

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 (Malkonen 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

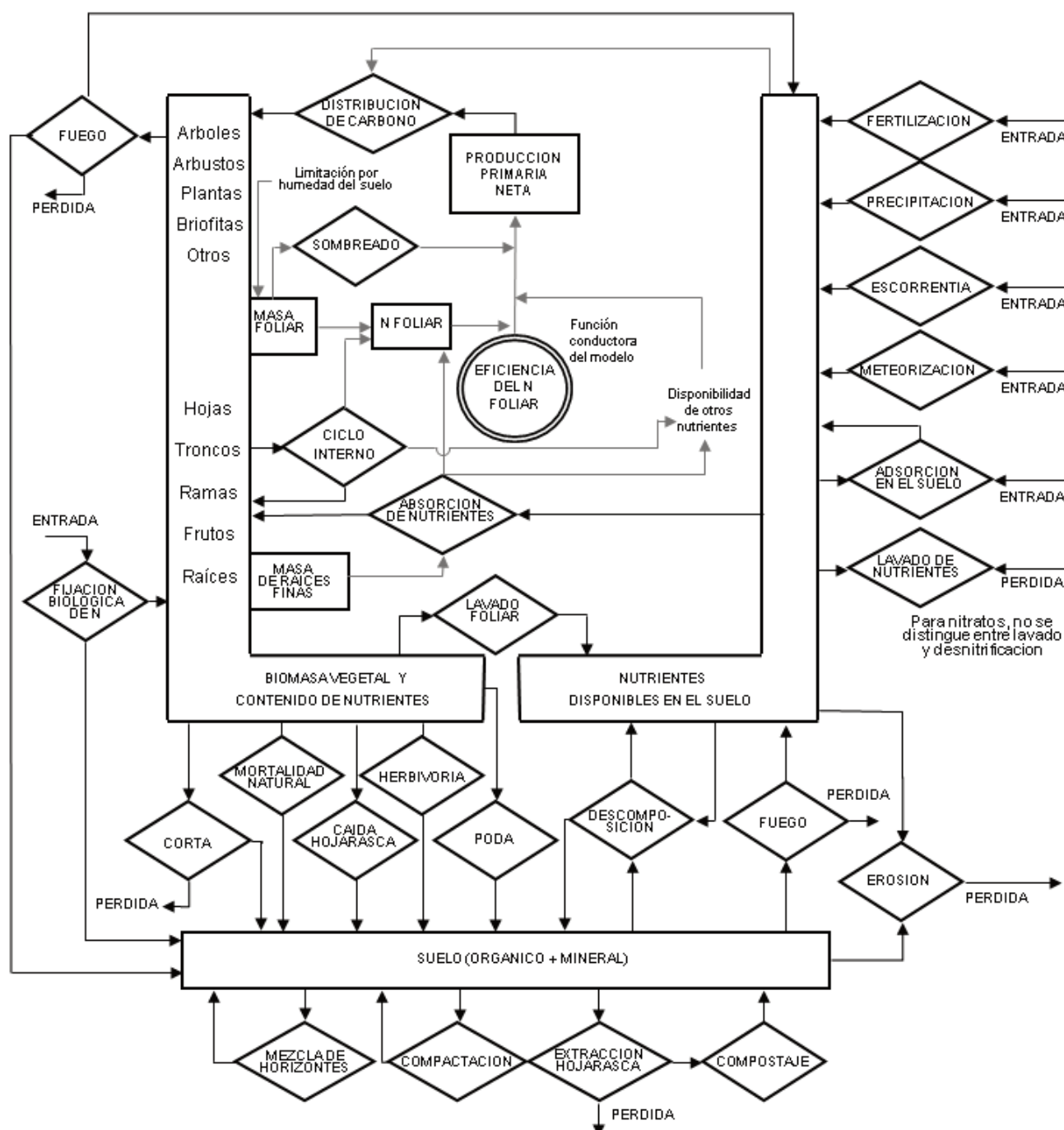


Figura 1. Principales procesos ecológicos implicados en el crecimiento de los árboles y simulados por FORECAST. La biomasa fluye (flechas) entre los distintos compartimentos (adaptado de Kimmins et al. 1999).

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, Imbert 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 refleje 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, escorrenría, 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 Shettle 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).

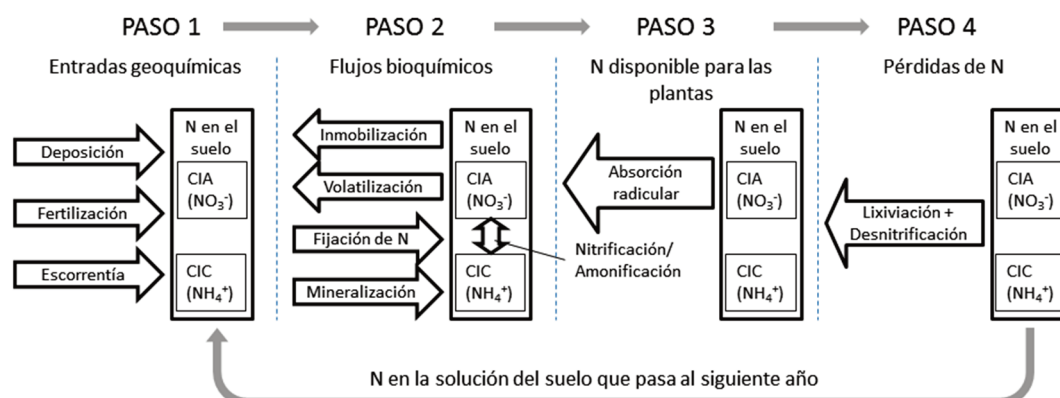


Figura 2. Orden en el que se estiman los flujos de entrada y salida del reservorio de nutrientes en el suelo, utilizados por FORECAST para calcular la cantidad de N disponible para las plantas cada año y que queda sin utilizar (si es el caso) para el año siguiente de la simulación.

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**,

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**).

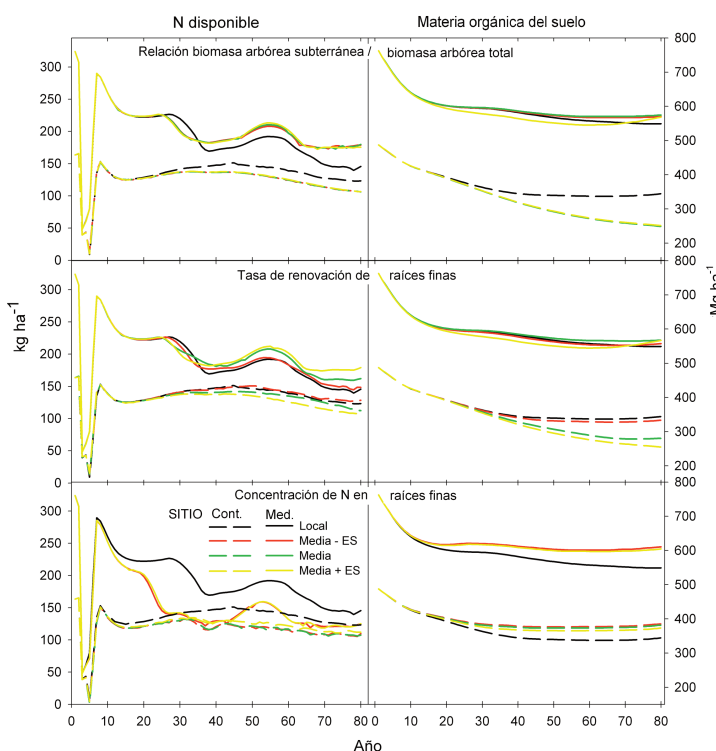


Figura 4. Estimaciones de N en el suelo disponible para las plantas (izquierda) y biomasa de materia orgánica en el suelo (hojarasca + humus; derecha) calculadas al variar los valores de calibración de tres parámetros relacionados con la biomasa de raíces. Los valores de calibración se describen en las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

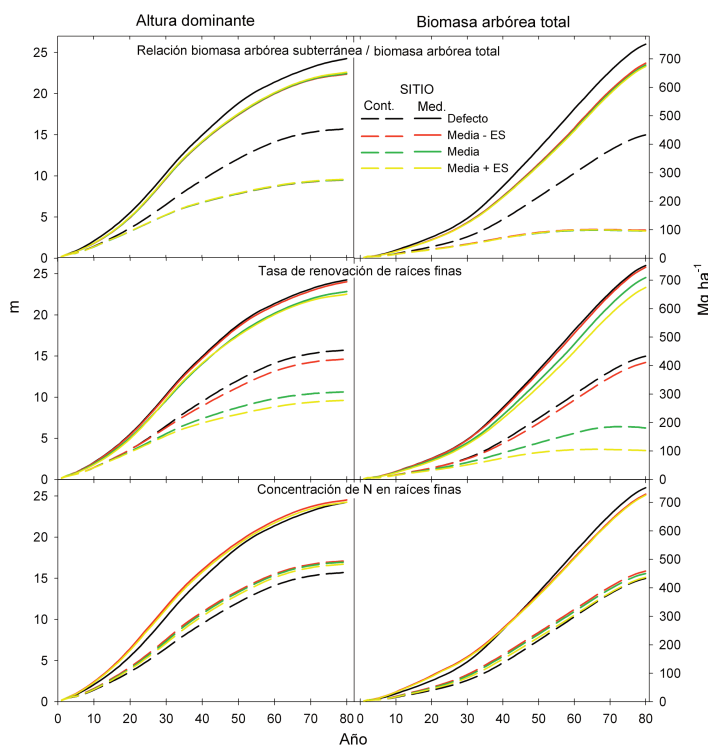


Figura 3. Estimaciones de altura dominante (izquierda) y biomasa arbórea total (aérea + subterránea; derecha) calculadas al variar los valores de calibración de tres parámetros relacionados con la biomasa de raíces. Los valores de calibración se describen en las **Tablas 1-3**.

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 modelling 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, Valtanen, E., Mälikönen, 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., Kalucka, 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., Mailly, 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 base 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.
- Mälikönen, 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. New 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., Díaz-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.