, C. y Agren, G.I. 1999.** Predicting effects of different harvesting intensities with a model of nitrogen limited forest growth. *Ecological Modelling* 118, 193-211.
- Ruiz de la Torre, J. 1979.** Árboles y arbustos de la España peninsular. ETSIM-Sección de Publicaciones, Madrid, 512 pp.
- Ruiz-Peinado, R., Rio, R., Montero, G. 2011** New models for estimating the carbon sink capacity of Spanish softwood species. *Forest Systems* 20 (1):176-188.
- Running, S.W. 1984.** Documentation and Preliminary Validation of H2O TRANS and DAYTRANS, Two Models for Predicting Transpiration and Water Stress in Western Coniferous Forests. US For. Ser. Res., OR, 45pp.
- Schlesinger, W.H. 1997.** Biogeochemistry-An analysis of global change. Academic Press, San Diego.

- Schwab, O., Maness, T., Bull, G., Welham, C., Seely, B., Blanco, J.A. 2011.** Modeling the timber supply impact of introducing weevil-resistant spruce in British Columbia with cellular automata. *Forest Policy and Economics* 13 (1), 61-68.
- Schwalm, C. y Ek, A.R. 2001.** Climate change and site: relevant mechanisms and modeling techniques. *Forest Ecology and Management* 150, 241-257.
- Scoullar, K. A., Kimmins, J. P., Thauberger, R., Waldie, W. C., Kremsater, L. 1995.** FORTOON: the game. Life Sciences Programming Ltd. Naramata, BC, Canadá. 30 pp.
- Seely B., Blanco J.A., Welham C., Kimmins J.P., Scoullar K., Cavens D. 2008.** LLEMS: un modelo espacialmente explícito para el manejo forestal sostenible. En: Maestre F.T., Escudero A., Bonet A. (Eds.) *Introducción al análisis espacial en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones.* Dykinson S.L., Madrid. Pp 677 – 696. ISBN: 978-84-9849-308-5. 850 p.
- Seely, B., Nelson, J., Wells, R., Peter, B., Meitner, M., Anderson, A., Harshaw, H., Sheppard, S., Bunnell, F.L., Kimmins, H., Harrison, D. 2004.** The application of a hierarchical, decision-support system to evaluate multi-objective forest management strategies: a case study in northeastern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 199, 283-305.
- Seely, B., Welham, C., Blanco, J.A. 2010.** Towards the application of soil organic matter as an indicator of ecosystem productivity: deriving thresholds, developing monitoring system, and evaluating practices. *Ecological Indicators* 10 (5), 999-1008.
- Seely, S., Welham, C., Kimmins, H. 2002.** Carbon sequestration in a boreal forest ecosystem: results from the ecosystem simulation model, FORECAST. *Forest Ecology and Management* 169, 123-135.
- Shugart, H.H. 1998.** *Terrestrial ecosystems in changing environments.* Cambridge University Press, Cambridge. 539 pp.
- Sola, A. 1999.** *Geografía física. Geografía económica. Geografía General de Navarra.* Gobierno de Navarra, Departamento de Educación y Cultura. Pamplona.
- Sollins, P.A., Brown, A.T., Swartzman G. 1979.** CONIFER: a model of carbon and water flow through a coniferous forest (revised documentation). *Coniferous Forest Biome Bulletin* 15, University of Washington, Seattle, Washington, USA.

- Stevenson, F. J.** 1994. Humus Chemistry : Genesis, Composition, Reactions. John Wiley & Sons, Inc. 496 pp.
- Urbano Terrón, P.** 1992. Tratado de Fitotecnia General. Ed. Mundi-Prensa. 895 pp.
- Verbug, P.S.J., Johnson, D.W.** 2001. A spreadsheet-based biogeochemical model to simulate nutrient cycling processes in forest ecosystems. *Ecological Modelling* 141, 185-200.
- Walman, P., Sverdrup, H., Svensson, M.G.E., Alveteg, M.** 2002. Integrated modeling. Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden (Ed. Sverdrup, H., Stjernquist I.), pp.57-83. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Wang, F., Mladenoff, D.J., Forrester, J.A., Keough, C., Parton, W.J.** 2013. Global sensitivity analysis of a modified CENTURY model for simulating impacts of harvesting fine woody biomass for bioenergy. *Ecological Modelling* 259, 16-23.
- Waring, R.H. y S.W. Running.** 1998. Forest ecosystems. Analysis at multiple scales. Academic Press, San Diego.
- Watson, R.T., Zinyowera M.C., Moss R.H. (Eds).** 1995. Climate Change 1995: Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change: Scientific-Technical Analyses. Contribution of Working Group II to the Second Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, UK. 878p.
- Wei, X., Blanco J.A., Jiang H., Kimmins J.P.** 2012. Effects of nitrogen deposition on carbon sequestration in Chinese fir forests. *Science of Total Environment*, in press.
- Wei, X., Kimmins, J.P., Zhou, G.** 2003. Disturbances and the sustainability of long-term site productivity in lodgepole pine forest in the central interior of British Columbia – an ecosystem modeling approach. *Ecological Modeling* 164, 239-256.
- Wei, X.; Liu, W.; Waterhouse, M. and Armleder, M.,** 2000. Simulation on impacts of different management strategies on long-term site productivity in lodgepole pine forests of the central interior of British Columbia. *Forest Ecology and Management* 133, 217-229.
- Welham, C., Seely, B., Kimmins, H.** 2002. The utility of the two-pass harvesting system: an analysis using the ecosystem simulation model FORECAST. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 356-370.

- Welham, C., Seely, B., Van Rees K., Kimmins, H. 2007.** Projected long-term productivity in Saskatchewan hybrid poplar plantations: weed competition and fertilizer effects. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 356-370.
- Wilson, B. y Wang, S. 1999.** Sustainable forestry-the policy prescription in British Columbia. In: Yoshimoto A., Yukutake k. (eds.). *Global Concerns for Forest Resource Utilization Sustainable Use and Management*. Kluwer Academic Publishers, London.35-45p.
- Yin, X.W., Perry, J.A., Dixon, R.K., 1991.** Temporal changes in nutrient concentrations and contents of fine roots in a *Quercus* forest. *For. Ecol. Manage.* 44, 175–184.

ANEXO I. REFERENCIAS IDENTIFICADAS DURANTE LA REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.

- Aertsen, W., Kint, V., De Bos, B., Deckers, J., Van Orshoven, J., Muys, B. 2012.** Predicting forest site productivity in temperate lowland from forest floor, soil and litterfall characteristics using boosted regression trees. *Plant Soil* 354: 157-172.
- Agren, G.I. 1983.** Nitrogen productivity of some conifers. *Can. J. For. Res.* 13,494–500.
- Ågren, G.I., Knecht, M.F. 2001.** Simulation of soil carbon and nutrient development under *Pinus Sylvestris* and *Pinus Contorta*. *Forest Ecology and Management* 141:117-129.
- Alquezar Alquezar, J.M., Peguero-Pina, J.J., García Saganta, M., Gil Pelegrin, E., Ibarra Ibáñez, N., Martín-Bernal, E. 2008.** El calcio en las acículas como indicador de predisposición al decaimiento en masas de *Pinus sylvestris* L. en la provincia de Teruel. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 26: 109-112.
- Arnold, G. 1992.** Soil acidification as caused by the nitrogen uptake pattern of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Plant and Soil* 142: 41-51.
- Arnold, G., Sweers, I.L., Van Diest, A. 2003.** Response of a Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand of application of phosphorus, potassium, magnesium and lime. 2 Soil solution composition. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 41, 267-289.
- Arnold, G., Van Beusichem, M.L., Van Diest, A. 1994.** Nitrogen mineralization and H⁺ transfers in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest soil as affected by liming. *Plant and Soil* 161: 209-218.
- Arnold, G., Van Diest, A. 1993.** Response of a Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand of application of phosphorus, potassium, magnesium and lime. 1 Soil data. *Netherlands journal of agricultural science* 41:247-265.
- Arnold, G., Van Diest, A. 1993.** Response of a Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand of application of phosphorus, potassium, magnesium and lime. 3 Foliar

concentrations and stand development. Netherlands journal of agricultural science.

Barbeito Sánchez, I. 2009. Estructura y regeneración de los pinares Ibéricos: implicaciones para la gestión. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes 41:291-307.

Beck, W. Silviculture and stand dynamics of Scots pine in Germany. Invest. Agr.: Sist. Rec. For.: Fuera de Serie nº 1-2000.

Berg, B., Albrekson, A., Berg, M.P., Cortina, J., Johansson, M.B., Gallardo, A., Madeira, M., Pausas, J., Kratz, W., Vallejo, R., McClaugherty, C. 1999. Amounts of litter fall in some pine forests in a European transect, in particular Scots pine. Ann. For. Sci. 56: 625-639.

Berg, M. P., Kniese, J.P., Zoomer, R., Verhoef, H.A. 1998. Long-term decomposition of successive organic strata in a nitrogen saturated Scots pine forest soil. Forest Ecology and Management 107: 159-172.

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.

Bogino, S.M. 2008. Climate and forest growth in Mediterranean environments: *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris* in Spain. Trabajo Fin de Carrera. Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias. Universidad de Valladolid. Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales.

Bravo, F., Pando, V., Ordóñez, C., Lizarralde, I. 2008. Modelling ingrowth in mediterranean pine forests: A case study from scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stands in Spain. INIA. Investigación agraria : Sistemas y Recursos Forestales 17(3): 250-260. ISSN: 1131-7965.

Brix, H. 1971. Effects of nitrogen fertilization on photosynthesis and respiration in Douglas-fir. For. Sci. 17: 407-414.

Castro Gutiérrez, J. 2000. Dinámica de la regeneración de los pinares autóctonos de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L. var. *Nevadensis* Christ) de Sierra Nevada y Sierra de Baza. Tesis doctoral. Universidad de Granada. Departamento de biología animal, vegetal y ecología.

- Chadwick, D.R., Ineson, P., Woods, C., Pierce, T.G. 1998.** Decomposition of *Pinus sylvestris* litter in litter bags: influence of underlying native litter layer. *Soil Biol. Biochem.* Vol. 30 nº 1, pp. 47-55.
- Clark, J.S. 2003.** Uncertainty in Ecological Inference and Forecasting 1, *Ecology*, vol. 84 no. 6 , pp. 1349--1350, *Eco Soc America*.
- Colpaert, J.V., Van Tichelen, K.K., Van Assche, J.A., Van Laere, A. 1999.** Short-term phosphorus uptake rates in mycorrhizal roots of intact *Pinus sylvestris* seedlings. *New Phytol.* 143, 589-597.
- Corbí Grau, J.M. 2003.** Resultados de 67 años de experiencias en Covarrubias (Burgos): Crecimiento y adaptación de *Pinus sylvestris* L., *P. pinaster* Ait., y *P. nigra* Arn. Subsp. *salzmannii*, subsp. *nigra* y subsp. *laricio* (*corsicana* y *calabrica*). Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid. 361 pp.
- Crecente-Campo, F., Soares, P., Tomé, M., Dieguez-Aranda, U. 2010.** Modeling annual individual-tree growth and mortality of Scots pine with data obtained at irregular measurement intervals and containing missing observations. *Forest Ecology and Management* 260, 1965-1974.
- De Ferre M.Y. 1982.** Les pinssylvestres des Pyrenees. *Pirineos* 117, 5-14.
- De Schrijver, A., Geudens, G., Wuyts, K., Staelens, J., Gielis, L., Verheyen, K. 2009.** Nutrient cycling in two continuous cover scenarios for forest conversion of pine plantations on sandy soil. I. Nutrient cycling via aboveground tree biomass. *Can. J. For. Res.* 39: 441-452.
- De Visser, P.H.B. 1994.** Growth and nutrition of Douglas fir, Scots pine and pedunculate oak in relation to soil acidification. Tesis Doctoral. Wageningen Agricultural University, Wageningen, Netherlands, 185 pp.
- Del Río Gaztelurrutia, M., Montero González, G. 2001.** Modelo de simulación de claras en masas de *Pinus sylvestris* L. Monografías INIA: Serie Forestal 3. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid. 115 pp.
- Diaz-Pines, E. 2011.** Soil carbón storage in the ecotone between scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) in central Spain. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Departamento de Silvopascicultura.
- Diaz-Pines, E., Rubio, A., Montes, F. 2011.** Aboveground soil C inputs in the ecotone between Scots pine and Pyrenean oak in Sierra de Guadarrama. *INIA. Forest Systems* 20(3), 485-495.

- Diéguez Aranda, U. 2004.** Modelo dinámico de crecimiento para masas de *Pinus sylvestris* L. procedentes de repoblación en Galicia. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Lugo. Departamento de Ingeniería Agroforestal.
- Diéguez-Aranda, U., Álvarez González, J.G., Barrio Anta, M., Rojo Alboreca, A. 2005.** Site quality equations for *Pinussylvestris* L. plantations in Galicia (northwestern Spain). *Annals of Forest Sciences* 62, 143-152.
- Diéguez-Aranda, U., Castedo Dorado, F., Álvarez González, J.B., Rojo Alboreca, A. 2006.** Dynamic growth model for Scots pine (*Pinussylvestris*L.) plantations in Galicia (north-western Spain). *Ecological Modelling* 191, 225-242.
- Diéguez-Aranda, U., Castedo Dorado, F., Álvarez González, J.G. 2005.** Funciones de crecimiento en área basimétrica para masas de *Pinus sylvestris*L. procedentes de repoblación en Galicia. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 14, 253-266.
- Diéguez-Aranda, U., Castedo-Dorado, F., Álvarez-González, J.G., Rodríguez-Soalleiro, R. 2005.** Modelling mortality of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) plantations in the northwest of Spain. *European Journal of Forest Research* 124, 143-153.
- Diéguez-Aranda, U., Rojo Alboreca, A., Castedo-Dorado, F., Álvarez González, J.B., Barrio-Anta, M., Crecente-Campo, F., González González, J.M., Pérez-Cruzaco, C., Rodríguez Soalleiro, R., López-Sánchez, C.A., Balboa-Murias, M.A., Gorgoso Varela, J.J., Sánchez Rodríguez, F. 2009.**Herramientas selvícolas para la gestión forestal sostenible en Galicia. Dirección Xeral de Montes, Consellería do Medio Rural, Xunta de Galicia. Santiago de Compostela. 273 pp.
- Dolman, A.J., Moors, E.J., Elbers, J.A. 2002.** The carbon uptake of a mid latitude pine forest growing on sandy soil. *Agricultural and Forest Meteorology* 111, 157-170.
- Dominguez Dominguez, M. 2004.** Influencia de la estructura forestal sobre la forma de copa y el crecimiento dimétrico de *Pinus sylvestris* L. bajo dos condiciones de gestión, en el Sistema Central (España). Tesis doctoral. Universidad de Valladolid. Palencia. Departamento de producción vegetal y recursos forestales.
- Dominguez Dominguez, M., Bravo, F., Del Rio, M. 2006.** Modelos de tamaño de copa de *Pinus sylvestris* L. en bosques del centro de España. *Interciencia* ISSN 0378-1844. INCI v.31 nº3 Caracas.

- Egnell G., Valinger E. 2003.** Survival, growth and growth allocation of planted Scots pine trees after different levels of biomass removal in clear-felling. *Forest Ecology and Management* 177, 65-74.
- Emmer, I.M., Sevink, J. 1994.** Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil* 167: 281-295.
- Fernández Guillen, M.D. 1993.** Estudio comparativo de la vegetación leñosa de un área representativa de la Sierra de Guadarrama. Tesis. Universidad Complutense de Madrid.
- Franch Batlle, J. 1985.** Estudio del proceso de descomposición de tocones de *Pinus sylvestris* en el bosque de San Juan de la Peña. Jaca (Huesca). Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- Galera Peral, R.M. 1993.** Variación morfológica de *Pinus sylvestris* L. en España: caracteres de acículas, piñas y piñones. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid.
- García del Barrio, J.M. 2000.** Compartimentos y flujos de biomasa y nutrientes en un pinar de *Pinus sylvestris* L. en el monte de Valsaín. Monografías INIA: Serie Forestal 2. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid. 178 pp.
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C. 2011.** Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Eur. J. Forest Res.* 1320: 77-89.
- Geudens, G., Staelens, J., Kint, V., Goris, R., Lust, N. 2004.** Allometric biomass equations for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings during the first years of establishment in dense natural regeneration. *Ann. For. Sci.* 61: 653-659.
- Gielen, B., Jach, M.E., Ceulemans, R. 2000.** Effects of season, needle age, and elevated atmospheric CO₂ on chlorophyll fluorescence parameters and needle nitrogen concentration in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Photosynthetica* 38: 13-21.
- Gielis, L., De Schrijver, A., Wuyts, K., Staelens, J., Vandenbruwane, J., Verheyen, K. 2009.** Nutrient cycling in two continuous cover scenarios for forest conversion of pine plantations on sandy soil. II. Nutrient cycling via throughfall deposition and seepage flux. *Can. J. For. Res.* 39: 453-466.

- Gómez Loranca, J.A., Montero González, G. 1989.** Efectos de las claras sobre masas naturales de *Pinus sylvestris* L. en la vertiente sur del Macizo de Urbión. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Naturales 48. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid. 44 pp.
- Gómez Sanz, V. 2002.** Micrometeorología de masas forestales de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y rebollo (*quercus pyrenaica* Willd.) en la vertiente norte del sistema Central (Montes de Valsaín – Segovia). Consecuencias silvícolas. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid. 315 pp.
- González Martínez, S.C., Bravo Oviedo, F. 2003.** Efecto de la calidad de estación en el crecimiento de la regeneración natural del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) en el Alto Valle del Ebro (Burgos). Cuad. Soc. Esp. Ciec. For. 15 : 117-121.
- González Molina, J.M. 2006.** Manual de Gestión de los hábitats de pino silvestre en Castilla y León. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León. Valladolid. 124 pp.
- González Molina, J.M., Pique, M. 2003.** Análisis de la regeneración natural en una masa irregular de abeto, pino negro y pino silvestre. Cuad. Soc. Esp. Cienc. For. 15: 129-134.
- Gonzalez-Martinez, S.C., Bravo, F. 1999.** Regeneración natural, establecimiento y primer desarrollo del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.). Invest. Agr.: Sist. Recur. For.: Fuera de Serie nº 1.
- Grau Corbi , J.M. 2003.** Resultado de 67 años de experiencias en Covarrubias (Burgos): crecimiento y adaptación de *Pinus sylvestris* L., *P. pinaster* Ait. Y *P. nigra* Arn. subsp. *Salzmannii*, subsp. *Nigra* y subsp. *Laricio* (Corsicana y calabrica). Tesis. Universidad Politécnica de Madrid.
- Gutiérrez, E. 1990.** Dendroecología de *Pinus sylvestris* L. en Cataluña. Orsis 5, 23-41.
- Gutsch, M., Lasch, P., Suckow, F., Reyer, C. 2011.** Management of mixed oak-pine forests under climate scenario uncertainty. INIA. Forest Systems 20(3), 453-463. ISSN: 1131-7965. eISSN: 2171-9845.
- Habrouk, A. 2001.** Regeneración natural y restauración de la zona afectada por el gran incendio del Bagés y Berguedá de 1994. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Hellsten, S., Helmisaari, H.-S., Melin, Y., Skovsgaard, J.P., Kaakinan, S., Mikkola, M., Saarsalmi, A., Petersson, H., Akselsson, C. 2012.** Nutrient

concentrations in stumps and coarse roots of Norway spruce, Scots pine and silver birch in Sweden, Finland and Denmark. *Forest Ecology and Management*, en prensa.

Helmisaari, H.S. 1992. Nutrient retranslocation in three *Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management* 51, 347-367.

Helmisaari, H.S., Makkonen K., Kellomaki S., Valtonen E., Malkonen E. 2002. Below-and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in Eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165, 317-326.

Herrero, C. 2010. Cuantificación de carbono en pinares (*Pinus nigra* Arn., *Pinus pinaster* Ait., *Pinus sylvestris* L.) y rebollares (*Quercus pirenaica* Willd.) Mediterráneos. Tesis doctoral. Universidad de Valladolid. Valladolid. 412 pp.

Herrero, C., Turrión, M.B., Pando, V., Bravo, F. 2011. Carbon in heartwood, sapwood and bark along the stem in three Mediterranean *Pinus* species. *Annals of Forest Sciences* 68, 1067-1076.

Herrero, C., Bravo, F. 2012. Can we get an operational indicator of forest carbon sequestration? A case study from two forest regions in Spain. *Ecological Indicators* 17, 120-126.

Herrero, C., Pando, V., Bravo, F. 2010. Modelling coarse woody debris in *Pinus* spp. plantations. A case study in Northern Spain. *Annals of Forest Sciences* 67, 708.

Hille M., Ouden, J.D 2004. Improved recruitment and early growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings after fire and soil scarification. *Eur. J. Forest Res.* 123: 213-218.

Hille, M., Ouden, J.D. 2005. Fuel load, humus consumption and humus moisture dynamics in Central European Scots pine stands. *International Journal of Wildland Fire*, 14, 153-159.

Hong Wu, S., Jansson, P.E., Kolari, P. 2011. Modeling seasonal course of carbon fluxes and evapotranspiration in response to low temperature and moisture in a boreal Scots pine ecosystem. *Ecological Modelling* 222, 3103-3119.

Hong Wu, S., Jansson, P.E., Kolari, P. 2012. The role of air soil temperature in the seasonality of photosynthesis and transpiration in a boreal Scots pine ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology* 156, 85-103.

- Hyvonen, R., Olsson, B.A., Lundkvist, H., Staff, H. 2000.** Decomposition and nutrient release from *Picea abies* (L.) Karst. And *Pinus sylvestris* L. logging residues. *Forest Ecology and Management* 126, 97-112.
- Jagodziński, A.M., Kałucka, I. 2011.** Fine root biomass and morphology in an age-sequence of post-agricultural *Pinus sylvestris* L. stands. *Dendrobiology* 66:71-84.
- Jakobsson, R., Elfving, B. 2004.** Development of an 80-year –old mixed stand with retained *Pinus sylvestris* in Northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 194, 249-258.
- Janssens, I. A., Medlyn, B., Giel en, B., Laureysens, I., Ewa Jach, M., Van Hove, D., Ceulemans, R. 2005.** Carbon budget of *Pinus sylvestris* saplings after four years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree physiology* 25, 325-337.
- Janssens, I.A., Sampson, D.A., Curiel-Yuste, J., Carrara, A., Ceulemans, R. 2002.** The carbón cost of fine root turnover in a Scots pine forest. *Forest Ecology and Management* 168: 231-240.
- Karlsson, C., Orlander, G. 2002.** Mineral nutrients in needles of *Pinus sylvestris* seed trees after release cutting and their correlations with cone production and seed weight. . *Forest Ecology and Management* 166, 183-191.
- Kuuluvainen, T. 1991.** Long -term development of needle mass, radiation interception and stemwood production in naturally regenerated *Pinus sylvestris* stands on *Empetrum-Vaccinium* site type in the northern boreal zone in Finland: an analysis based on an empirical study and simulation. *Forest Ecology and Management* 46, 103-122.
- Laiho, R., Prescott, C.E. 2004.** Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Can. J. For. Res.* Vol 34: 763-777.
- Le Mellec, A., Habermann, M., Michalzik, B. 2009.** Canopy herbivory altering C to N ratios and soil input patterns of different organic matter fractions in a Scots pine forest. *Plant and Soil* 325:255-262.
- Li H., Wu J., 2006.** Uncertainty analysis in ecological studies: An overview. *Scaling and Uncertainty Analysis in Ecology: Methods and Applications*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2006, Chapter 3, pp. 45-66.
- Lucka, A., Albiac, J.** Gestión multifuncional de masas de pino Silvestre en los valles de Hecho y Anso. Trabajo final de carrera. Departamento de Agricultura, Gobierno de Aragón. Servicio de Investigación Agroalimentaria.

- Lundquist, L., Elfving, B. 2010.** Influence of biomechanics and growing space on tree growth in young *Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management* 260, 2143-2147.
- Madrigal Collazo, A., Gómez Loranca, J.A., Montero González, G. 1985.** Estado actual de las investigaciones sobre claras. Primeros resultados obtenidos en una experiencia en masa artificial de *Pinus sylvestris* L. en el Sistema Central. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Naturales 42. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid. 49 pp.
- Makela, A., Vanninen, P. 2000.** Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements: a method based on system dynamics. *Trees* 14: 316-323.
- Makinen, H. 1998.** The suitability of height and radial increment variation in *Pinus sylvestris* L. for expressing environmental signals. *Forest Ecology and Management* 112, 191-197.
- Makinen, H., Makela, A. 2003.** Predicting basal area of Scots pine branches. *Forest Ecology and Management* 179, 351-362.
- Martínez Alonso, C. 2007.** Heterogeneidad espacial y temporal en el dosel de un pinar de *Pinus sylvestris* L. Implicaciones en el sotobosque. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid. 206 pp.
- Martinez Alonso, C., Valladares, F., Camarero, J.J., Lopez Arias, M., Serrano, M., Rodríguez, J.A. 2007.** The uncoupling of secondary growth, cone and litter production by intradecadal climatic variability in a mediterranean scots pine forest. *Forest Ecology and Management* 253: 19-29.
- Martínez Chamorro, E. 2004.** Estudio del crecimiento, producción y gestión de las masas de *Pinus sylvestris* L. en Galicia. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Pontevedra. 224. pp.
- Martínez Chamorro, E. 2007.** Situación y posibilidades de gestión de las masas de *Pinus sylvestris* L. repobladas en Galicia. *Ciencia y Técnica* 87, 21-27.
- Martínez García, F. 1999.** Los bosques de *Pinus sylvestris* L. del Sistema Central español. Distribución, historia, composición florística y tipología. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 271 pp.
- Mason, W.L.** Silviculture and stand dynamics in Scots pine forests in Great Britain: implications for biodiversity. *Invest. Agr: Sist. Recur. For: Fuera de Serie* nº1-2000.

- Milne, R., Van Oijen, M. 2005.** A comparison of two modeling studies of environmental effects on forest carbon stocks across Europe. *Ann. For. Sci.* 62, 911-923.
- Mitchell, D.S., Edwards, A.C., Ferrier, R.C. 2000.** Changes in fluxes of N and P in water draining a stand of Scots pine treated with sewage sludge. *Forest Ecology and Management* 139: 203-213.
- Modrego, M.P., Elena-Roselló, R. 2004.** Efectos de las repoblaciones por terraza con *Pinus sylvestris* L. en las propiedades químicas del suelo en Castilla y León. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 20: 239-244.
- Modrego, M.P., Elena-Roselló, R. 2004.** Efectos de las repoblaciones por terrazas con *Pinus sylvestris* L. en las propiedades físicas del suelo en el Sistema Ibérico soriano. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 13, 417-428.
- Montes, F., Barbeito, I., Rubio, A., Cañellas, I. 2008.** Evaluating height structure in Scots pine forests using marked point processes. *Can. J. For. Res.* 38: 1924-1934.
- Nicolás, A., Gandullo, J.M. 1969.** Ecología de los pinares españoles II. *Pinus sylvestris* L. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Ministerio de Agricultura. Madrid. 303.
- Novak, J., Slodíak, M., Dusek, D. 2011.** Thinning effects on forest productivity and site characteristics in stands of *Pinus sylvestris* in the Czech Republic. *INIA. Forest Systems* 20 (3), 464-474.
- Ortega Zuriga, A. 1989.** Modelos de evolución de masas de *Pinus sylvestris*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid. 296 pp.
- Palahi, M., Mina, J., Tome, M., Montero, G. 2002.** Stand-level yield model for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in north-east Spain. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* Vol. 11(2).
- Palahi, M., Tome, M., Pukkala, T., Trasobares, A., Montero, G. 2004.** Site index model for *Pinus sylvestris* in north-east Spain. *Forest Ecology and Management* 187, 35-47.
- Palviainen, M., Laiho, R., Mäkinen, H., Finer, L. 2008.** Do decomposing Scots pine, Norway spruce, and silver birch stems retain nitrogen?. *Can. J. For. Res.* 38: 3047-3055.

- Pausas, J.G. 1993.** Influencia dels factors ambientals en l'estructura i el funcionalisme dels boscos pirinencs de pi roig (*Pinus sylvestris* L.). Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona. 154 pp.
- Peltoniemi, M., Makipaa, R., Liski, J., Tamminen, P. 2004.** Changes in soil carbon with stand age-an evaluation of a modelling method with empirical data. *Global Change Biology* 10, 2078-2091.
- Perez Perez, S., Jandl, R., Rubio Sanchez, A. 2007.** Modelización del secuestro de carbón en sistemas forestales: efecto de la elección de especie. *Ecología*, nº 21, p.p. 341-352.
- Perez, P.J., Kahle, H.P., Spiecker, H. 2005.** Growth trends and relationships with environmental factors for scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Brandenburg. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.* 14(1), 64-78.
- Pouttu, A., Dobbertin, M. 2000.** Needle-retention and density patterns in *Pinus sylvestris* in the Rhone Valley of Switzerland: comparing results of the needle-trace method with visual defoliation assessments. *Can. J. For. Res.* 30: 1973-1982.
- Prescott C.E., Maynard D.G., Laiho R. 2000.** Humus in northern forests: friend or foe? *Forest Ecology and Management* 133, 23-36.
- Prietzl, J., Stetter, U. 2010.** Long-term trends of phosphorus nutrition and topsoil phosphorus stocks in unfertilized and fertilized Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands at two sites in Southern Germany. *Forest Ecology and Management* 259, 1141-1150.
- Ring, E. 1995.** Nitrogen leaching before and after clear-felling of fertilised experimental plots in a *Pinus sylvestris* stand in central Sweden. *Forest Ecology and Management* 72, 151-166.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Gil, L., Alia, R., Cañellas, I. 2003.** Efecto de dos métodos de regeneración natural sobre la dispersión polínica en masas naturales de *Pinus sylvestris* L. *Ecosistemas* 2003/3.
- Rodriguez-Calcerrada, J., Mutke, S., Alonso, J., Gil, L., Pardos, J.A., Aranda I. 2008.** Influence of overstory density on understory light, soil moisture and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *INIA. Inv. Agr.: Sist. Rec. For.* 17(1), 31-38. ISSN: 1131-7965.
- Rojo, A., Montero González, G. 1996.** El pino silvestre en La Sierra de Guadarrama. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid. 293 pp.

- Rojo, A., Pasalodos, M., Ruíz Peinado, R., Bravo Oviedo, A., López, E., del Río, M., Montero, G. 2011.** Historia de los aprovechamientos de los montes de *Pinus sylvestris* L. de Cercedilla y Navacerrada (1873-1990). *Foresta* 52, 130-141.
- Rubio Cuadrado, A. 2008.** Inventario y estudio de la regeneración de *Pinus sylvestris* L. en los cuarteles A y B del monte “cabeza de hierro” (Rascafría, Madrid). Trabajo Fin de Carrera. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal. Universidad Politécnica de Madrid.
- Rubio Cuadrado, A., Vivar Sanz, A., Sadornil Arenas, E., Aroca Fernandez, M. J., Serrada Hierro, R., Bravo Fernandez, J. A. 2009.** Espesura crítica y regeneración en un pinar natural de silvestre de elevada complejidad estructural (monte “Cabeza de Hierro”, Rascafría, Madrid). 5º Congreso Forestal Español, Avila (España), 21-25 de Septiembre.
- Ruha, M., Hokka, H., Varmola, M., Salminen, H. 1997.** Stability of height positions in young naturally regenerated stands of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 97, 155-163.
- Saltelli, A., Bolado, R.** An alternative way to compute Fourier amplitude sensitivity test (FAST). *Computational Statistics and Data Analysis* 1998, 26, 445-460.
- Sampson, D.A., Janssens, I.A., Ceulemans, R. 2006.** Under-story contributions to stand level GPP using the process model SECRETS. *Agricultural and Forest Meteorology* 139, 94-104.
- Santa Regina, I., Tarazona, T. 1999.** Organic matter dynamics in beech and pine stands of mountainous Mediterranean climate area. *Ann. For. Sci.* 56, 667-677.
- Santa Regina, I., Tarazona, T. 2001.** Nutrient cycling in a natural beech forest and adjacent planted pine in northern Spain. *Forestry* Vol. 74, N° 1.
- Santa Regina, I., Tarazona, T., Calvo, R. 1997.** Aboveground biomass in a beech forest and a Scots pine plantation in the Sierra de la Demanda area of northern Spain. *Ann. Sci. For.* 54, 261-269.
- Sass-Klaassen, U., Chowdhury, M.Q., Sterck, F.J., Zweifel, R. 2006.** Effects of water availability on the growth and tree morphology of *Quercus pubescens* Willd. And *Pinus sylvestris* L. in the Valais, Switzerland. Forest Ecology and Forest Management Group, Centre for Ecosystem Studies, Wageningen University.

- Schelhass, M.J., Nabuurs, G.J., Jans, W., Moors, E., Sabate, S., Daamen, W.P. 2004.** Closing the carbon budget of a Scots pine forest in the Netherlands. *Climatic change* 67: 309-328.
- Schoettle, A. W., Fahey, T. J. 1994.** Foliage and fine root longevity of pines. *Ecological bulletins* 43.
- Shorohova, E., Kapitsa, E., Vanha-Majamaa, I. .2008.** Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in a southern boreal forest in Finland. *Can. J. For. Res.* 38: 2414-2421.
- Smolander, H., Oker-Blom, P., Ross, J., Kellomaki, S., Lahti, T. 1987.** Photosynthesis of a scots pine shoot: test of a shoot photosynthesis model in a direct radiation field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 39 : 67-80.
- Starr, M., Saarsalmi, A., Hokkanen, T., Merilä, P., Helmisaari, H.S. 2005.** Models of litterfall production for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland using stand, site and climate factors. *Forest Ecology and Management* 205, 215-225.
- Tamminen. P, Saarsalmi, A., Smolander. A, Kukkola, M., Helmisaari, H. 2012.** Effects of logging residue harvest in thinning on amounts of soil carbon and nutrients in Scots pine and Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management* 263, 31-38.
- Tolosana Esteban E., Ambrosio Torrijos Y., Peña Vignote S. 2002.** Rendimientos, costes y efectos ambientales de las claras mecanizadas sobre repoblaciones de *Pinus sylvestris* L. en España. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 11, 39-65.
- Tolosana Esteban, E., Ambrosio Torrijos, Y., Lana Relaño, R., Martínez Ferrari, R. 2008.** Sistemas de aprovechamiento de biomasa en Castilla y León. Las experiencias en curso. *Boletín del CIDEU* 5: 97-106.
- Tolunay, D. 2009.** Carbon concentrations of tree components, forest floor and understorey in young *Pinus sylvestris* stands in north-western Turkey. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24, 394-402.
- Valinger, E., Elfving, B., Morling, T. 2000.** Twelve-year growth response of Scots pine to thinning and nitrogen fertilization. *Forest Ecology and Management* 134, 45-53.
- Valkonen, S.** Effect of retained scots pine trees on regeneration, growth, form, and yield of forest stands. *Invest. Agr.: Sist. Recieur. For.: Fuera de Serie* n°1-2000.

- Vanninen, P., Makela, A. 2005.** Carbon budget for Scots Pine trees: effects of size competition and site fertility on growth allocation and production. *Tree Physiology* 25, 17-30.
- Vestgarden, L.S. 2001.** Carbon and nitrogen turnover in the early stage of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needle litter decomposition: effects of internal and external nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry* 33, 465-474.
- Vestgarden, L.S., Selle, L.T., Stuanes, A.O. 2003.** In situ soil nitrogen mineralization in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand: effects of increased nitrogen input. *Forest Ecology and Management* 176, 205-216.
- Vucetich, J.A., Reed, D.D., Breymeyer, A., Degórski, M., Mroz, G.D., Solon, J., Roo-Zielinska, E., Noble, R. 2000.** Carbon pools and ecosystem properties along a latitudinal gradient in northern Scots pine (*Pinus sylvestris*) forests. *Forest Ecology and Management* 136, 135-145.
- Wang, X., Fang, J., Zhu, B. 2008.** Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management* 255, 4007-4020.
- Wuyts, K., De Schrijver, A., Van Nevel, J., Adrianssens, S., Verheyen, K. 2011.** Soil inorganic N leaching in edges of different forest types subject to high N deposition loads. *Ecosystems* 14: 818-834.
- Xenakis, G. 2007.** Assessment of carbon sequestration and timber production of Scots pine across Scotland using the process-based model 3-PGN. Tesis Doctoral. The University of Edinburgh Institute of Atmospheric and Environmental Sciences School of Geosciences.
- Zudaire Musitu, E. 2009.** Influencia de las claras, el tipo de dosel y la clase diamétrica en la biomasa aérea de *Pinus Sylvestris* en un bosque mixto del pirineo navarro. Trabajo Fin de Carrera. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra.

ANEXO II. DESCRIPCIÓN DETALLADA DEL CICLO DE NUTRIENTES EN FORECAST

FORECAST es un simulador no espacial del ecosistema forestal a nivel de rodal y orientado al manejo forestal (Kimmins et al., 1999, 2010). Este modelo ha sido diseñado para simular una amplia variedad de sistemas silvícolas con el objetivo de comparar y contrastar sus efectos sobre la productividad del bosque, la dinámica del rodal y una amplia serie de indicadores biofísicos y valores alternativos a la madera. El modelo utiliza un enfoque híbrido, en el cual datos locales de crecimiento y producción (obtenidos de tablas de crecimiento tradicionales o de estudios de cronosecuencias) 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 alternativas de manejo.

El uso del modelo FORECAST se realiza en dos fases, una primera fase de calibración y una fase posterior de simulación y análisis de los resultados.

En la fase de calibración se recogen 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, la humedad y los nutrientes en el suelo, la descomposición de la hojarasca y otras condiciones ambientales, estos datos son utilizados para estimar las tasas a las cuales los procesos ecosistémicos clave deben operar para generar los datos observados en el campo. A continuación, estas tasas calibran internamente las simulaciones de los procesos en FORECAST. La fase de calibración se completa con el establecimiento de las condiciones iniciales de la simulación, que reflejan la historia del uso y las perturbaciones naturales del bosque a simular. En la segunda fase se lleva a cabo la simulación propiamente dicha. El crecimiento anual potencial de la vegetación se deriva de la producción fotosintética de la biomasa foliar. A su vez, la capacidad productiva de una cantidad dada

debiomasa foliar se asume que es dependiente de su contenido de nitrógeno, corregido por el grado de sombreado de la masa foliar. Las tasas fotosintéticas están expresadas por kilogramo de biomasa de follaje, ya que se ha comprobado que el contenido de nitrógeno es una mejor medida del funcionamiento del aparato fotosintético (Brix, 1971; Agren, 1983). Por último, una de las características más importantes de FORECAST es su capacidad de simular el cambio de calidad del rodal a lo largo del turno de corta, al tener en cuenta la reducción en la disponibilidad de nutrientes, cambios en las tasas de descomposición, etc. De esta forma, semejan 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.

El crecimiento de la vegetación se lleva a cabo en incrementos anuales. Por lo tanto, para cada especie de planta simulada la producción primaria neta (TNPP) se calcula para cada año según la Ecuación 1.

$$TNPP_t = \Delta \text{biomasat} + \text{desfrondet} + \text{mortalidadt} \quad (1)$$

Donde:

- $\Delta \text{biomasat}$ es la suma del cambio en la masa de todos los componentes de la especie en el tiempo t ,
- desfrondet = la suma de la masa de todos los tejidos vegetales temporales que se pierden en el año t (por ejemplo, corteza, ramas, hojas, flores, frutos, etc.),
- mortalidadt = la masa de las plantas individuales que mueren en el tiempo.

Los cambios en la biomasa ($\Delta \text{biomasat}$) en cada año se derivan de una serie de curvas biomasa-edad creadas con datos empíricos. El desfronde se calcula utilizando valores definidos por el usuario de tasas de desfronde. La mortalidad se deriva de una serie de curvas edad-densidad del rodal creadas con datos empíricos. La mortalidad se calibra a través de dos parámetros: curvas de densidad histórica para distintas edades y la proporción de mortalidad que se debe a factores no interespecíficos.

El modelo también calcula un contenido de N en el follaje corregido por el autosombreado (SCFN), el cual representa la cantidad de follaje completamente iluminado que se requiere para producir la TNPP_t observada. Para estimar el autosombreado, FORECAST simula la biomasa foliar como una “manta” que cubre el rodal y que está dividida en varias capas de 0.25 m de altura, cada una de ellas cada vez más oscura desde la parte más alta a la más baja del dosel arbóreo. La luz absorbida por cada capa se calcula en base a la biomasa foliar presente en cada año y una curva empírica definida por el usuario que relaciona la proporción de luz total con la masa foliar. Una vez que se ha completado la estimación para un año particular utilizando el método descrito arriba, FORECAST calcula el contenido de N foliar ajustado por los efectos de autosombreado (Ecuaciones 2 y 3).

$$SCFN_t = \sum_{i=1}^n (FN_{t,i} \times PLSC_i) \quad (2)$$

$$FN_{t,i} = \text{biomasa foliar}_{t,i} \times \text{concentración N foliar} \quad (3)$$

Donde $FN_{t,i}$ = masa de N foliar en el incremento i -ésimo de 25 cm en el dosel arbóreo vivo en el año t , $PLSC_i$ = valor de la curva de saturación fotosintética para el nivel de luz asociado en el incremento i -ésimo de 25 cm en el dosel arbóreo vivo.

n = número de incrementos de 25 cm en el dosel arbóreo vivo en el año t . La tasa fotosintética media del follaje en el nivel del dosel arbóreo i se calcula combinando las intensidades simuladas de luz en el nivel i con datos de entrada que definen la curva de saturación fotosintética para el tipo de hojas en cuestión (de sol o de sombra). Finalmente, la función “motor” del modelo es el crecimiento potencial de una especie dada en FORECAST es la eficiencia del N foliar corregida por el autosombreado (SCFNE), calculado para cada año (t) con la Ecuación 4.

$$SCFNE_t = TNPP_t / SCFN_t \quad (4)$$

Cuando se proporcionan datos describiendo el crecimiento de una especie en sitios de calidad distinta (diferente disponibilidad de nutrientes) se generan curvas para SCFNE durante el paso de la calibración del modelo para sitio.

Para calcular el aspecto nutricional del crecimiento de árboles y plantas, FORECAST necesita datos sobre la concentración de nutrientes en cada órgano de las plantas. Sin embargo, la combinación de limitación de luz y nutrientes al crecimiento de los árboles muchas veces no es suficiente para explicar pautas ecológicas complejas por medio de modelos, por lo que incluir especies del sotobosque es altamente recomendable (Kimmins, Blanco, Seely, Welham & Scoullar, 2008). Por lo tanto, datos similares a los de los árboles pero más simples (por ejemplo, no hacen falta datos de corteza, madera, mortalidad, etc.) se deben proporcionar al modelo para simular este componente del ecosistema. Dependiendo de las especies simuladas, las poblaciones de plantas en el sotobosque se originan a partir de semillas o por medio de reproducción vegetativa (tubérculos o rizomas).

Por último, el usuario debe definir tasas de descomposición para cada tipo de órgano vegetal, y como la calidad del sitio puede afectar a estas tasas. La descomposición se simula utilizando un método en el cual componentes específicos de la biomasa aérea son transferidos en el momento de su abscisión a una serie de tipos de hojarasca independientes. Estos tipos de hojarasca se descomponen y cambian de composición química a unas tasas definidas por datos empíricos, procedentes de trabajos de campo o de la literatura. El modelo simula los troncos caídos y los árboles muertos colocando sus valores de biomasa en distintas categorías dependiendo del tamaño inicial en el momento de la muerte del árbol, con tasas de descomposición más lentas para árboles muertos en pie y para troncos de mayor tamaño.

Para simular las condiciones iniciales del ecosistema el modelo se ejecuta en modo set-up, forzando al modelo a imitar los valores de distintas variables observados en el campo (Blanco et al., 2007, Seely et al., 2002). Tras la calibración, estimar las tasas ecológicas históricas y crear las condiciones iniciales, el modelo está listo para simular un escenario particular.

Debido a que FORECAST es un modelo a nivel de ecosistema, los datos necesarios para calibrarlo son más numerosos que en los modelos tradicionales de crecimiento y producción. Se necesitan datos de altura, densidad del rodal, distribución de tamaños

dentro del rodal, acumulación de biomasa, concentración de nutrientes en los distintos componentes de la biomasa, entradas de nutrientes en el ecosistema (deposición atmosférica, mineralización), lavado foliar, tasas de producción de hojarasca, adaptación fotosintética del follaje y otra información variada sobre propiedades físicas o químicas del rodal en una secuencia de lugares que varían en la calidad del sitio. Para más información sobre los datos necesarios para la calibración de este modelo y la sensibilidad del modelo a diferentes variables, consultar Kimmins et al. (1999).

Durante la simulación, para cada año, el crecimiento potencial anual (APG) de la vegetación está limitado por la producción fotosintética de las hojas (Ecuación 5). La capacidad productiva de una cantidad dada de biomasa foliar (la tasa fotosintética) se asume que depende del contenido de N en las hojas corregido por el autosombreado en el dosel arbóreo simulado (SCFNt*). SCFNt* es diferente de SCFNt descrito arriba que fue calculado durante la fase de calibrado. Durante la fase de simulación el dosel arbóreo corresponde al del sitio definido por el usuario para el escenario a simular, el cual puede ser diferente de los datos utilizados para calibrar el modelo. Por lo tanto, SCFNt* es un valor particular para cada simulación que se calcula según la Ecuación 5.

$$APG(t+1) = SCFNt^* \times SCFNEt \quad (5)$$

Donde APG(t+1) = crecimiento potencial anual de una especie dada en el año t+1. Durante la simulación el modelo interpola entre las distintas curvas de SCFNE calculado para sitios de distinta calidad durante la calibración para estimar la curva que corresponde al sitio simulado. La absorción de nutrientes necesaria para soportar el crecimiento esperado (APG(t+1)) se calcula en base a las tasas de crecimiento y la concentración de los distintos órganos vegetales.

La disponibilidad de nutrientes se calcula en base a los datos empíricos describiendo los datos de descomposición de hojarasca y humus, cambios en la composición química y la mineralización de nutrientes según la descomposición se produce y el tamaño de los reservorios de nutrientes del suelo mineral y el humus (capacidad de intercambio catiónico CIC y capacidad de intercambio aniónico CIA).

Si la disponibilidad de nutrientes para cada año es menor que la requerida para apoyar $APG(t+1)$, 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, lixiviación, mineralización e inmovilización (Figura A5). La simulación de cada uno de esos flujos ha sido descrita en detalle por Kimmins et al. (1999) y Blanco et al. (2012). La definición de la fertilidad de sitio basada en la disponibilidad de N asume que la humedad del suelo no es limitante, aunque la inclusión en el modelo del parámetro "máxima biomasa foliar por árbol" está directamente correlacionado con la disponibilidad hídrica del sitio.

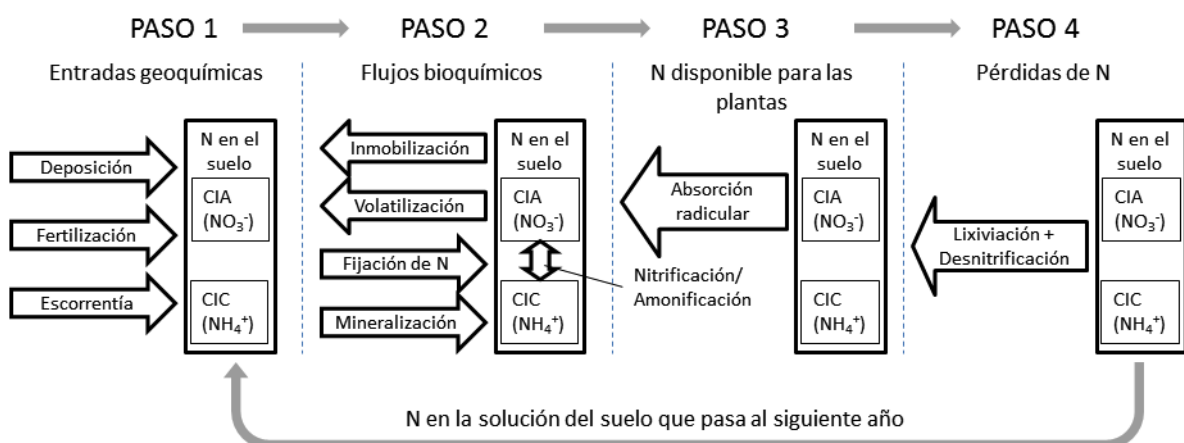


Figura A5. Pasos repetidos de forma consecutiva por FORECAST para calcular la cantidad de N disponible para las plantas y que queda sin utilizar (si es el caso) para el año siguiente de la simulación

Los ciclos de carbono y nitrógeno están unidos a través del uso de la eficiencia de N foliar como la ecuación que sirve de “motor” del modelo. Por lo tanto, una limitación en la cantidad de que los 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.

Siendo un modelo de manejo forestal, FORECAST puede simular una amplia variedad de prácticas silvícolas diferentes, incluyendo fertilización, cortas parciales, podas, aclareos, manejo de rodales mixtos, etc. Perturbaciones como fuego o defoliación por insectos también pueden ser simuladas. Las proyecciones de volumen simuladas por FORECAST están limitadas en última instancia por la producción potencial de las especies incluidas en la simulación y que son descritas en los datos de calibración. El crecimiento y producción en rodales complejos se basa en la simulación del reparto de los recursos limitantes (luz y nutrientes) entre las distintas especies y cohortes de edades simuladas. Las propiedades biológicas de las especies determinan su competencia relativa para la obtención de los recursos limitantes. Una descripción más completa del modelo y más detalles del proceso de calibración puede hallarse en Kimmins et al. (1999), Seely et al. (2002) y Blanco et al. (2007).

ANEXO III. ARTÍCULO PUBLICADO EN ECOSISTEMAS

Una versión resumida de este proyecto ha sido publicada en la revista científica ECOSISTEMAS, con la siguiente referencia:

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. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.10

A continuación se adjunta una copia de este artículo.

Importancia de la caracterización de la biomasa de raíces en la simulación de ecosistemas forestales

M. Gárate¹, J.A. Blanco^{1,*}

(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 6 de octubre de 2013, aceptado el 16 de noviembre de 2013.

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. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.10

Los análisis de sensibilidad son una herramienta importante para comprender el funcionamiento de los modelos ecológicos, así como para identificar los parámetros más importantes en su funcionamiento. Además, los análisis de sensibilidad pueden utilizarse para diseñar de forma más efectiva planes de muestreo de campo dirigidos a calibrar los modelos ecológicos. En los estudios de ecosistemas forestales, el análisis cuantitativo de la parte subterránea es mucho más costoso y complicado que el estudio de la parte aérea, en especial el estudio de la dinámica de producción y descomposición de raíces gruesas y finas de los árboles. En este trabajo se muestra un ejemplo de análisis de sensibilidad del modelo forestal FORECAST a parámetros que definen la biomasa, longevidad y concentración de nitrógeno en las raíces de los árboles. El modelo se calibró para simular dos rodales de pino silvestre (*Pinus sylvestris*) en los Pirineos de Navarra. Los resultados indican que la tasa de renovación de raíces finas es el parámetro más influyente en las estimaciones del modelo de crecimiento de los árboles, seguida de la concentración de N en las mismas, siendo la relación biomasa subterránea/total el parámetro al cual el modelo es menos sensible. Además, el modelo es más sensible a los parámetros que definen el componente subterráneo de la biomasa arbórea cuando simula un sitio de menor capacidad productiva y mayor limitación por nutrientes.

Palabras clave: modelos ecosistémicos; análisis de sensibilidad; pino silvestre; simulación; Pirineos

Gárate, M., Blanco, J.A. 2013. Importance of root biomass characterization when simulating forest ecosystems. *Ecosistemas* 22(3):66-73. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.10

Sensitivity analysis are an important tool to understand ecological models functioning, as well as to identify their most important parameters. In addition, sensitivity analysis can be used to design more effective field sampling regimes to calibrate ecological models. When studying forest ecosystems, quantitative analysis of the underground fraction is much more costly and complicated than studying the aboveground fraction, especially when studying the dynamics of production and decomposition of large and fine tree roots. In this work we show an example of sensitivity analysis of the forest ecosystem model FORECAST to parameters defining biomass, longevity and nitrogen concentration in tree roots. The model was calibrated to simulate two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in the Pyrenees of Navarre. Results indicate that fine root turnover is the most influential parameter on model's tree growth estimations, followed by fine root N concentration and the root biomass/total tree biomass ratio. Furthermore, the model is more sensitive to root-related parameters when calibrated to simulate poor sites with low productivity capacity and higher nutrient limitation.

Key words: ecosystem-level models; sensitivity analysis; Scots pine; simulation; Pyrenees

Introducción

En una gestión forestal sostenible, es necesario definir los planes de gestión teniendo en cuenta la interacción de las actividades ecológicas con los procesos ecológicos, y su posible evolución en el largo plazo. Una de las mejores herramientas para este cometido son los modelos ecológicos, que sin embargo pueden ser complicados de calibrar adecuadamente dado el número y tipo de parámetros de los que suelen componerse. Idealmente, los valores de parametrización deben venir de datos recogidos en el campo. Sin embargo, dada la falta crónica de recursos para realizar programas de muestreo, es necesario enfocar el esfuerzo de recogida de datos en los parámetros más importantes del modelo. Estos parámetros pueden identificarse a priori por medio de un análisis de sensibilidad. En líneas básicas, un análisis de sensibilidad consiste en crear un ranking de los factores que influyen en la variable objetivo escogida (Håkanson 2003). De esta forma se identifica el parámetro más influyente en el comportamiento del modelo (Kimmins et al. 2010). Si cada vez que se ejecuta el modelo con distintos valores

para el mismo parámetro de calibración la evolución de la variable objetivo sigue una tendencia temporal similar, aunque con distintos valores, se puede considerar que el modelo es robusto a la incertidumbre en determinar el parámetro (Ford 1999). Esa respuesta permite aumentar nuestra comprensión del comportamiento del modelo, y por tanto su capacidad de representar la realidad para un fin dado. Un análisis de sensibilidad riguroso también ayuda a realizar hipótesis de los posibles resultados del modelo si se ejecutan nuevas simulaciones que implican la modificación de parámetros de calibración del mismo.

Los estudios de sensibilidad forman parte de la aplicación de modelos ecológicos de simulación a la gestión forestal. Por ejemplo, Blanco (2012) realizó un análisis de sensibilidad del modelo FORECAST a las tasas de descomposición de hojas y restos leñosos, y sus implicaciones en la gestión forestal, en bosques de la costa del Pacífico canadiense. FORECAST es un modelo híbrido que simula el ecosistema forestal (ver Materiales y Métodos). En Europa, Tatarinov y Cienciala (2006) estudiaron los

efectos de modificar el modelo BIOME-BGC al simular las cuatro especies más comunes de árboles de Europa (picea de Noruega *Picea abies* (L.) H. Karst., pino silvestre *Pinus sylvestris* L., haya *Fagus sylvatica* L. y roble *Quercus robur* L.). BIOME-BGC es un modelo de procesos que simula los flujos de energía, carbono y nitrógeno en la vegetación. En España, [Rodríguez-Suárez et al. \(2010\)](#) estudiaron la sensibilidad del modelo 3-PG a variaciones en el parámetro que define la fertilidad del suelo. 3-PG es un modelo de procesos a nivel de población que simula el crecimiento de los árboles.

La parte subterránea del bosque es una de las más importantes del ecosistema, ya que es donde se almacenan, absorben y reciclan los nutrientes minerales y el agua ([Kimmins 2004](#)). Es en este medio donde se encuentran las raíces, una de las partes más importante fisiológicamente de los árboles pero también la más difícil de investigar, especialmente en condiciones de campo. El estudio de la parte subterránea del suelo presenta muchas dificultades que hacen que sea caro y lento realizar la investigación que pueda estimar la cantidad de biomasa y los flujos de nutrientes subterráneos. En consecuencia, existe una carencia de datos disponibles que definen la magnitud y dinámica de los ciclos de nutrientes asociados a las raíces en muchos ecosistemas forestales.

El pino albar o silvestre es una de las especies más importantes de Europa, y en concreto de los Pirineos navarros, dada su amplia distribución y la importancia de las actividades silvícolas relacionadas con las mismas. En España, las existencias de madera de pino silvestre son de $138.2 \times 10^6 \text{ m}^3$. Es la segunda especie de pino más extendida en España, ocupando $1926 \times 10^6 \text{ ha}$ ([SECF 2013](#)), el 7.5 % de la superficie forestal de España. En Navarra, los rodales naturales de pino silvestre están localizados en el noroeste de la provincia, siendo la vegetación climática en algunas áreas de los Pirineos: áreas con clima continental y con suelos poco profundos, donde las especies caducifolias no prosperan ([Loidi y Bascónes 1995](#), [Rivas-Martínez 1987](#)). Tras el abandono de las tierras agrícolas marginales desde los años 60 del siglo XX, el pino silvestre ha expandido su área de distribución ([Comunidad Foral de Navarra 1998](#)). 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 2007](#)), sustituyendo al haya en las altitudes más bajas ([Peñuelas y Boada 2003](#)). Además, el manejo forestal tradicional que ha suprimido el haya está siendo desplazado por un nuevo manejo multiobjetivo enfocado no solamente en la producción de madera de pino. Como resultado, hay un considerable número de incertidumbres sobre las pautas futuras de crecimiento de los rodales de pino en esta región. Una herramienta para reducir esta incertidumbre son los modelos que simulan los procesos ecológicos y que además permiten simular los efectos de la gestión forestal, siempre que estén basados en una sólida base de datos de campo para calibrar y evaluar los modelos ([Blanco et al. 2005](#)).

El objetivo de este trabajo es presentar un ejemplo de análisis de sensibilidad del modelo forestal FORECAST ([Kimmins et al. 1999](#)) a distintos valores que definen el comportamiento de la biomasa de raíces del pino silvestre en los Pirineos.

Materiales y métodos

Zona de estudio

Para la calibración preliminar del modelo FORECAST se utilizaron datos provenientes de dos localidades diferentes de los Pirineos navarros, situadas en masas naturales de pino silvestre y con un estrato dominado /intermedio de hayas. En estas zonas, regeneradas de forma natural hace unos 50 años, el Servicio de Montes del Gobierno de Navarra estableció en 1999 unos ensayos de claras. El número total de parcelas experimentales es de 9 por sitio. El primer sitio (Aspurz) tiene un clima mediterráneo fresco, 650 m de altitud, 10 % de pendiente media y orientación Norte. El segundo sitio (Garde) tiene un clima continental fresco, 1350 m de altitud,

una pendiente media de 45 % y orientación Noroeste. Una descripción detallada de las dos zonas puede encontrarse en [Blanco \(2004\)](#). Los dos sitios han sido extensivamente monitoreados durante más de 14 años por el Grupo de Ecología de la Universidad Pública de Navarra, con medidas mensuales y estacionales de tasas de descomposición de hojarasca, producción de hojarasca, reabsorción de nutrientes, respiración del suelo, nutrientes en el suelo, deposición atmosférica, tasas de crecimiento y registros meteorológicos.

El modelo FORECAST

FORECAST es un simulador no espacial a nivel de rodal del ecosistema forestal orientado al manejo ([Kimmins et al. 1999](#), [2010](#)). Este modelo ha sido diseñado para simular una amplia variedad de sistemas silvícolas con el objetivo de comparar y contrastar sus efectos sobre la productividad del bosque, la dinámica del rodal y una amplia serie de indicadores biofísicos y valores alternativos a la madera. El modelo utiliza un enfoque híbrido, en el cual datos locales de crecimiento y producción (obtenidos de tablas de crecimiento tradicionales o de estudios de cronosecuencias) 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 alternativas de manejo ([Fig. 1](#)). 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 la reducción 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.

El modelo FORECAST se está adaptando actualmente para su uso en España, aunque ya ha sido utilizado como una herramienta de evaluación de perturbaciones naturales y antropogénicas del ecosistema forestal (manejo forestal, polución atmosférica, agrosilvicultura, etc.) en bosques tropicales ([Blanco y González 2010](#), [Wei et al. 2012](#), [Wang et al. 2013](#)), templados ([Blanco et al. 2007](#), [Kimmins et al. 2008](#)), y boreales ([Seely et al. 2008, 2010](#)). 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 al crear las condiciones iniciales de la simulación; y 3) simulación del crecimiento de árboles y plantas.

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, y los nutrientes en el suelo, la descomposición de la hojarasca y otras condiciones ambientales, estos datos son utilizados para estimar 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 se obtuvieron de la literatura ([García y Tella 1986](#), [Puertas 2003](#)). La biomasa de las raíces no se ha estimado en el campo, así que se asumió que las raíces representan una parte constante de la biomasa aérea de los árboles ([Margolis et al. 1995](#)). Tras una exhaustiva revisión bibliográfica no se encontraron valores para pino silvestre en los Pirineos, y dado que las relaciones de biomasa aérea/subterránea en el género *Pinus* están centradas en un rango estrecho de valores ([Richardson 1998](#)), se utilizaron datos publicados de esa relación ([Malkönen 1974](#), [Litton et al. 2003](#)). La simulación de la limitación de nutrientes se limitó al nitrógeno, el nutriente limitante en estos bosques ([Blanco et al. 2008](#)). Los datos que describen los requerimientos de luz y nitrógeno fueron derivados de fuentes literarias comunes en ecología forestal ([Oliver y Larson 1996](#), [Terradas](#)

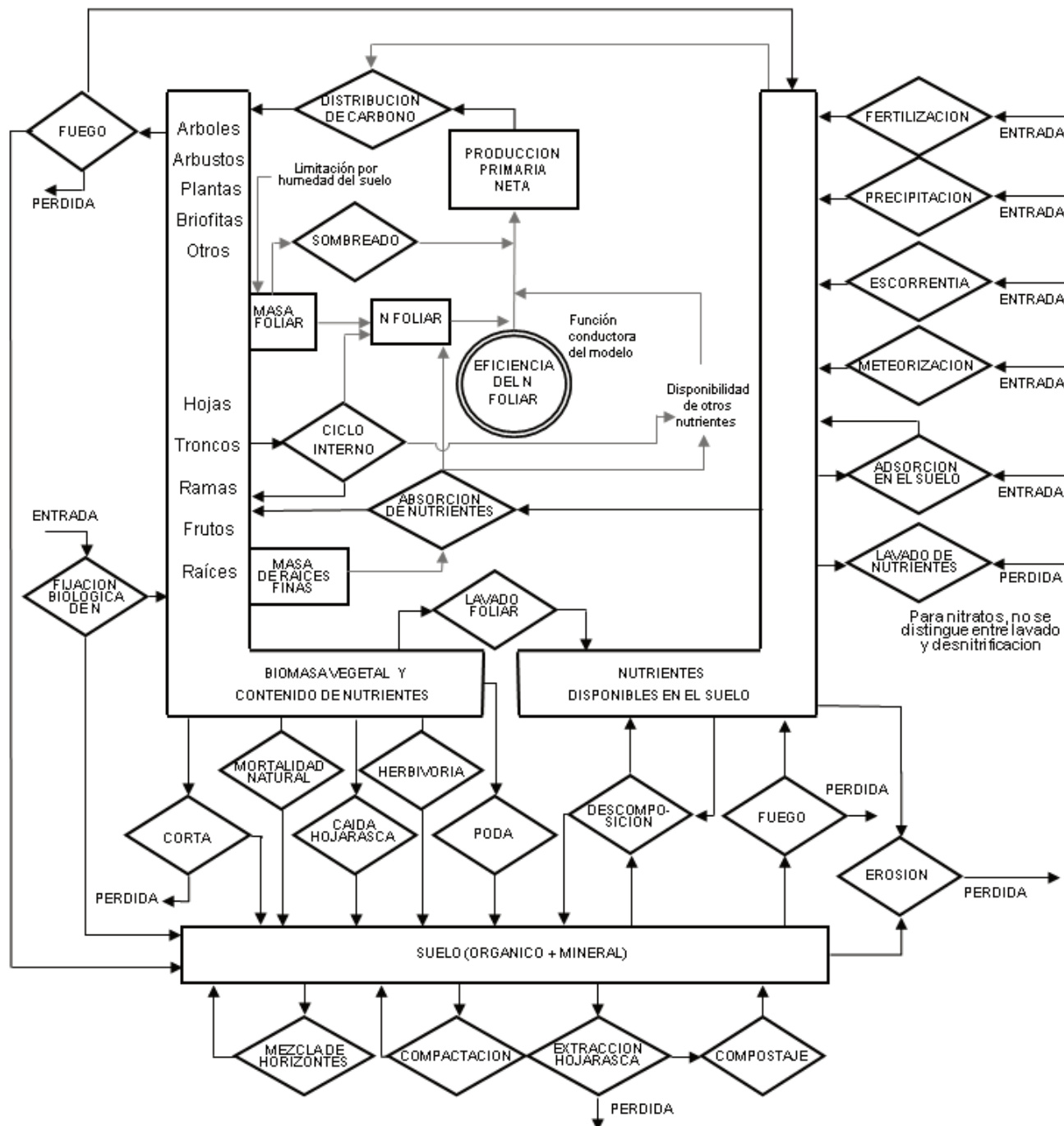


Figura 1. Principales procesos ecológicos implicados en el crecimiento de los árboles y simulados por FORECAST. La biomasa fluye (flechas) entre los distintos compartimentos (adaptado de Kimmins et al. 1999).

2001, Kimmins 2004). La hojarasca leñosa (corteza, ramas y troncos) se asume que es una fracción constante de la biomasa aérea leñosa, 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. 2006a,b, 2008). Las tasas de descomposición se calibraron utilizando tasas de pérdida de biomasa derivadas empíricamente para cada tipo de hojarasca (Agren y Bosatta 1996, Blanco et al. 2011). Las tasas de deposición atmosférica se basaron en datos del Ministerio de Medio Ambiente (MMA 2003) y las tasas de mineralización de nutrientes desde los minerales del suelo se basaron en datos publicados (Kimmins 2004, Fisher y Binkley 2000). Los datos para caracterizar el suelo se obtuvieron por análisis de suelo. Finalmente, los datos que describen el crecimiento del sotobosque (limitado en el modelo a zarzas *Rubus ulmifolius* y helechos *Pteridium aquilinum*), sus concentraciones de nutrientes y tasas de descomposición se obtuvieron de la literatura (Mitchell et al. 2000, García del Barrio 2000, Impert et al. 2008).

Inicialización del modelo: Debido a la carencia sobre datos históricos que describan el estado de estos montes en los siglos pasados, las condiciones iniciales de simulación se crearon simulando un ciclo de crecimiento del bosque terminado con un incendio cada 125 años, repetido 12 veces. Este "set-up" del modelo se realizó con el objetivo de producir una condición inicial de la simulación que incluya materia orgánica en el suelo y una capa de hojarasca que refleja unos valores de materia orgánica equivalentes a los descritos por Blanco (2004), pero no tiene por objeto simular la posible evolución pasada de estos bosques, hayan sido influidos o no por las actividades de gestión. Una discusión más detallada de este procedimiento de generación de las condiciones iniciales puede encontrarse en Blanco et al. (2007).

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, ya que se ha comprobado que el contenido de nitrógeno es una

buena medida del funcionamiento del aparato fotosintético (Agren 1983). 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, lixiviación, mineralización e inmovilización (Fig. 2). 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.

Análisis de sensibilidad

Los parámetros escogidos para realizar el análisis de sensibilidad fueron: 1) tasa de renovación de raíces finas (porcentaje de la biomasa total que se renueva cada año), 2) ratio biomasa arbórea subterránea / biomasa arbórea total, y 3) concentración de N y P en raíces. Estos parámetros se escogieron en base a resultados previos obtenidos para el modelo FORECAST en otros ecosistemas forestales (ver una lista de sitios donde se ha aplicado el modelo en Kimmins et al. 2010). Con los datos de calibración descritos en la sección anterior se creó una primera calibración básica (llamada "calibración por defecto" de aquí en adelante), que sólo contenía valores genéricos para coníferas obtenidos de la bibliografía para calibrar los aspectos relativos a las raíces de los árboles. Para afinar la calibración de estos parámetros, se realizó una revisión bibliográfica para definir el rango de variación de los valores específicos para pino silvestre. De esta forma se definieron cuatro niveles para cada parámetro (Tablas 1, 2 y 3). Con cada uno de estos valores se ejecutó el modelo una vez (un escenario en el análisis de sensibilidad), dejando los otros parámetros con los valores por defecto.

Tabla 1. Valores de la tasa de renovación de raíces finas (en tanto por uno de biomasa de raíces finas renovada cada año) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Los valores indican el máximo y mínimo que la tasa de renovación puede alcanzar, ya que ésta fluctúa durante la simulación dependiendo de la disponibilidad de nutrientes. ES: Error estándar de los valores publicados.

Código de escenario	Tipo de escenario	Valores usados para calibración	
		Sitio continental	Sitio mediterráneo
RF1	Por defecto	0.75	1.00
RF2	Media bibliografía ¹ - ES	0.75	1.13
RF3	Media bibliografía	0.75	1.55
RF4	Media bibliografía + ES	0.75	1.96

¹ Media de 20 valores descritos para *Pinus sylvestris* en Mäkelä y Vaninen (2000), Peltoniemi et al. (2004) y Shoettle y Fahey (1994).

Tabla 2. Ratio entre la biomasa de raíces (raíces finas + raíces medias y gruesas) y la biomasa arbórea total para dos tipos de bosque. Los ratios son iguales para los dos sitios simulados (continental y mediterráneo) pero varían a lo largo de la edad del rodal. ES: Error estándar de los valores publicados

Código de escenario	Tipo de escenario	Valores usados para calibración	
		Bosque maduro (≥40 años)	Bosque joven (<40 años)
M1	Por defecto	0.19	0.22
M2	Media bibliografía -ES	0.20	0.20
M3	Media bibliografía	0.22	0.22
M4	Media bibliografía ¹ + ES	0.24	0.24

¹ Media de 6 valores descritos para *Pinus sylvestris* en Janssens et al. (2005) y Arnold (1992).

Tabla 3. Valores de la tasa de renovación de raíces finas (en tanto por uno de biomasa de raíces finas renovada cada año) utilizados para analizar la sensibilidad del modelo. Los valores indican el máximo y mínimo que la tasa de renovación puede alcanzar, ya que ésta fluctúa durante la simulación dependiendo de la disponibilidad de nutrientes. ES: Error estándar de los valores publicados.

Código de escenario	Tipo de escenario	Valores usados para calibración	
		Sitio continental	Sitio mediterráneo
RN1	Por defecto	0.765	0.865
RN2	Media bibliografía ¹ - ES	0.516	0.583
RN3	Media bibliografía	0.424	0.479
RN4	Media bibliografía + ES	0.331	0.374

¹ Media de 13 valores descritos para *Pinus sylvestris* en Hellsten et al. (2013) y Helmisaari (1992).

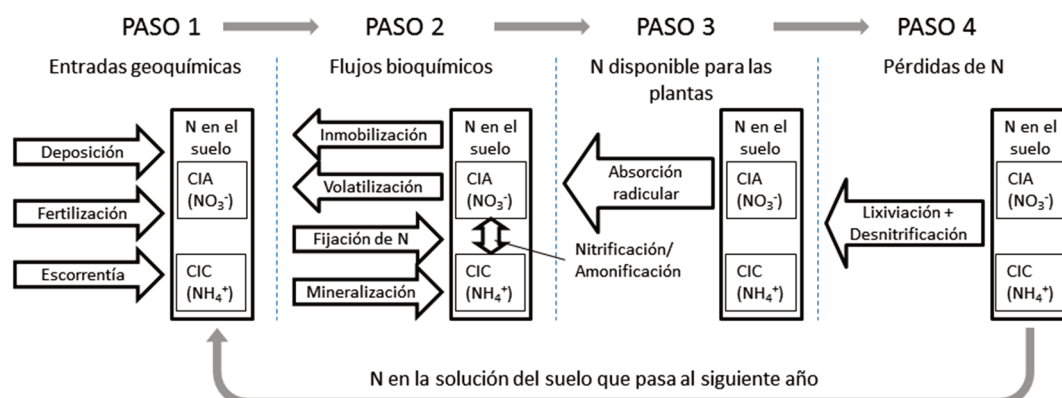


Figura 2. Orden en el que se estiman los flujos de entrada y salida del reservorio de nutrientes en el suelo, utilizados por FORECAST para calcular la cantidad de N disponible para las plantas cada año y que queda sin utilizar (si es el caso) para el año siguiente de la simulación.

Resultados

En general, el modelo es más sensible a los parámetros relacionados con las raíces a la hora de estimar las dimensiones de los árboles y de la biomasa arbórea (Fig. 1), que para estimar variables del suelo (Fig. 2). Además, el modelo es más sensible cuando se simula el sitio continental (Garde, menos productivo), que cuando se simula el sitio mediterráneo (Aspurz, más productivo). La sensibilidad del modelo a todos los parámetros aumenta conforme aumenta la edad del rodal, siendo prácticamente insensible a cambios en los parámetros testados para todas las variables objetivo cuando el rodal es menor de 30 años (Fig. 3 y 4).

En particular, el modelo es poco sensible a cambios en la relación biomasa subterránea/total dentro del rango estimado a partir de datos publicados para pino silvestre, tanto para variables del suelo como de los árboles. Sin embargo, comparado con los valores utilizados en la calibración "por defecto", la diferencia es notable, especialmente en el sitio mediterráneo y para variables relacionadas con tamaño y biomasa de los árboles. La biomasa arbórea total estimada parametrizando el modelo con el rango de valores publicado para pino silvestre es solamente un 22 % (334 Mg ha⁻¹ menos) en el sitio continental de la estimación utilizando el valor genérico para coníferas (calibración "por defecto", Tabla 4). Sin embargo, dentro del rango descrito por la literatura las diferencias entre los distintos escenarios son pequeñas, con un máximo de 3.1 % en la disponibilidad de N en el sitio mediterráneo al final del turno (Tabla 4, escenarios M2-M4).

La tasa de renovación de raíces finas es el parámetro (de entre los estudiados) al cual el modelo es más sensible (Tabla 4, escenarios RF2-RF4). Para la cantidad de N disponible en el suelo, las variaciones entre distintos escenarios de calibración al variar la tasa de renovación de las raíces finas pueden llegar a un 21 % o 17 % del valor del de referencia en los sitios mediterráneo y continental, respectivamente. (Tabla 4). Sin embargo, el modelo es poco sensible a cambios en la concentración de N en las raíces finas, con diferencias entre escenarios de entre un 5 % y 1 % del valor de referencia, dependiendo de la variable objetivo y sitio (Tabla 4,

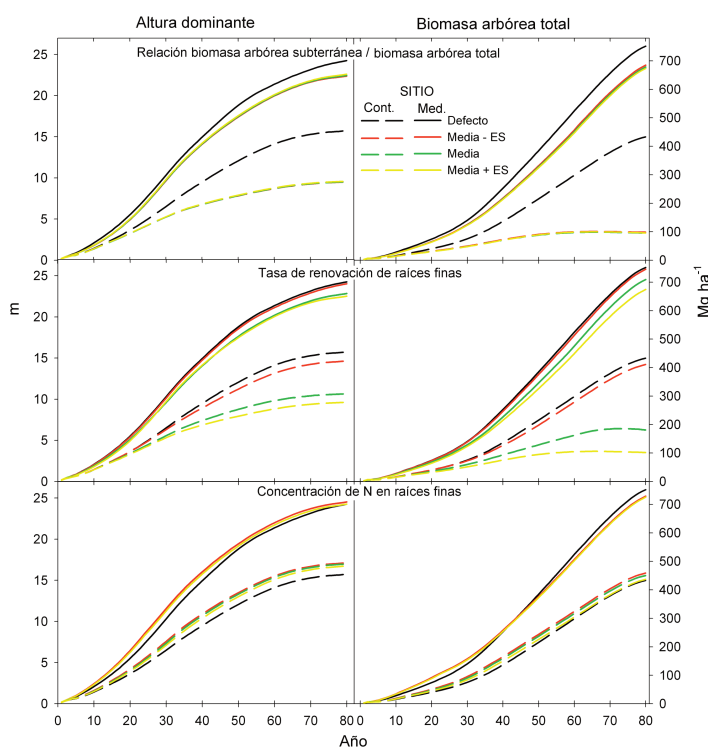


Figura 3. Estimaciones de altura dominante (izquierda) y biomasa arbórea total (aérea + subterránea; derecha) calculadas al variar los valores de calibración de tres parámetros relacionados con la biomasa de raíces. Los valores de calibración se describen en las Tablas 1-3.

RN2-RN4). Cuando se utiliza el escenario por defecto las estimaciones de las variables de tamaño y biomasa de árboles son similares a las estimaciones obtenidas utilizando los escenarios generados a partir de la bibliografía (Fig. 3), pero no en el caso de las variables de suelo (Fig. 4).

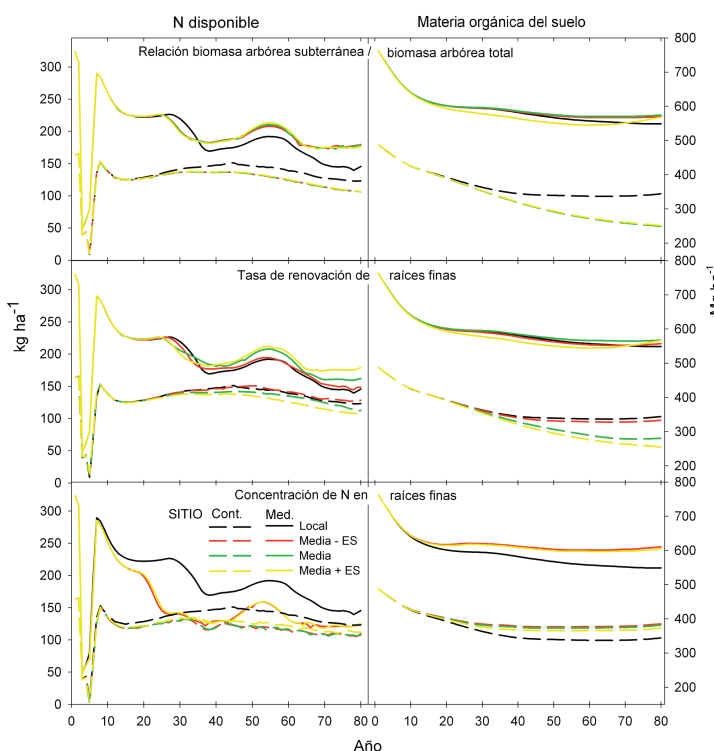


Figura 4. Estimaciones de N en el suelo disponible para las plantas (izquierda) y biomasa de materia orgánica en el suelo (hojarasca + humus; derecha) calculadas al variar los valores de calibración de tres parámetros relacionados con la biomasa de raíces. Los valores de calibración se describen en las Tablas 1-3.

Tabla 4. Porcentaje de variación al final del turno (80 años) de la variable objetivo para distintos escenarios de parametrización, siendo 100 % el valor obtenido en el escenario básico (M1, RF1, RN1). Los escenarios RF, M, y RN están definidos en las Tablas 1, 2 y 3, respectivamente.

Escenario	% N disponible	% MO suelo	% altura dominante	% biomasa arbórea
Sitio mediterráneo				
M2	122.81	103.77	92.29	91.09
M3	123.45	104.61	92.62	90.23
M4	120.39	103.51	93.16	89.56
RF2	101.85	101.64	99.09	99.12
RF3	111.21	103.46	94.23	94.31
RF4	122.90	103.43	92.87	89.76
RN2	85.97	105.95	101.15	96.94
RN3	86.13	104.84	100.04	96.49
RN4	93.84	104.62	97.77	95.56
Sitio continental				
M2	86.36	72.39	60.51	22.67
M3	86.12	72.31	60.63	22.06
M4	86.17	72.93	60.95	22.12
RF2	104.04	96.87	93.08	94.87
RF3	91.10	81.46	67.68	41.73
RF4	86.90	74.04	61.21	23.43
RN2	89.00	111.93	108.89	105.93
RN3	87.31	110.86	108.06	104.00
RN4	90.96	108.39	106.41	100.88

Discusión

La tasa de renovación de raíces finas es un parámetro ecofisiológico importante, ya que éstas son las encargadas de absorber el agua y los nutrientes del suelo, influyendo notablemente en el crecimiento y desarrollo de los árboles (Schoettle y Fahey 1994, Mäkelä y Vaninen 2000). Estudios recientes han descrito importantes diferencias en la estimación de las tasas de renovación de raíces finas, dependiendo del método utilizado para su estimación y de la separación o no de las raíces finas en raíces de primer y segundo orden (Hansson et al. 2013). Para el pino silvestre, se han dado valores promedio desde 0.40 hasta 1.88 biomasa total raíces renovada al año (o su inverso de 2.5 años a 6 meses de esperanza media de vida) (Finér et al. 2011, Hansson et al. 2013). Nuestros resultados muestran que esta incertidumbre en la determinación de este parámetro puede tener consecuencias importantes a la hora de simular el crecimiento a largo plazo del rodal por medio de modelos ecosistémicos.

Ante aumentos de la tasa de renovación de raíces finas, se observan disminuciones en los parámetros de crecimiento de los árboles estudiados en el bosque. Una tasa de renovación alta (pasando de una vida media de 1 año a 6 meses) supone un incremento en las pérdidas de nutrientes, forzando al árbol a compensarlo absorbiendo más nutrientes del suelo y generando más biomasa radicular (Peltoniemi et al. 2004). La producción de biomasa radicular es una importante fracción de la producción primaria neta de los árboles, pudiendo llegar a alcanzar un 60 % de la productividad total arbórea (Helmisaari et al. 2002). Esta producción suele estar en equilibrio con la producción foliar, por lo que un aumento del aparato radicular suele suponer un descenso en el crecimiento del aparato fotosintético (Helmisaari et al. 2007). Además, las raíces finas jóvenes no funcionan a pleno rendimiento, por lo que aumentar su presencia reduce la efectividad de absorción de nutrientes y el desarrollo del árbol se ve afectado. Por lo tanto, cuantas más veces se renueven las raíces finas, más tiempo tardan estas en volver a ser 100 % productivas produciéndole un perjuicio al árbol. Este efecto es negativo en ambos bosques pero es menos visible en el más productivo (Aspurz, mediterráneo) ya que es un suelo más rico en nutrientes, por lo que las raíces finas pueden captar más nutrientes. Estas diferencias entre los sitios simulados coinciden con estudios previos de campo, que han comprobado que el crecimiento de las raíces finas es mayor y sobreviven más tiempo en suelos bien drenados y con niveles altos de N (Baker et al. 2001). Este comportamiento del modelo por tanto es una aproximación adecuada de los procesos reales que suceden en la rizosfera del bosque. Sin embargo, una diferencia importante entre el modelo y la realidad es que FORECAST asume que la tasa de renovación de las raíces finas es constante a lo largo de la vida del rodal, pero está ligada a la calidad del sitio. En realidad, la mortalidad y renovación de las raíces finas depende en gran medida de las condiciones climáticas, y pueden llegar a variar interanualmente de forma notable (Makkonen y Helmisaari 1998). El modelo, por tanto, es incapaz de simular esta fuente de variabilidad.

Incrementar la proporción de la biomasa arbórea que corresponde a las raíces también produce un efecto negativo, aunque de menor grado que en el caso de la tasa de renovación de las raíces finas, siendo de nuevo los cambios más pronunciados en el bosque continental, con menor N disponible. Este efecto es esperable tanto en el modelo como en su contrapartida en el ecosistema real, ya que manteniendo la biomasa total del árbol constante, si la biomasa subterránea aumenta, la biomasa foliar se reduce, por lo que la actividad fotosintética y el crecimiento potencial se reducen (Helmisaari et al. 2007). La biomasa de raíces tiene de promedio una mayor concentración de nutrientes que la biomasa aérea (dominada por la biomasa del tronco en rodales maduros, Helmisaari et al. 2002; Hellsten et al. 2013), por lo que árboles con una mayor proporción de raíces necesitan relativamente más nutrientes para crecer. La relación biomasa de raíces/biomasa total no es constante a lo largo de la vida de los árboles, aumentando más rápidamente

que el resto de la biomasa cuando los árboles son jóvenes, y manteniéndose después constante en rodales maduros (Janssens et al. 2005, Jagodziński y Kałucka 2011). Este efecto está incorporado en el modelo (Tabla 2), ya que se pueden calibrar las curvas de crecimiento de cada fracción de la biomasa (troncos, raíces, etc.) para distintas edades utilizando valores de la relación biomasa subterránea/biomasa aérea que varían a lo largo de la vida de los árboles. El que el modelo presente una destacable sensibilidad a este parámetro indica la necesidad de estudios adecuados para estimar la biomasa de raíces, algo que no suele estar incorporado en muchos proyectos de investigación debido al coste y complejidad de su estudio. Sin embargo, también indica la utilidad de estos datos, y debería servir para aumentar más si cabe el interés en el estudio del sistema radical de las especies arbóreas.

El que el modelo sea capaz de simular las interrelaciones entre biomasa radicular y eficiencia en la captación y uso de nutrientes es una característica importante de FORECAST, ya que la función que dirige el crecimiento de los árboles es el N foliar (un sustituto del aparato fotosintético, Agren 1983). Otros modelos forestales que estiman el crecimiento con funciones basadas en otras variables (diámetro del tronco, tamaño de copa, etc.) al no depender de la biomasa de hojas, no pueden simular este tipo de efecto (Landsberg 2003, Kimmins et al. 2010). De nuevo, al calibrar el modelo para el bosque más productivo, el modelo se vuelve menos sensible a cambios en la relación biomasa subterránea/total, ya que al existir un aporte adecuado de nutrientes el modelo limita menos el crecimiento potencial. Por lo tanto, el crecimiento estimado es más similar a los valores utilizados en la calibración.

Conclusiones

Este trabajo presenta un ejemplo de análisis de sensibilidad de un modelo a nivel de ecosistema aplicado al estudio de la biomasa subterránea, y su potencial aplicación tanto para explorar el comportamiento de un modelo y compararlo con los procesos ecológicos que trata de emular, así como para ayudar en la delineación de un plan de calibración más ajustado a las necesidades del modelo. En concreto, este estudio indica la necesidad de estimar de forma local la tasa de renovación de raíces finas, especialmente en los sitios de menor productividad, dado los potenciales efectos importantes sobre las proyecciones de crecimiento generadas por el modelo. En un estudio de campo, una estimación de esta tasa sería fácilmente ligada a una medición de la concentración de N en las raíces finas. Esta estrategia de muestreo de campo y calibración sería potencialmente más efectiva que la realización de estudios para reducir la incertidumbre en la relación biomasa subterránea/total.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por medio del programa ANA-BASI+D del Departamento de Educación del Gobierno de Navarra, y el Plan Nacional de I+D (proyecto AGL2012-33465) del Ministerio de Economía y Competitividad.

Referencias

- Agren, G.I. 1983. Nitrogen productivity of some conifers. *Canadian Journal of Forest Research* 13:494-500.
- Agren, G.I., Bosatta, E. 1996. *Theoretical Ecosystem Ecology, Understanding element cycles*. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- Arnold, G. 1992 Soil acidification as caused by the nitrogen uptake pattern of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Plant and Soil* 142:41-51.
- Baker, T.T., Conner, W.H., Lockaby, B.G., Stanturf, J.A., Burke, M.K. 2001. Fine root productivity and dynamics on a forested floodplain in South Carolina. *Soil Science Society of America Journal* 65:545-556.
- Blanco, J.A. 2004. La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo de nutrientes de dos bosques de los Pirineos Navarros. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra. Pamplona. España.
- Blanco, J.A. 2012. Forests may need centuries to recover their original productivity after continuous intensive management: an example from Douglas-Fir. *Science of the Total Environment* 437:91-103.

- Blanco, J.A., González, E. 2010. Exploring the sustainability of current management prescriptions for *Pinus caribaea* plantations in Cuba: a modeling approach. *Journal of Tropical Forest Science* 22:139-154.
- 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. 2006a. Influence of site characteristics and thinning intensity on litterfall production in two *Pinus sylvestris* L. Forests in the western Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 237:342-352.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2006b. Effects of thinning on nutrient pools in two contrasting *Pinus sylvestris* L. forests in the western Pyrenees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21(2), 143-150.
- Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C., Kimmins, J.P., Seebacher, T.M. 2007. Testing the performance of forecast, a forest ecosystem model, against 29 years of field data in a *Pseudotsuga Menziesii* plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 37:1808-1820.
- 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. 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.
- Comunidad Foral de Navarra 1998. *Plan forestal de Navarra. Dpto. de Desarrollo Rural, Medio Ambiente y Administración Local*. Gobierno de Navarra. Pamplona. España.
- Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., Hirano, Y. 2011. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. *Forest Ecology and Management* 262:2008-2023.
- Fisher, F., Binkley, D. 2000. *Ecology and Management of Forest Soils*. John Wiley and Sons. Nueva York. NY. USA.
- Ford, A. 1999. *Modeling the Environment*, Island Press, Washington, DC. USA.
- 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. 178 pp.
- 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. 28 pp.
- Håkanson, L. 2003. Propagation and analysis of uncertainty in ecosystem models. En: Canham, C. D., Cole J.J., Lauenroth, W.K. (eds). *Models in ecosystem science*, pp. 139-167, Princeton University Press, Princeton, NJ. USA.
- Hansson, K., Helmisaari, H.-S., Sha, S.P., Lange, H. 2013. Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. *Forest Ecology and Management* 309:58-65.
- Hellsten, S., Helmisaari, H.-S., Melin, Y., Skovsgaard, J.P., Kaakinen, S., Kukkola, M., Saarsalmi, A., Petersson, H., Akselsson, C. 2013. Nutrient concentrations in stumps and coarse roots of Norway spruce, Scots pine and silver birch in Sweden, Finland and Denmark. *Forest Ecology and Management* 290:40-48.
- Helmisaari, H.-S. 1992. Nutrient retranslocation in three *Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management* 51:347-367.
- Helmisaari, H.-S., Makkonen, K., Kellomäki, Valtonen, E., Mälkönen, E. 2002. Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165:317-326.
- Helmisaari, H.-S., Derome, J., Nöjd, P., Kukkola, M. 2007. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. *Tree physiology* 27:1493-1504.
- Imbert, B., Blanco, J.A., Castillo, F. 2008. Gestión forestal y ciclo de nutrientes en el marco del cambio global. En: Valladares F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante, 2a Edición*, pp 481-508. Ministerio de Medio Ambiente / EGRAF S.A., Madrid, España. ISBN: 978-84-8014-738-5.
- International Panel for Climate Change 2007. *Climate Change 2007: The physical science basis*. contribution of working group I to the fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jagodziński, A.M., Kałucka, I. 2011. Fine root biomass and morphology in an age-sequence of post-agricultural *Pinus sylvestris* L. stands. *Dendrobiology* 66:71-84.
- Janssens, I.A., Medlyn, B., Gielen, B., Laureysens, I., Jach, M.E., Van Hove, D., Ceulemans, R. 2005. Carbon budget of *Pinus sylvestris* saplings after four years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology* 25:325-337.
- Kimmins, J.P. 2004. *Forest Ecology. A foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry*. Prentice Hall, NJ. USA.
- Kimmins, J.P., Maily, D., Seely, B. 1999. Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in forecast. *Ecological Modelling* 122, 195-224.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C., Scoullar, K. 2008. Complexity in modeling forest ecosystems; how much is enough? *Forest Ecology and Management* 256, 1646-1658.
- 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, London, UK.
- Landsberg, J. 2003. Physiology in forest models: history and the future. *FBMIS* 1: 49-63.
- 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.
- Loidi, J., Bascónes, J. 1995. Mapa de series de vegetación de Navarra. Gobierno de Navarra, Pamplona, España.
- Makela, A., Vanninen P., 2000. Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements. A method based on system dynamics. *Trees* 14:316-323.
- Makkonen, K., Helmisaari, H.-S. 1998. Seasonal and yearly variations of fine-root biomass and necromass in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand. *Forest Ecology and Management* 102, 283-290.
- Mälkönen, E. 1974. *Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands*. Communications Institute Forestry Fennica 84.5.
- Margolis, H., Oren, R., Whitehead, D., Kaufmann, M.P. 1995. Leaf area dynamics of conifer forests. En Smith W.K., Hinckley T.M. (Eds.) *Ecophysiology of coniferous forests*. Academic Press. San Diego. ca, USA. 338 pp.
- 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. *Biological Conservation*, 95:233-246.
- Oliver, C.D., Larson, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*. Update. Wiley and Sons. Nueva York, NY, USA. 544 pp
- Peltoniemi, M., Mäkipää, R., Liski, J., Tamminen, P. 2004. Changes in soil carbon with stand age – an evaluation of a modeling method with empirical data. *Global Change Biology* 10:2078-2091.
- Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9, 131-140.
- Puertas, F. 2003. Scots pine in Navarre: economic importance and production. En: *Proceedings of the IUFRO Conference: Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western Pyrenees 15th-19th September, Navarra, Spain*. IUFRO-INIA, Pamplona, Spain.
- Richardson, D.M. (ed.) 1998. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Rivas-Martínez, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. Ministerio de Agricultura, Madrid. España.
- Rodríguez-Suárez, J.A., Soto, B., Iglesias, M.L., Diaz-Fierros, F. 2010. Application of the 3PG forest growth model to *Eucalyptus globulus* plantation in Northwest Spain. *European Journal of Forest Research* 129:573-583.
- Schoettle, A.W., Fahey, T.J. 1994. Foliage and fine root longevity of pines. *Ecological Bulletins* 43, 136-153.
- Seely, B., Hawkins, C., Blanco, J.A., Welham, C., Kimmins, J.P. 2008. Evaluation of an ecosystem-based approach to mixedwood modelling. *Forestry Chronicle* 84, 181-193.
- Seely, B., Welham, C., Blanco, J.A. 2010. Towards the application of soil organic matter as an indicator of ecosystem productivity: deriving thresholds, developing monitoring systems, and evaluating practices. *Ecological Indicators* 10, 999-1008.

- Sociedad Española de Ciencias Forestales 2013. *La situación de los bosques y el sector forestal español*. SECF. Madrid. España.
- Tatarinov, F.A., Cienciala, E. 2006. Application of BIOME-BGC model to managed forests 1. Sensitivity analysis. *Forest Ecology and Management* 237:267-279.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega. Barcelona, España.
- Wang, W., Wei, X., Liao, W., Blanco, J.A., Liu, Y., Liu, S., Liu, G., Guo, X., Guo S. 2013. Evaluation of the effects of forest management strategies on carbon sequestration in evergreen broad-leaved (*Phoebe bournei*) plantation forests using FORECAST ecosystem model. *Forest Ecology and Management* 300:21-32.
- 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.