

GOTILWA+: un modelo de procesos que evalúa efectos del cambio climático en los bosques y explora alternativas de gestión para su mitigación

D. Nadal-Sala^{1,*}, S. Sabaté^{1,2}, C. Gracia^{1,2}

(1) Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona, España.

(2) CREA (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals), 08193 Cerdanyola del Vallès, España

* Autor de correspondencia: D. Nadal-Sala [d_nadal@ub.edu]

> Recibido el 18 de noviembre de 2013, aceptado el 14 de diciembre de 2013.

Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Gracia, C. 2013. GOTILWA+: un modelo de procesos que evalúa efectos del cambio climático en los bosques y explora alternativas de gestión para su mitigación. *Ecosistemas* 22(3):29-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.05.

En el contexto actual de cambio climático resulta fundamental disponer de herramientas que permitan explorar las posibles respuestas de los ecosistemas a los cambios que proyectan los modelos climáticos. GOTILWA+ es un modelo de simulación forestal, basado en procesos, que permite explorar los efectos sobre los bosques de distintos escenarios de cambio climático, así como sus respuestas a distintas opciones de gestión forestal. Los bosques españoles actualmente actúan en su conjunto como sumideros de carbono. Esta tendencia puede cambiar durante la segunda mitad de este siglo, cuando parte de los bosques españoles pueden convertirse en emisores netos de carbono. La principal causa de este cambio de comportamiento se proyecta que será debido al incremento de la aridez asociada al cambio climático. Además, la fracción de precipitación evapotranspirada por los bosques se verá incrementada debido al incremento de la demanda hídrica atmosférica. No obstante, una gestión adaptada a las nuevas condiciones climáticas puede aumentar la eficiencia en el uso del agua por parte de los bosques, además de contribuir a mantener sus balances de carbono positivos.

Palabras clave: cambio climático; ecología forestal; gestión forestal; modelización; procesos ecofisiológicos.

Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Gracia, C. 2013. GOTILWA+: a process-based model that evaluates the effects of climate change on forests and explores forest management options for its mitigation. *Ecosistemas* 22(3):29-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.05.

In the current climate change context, it is essential to develop tools able to explore forest ecosystems' responses to different climate change projections. GOTILWA+ is a forest growth process-based model that allows to explore the effects of different climate change scenarios on forests, as well as their responses to different forest management options. Despite Spanish forests are, in general, currently performing as carbon sinks, during the second half of this century, some of them may become net carbon sources. The main cause of this change would be driven by an increased aridity according to climate change scenario projections. Furthermore, for the same reason, the relative amount of evapotranspiration will be also increased due to a rising atmospheric evaporative demand. However, adaptive forest management to climate change would help to increase water use efficiency by forests, as well as to maintain positive its carbon balances.

Key words: climate change; ecophysiological processes; forest ecology; forestry; modelling.

La modelización como herramienta para explorar los efectos frente a condiciones ambientales cambiantes

La evaluación de los impactos sobre bienes y servicios ecosistémicos como consecuencia de cambios ambientales requiere disponer de herramientas capaces de describir las posibles respuestas de los ecosistemas en un contexto de cambio ambiental. Estas herramientas deben ayudar a anticipar los posibles impactos y a formular alternativas de gestión. Uno de los principales retos a los que nos estamos enfrentando consiste en comprender la respuesta de los ecosistemas al cambio climático. Este análisis requiere criterios con base científica sólida y su objetivo final debe ser el dotar de datos robustos para la elaboración de las políticas necesarias para reducir, paliar o mitigar los posibles efectos adversos del actual cambio climático. (Turpenney et al. 2004; European Commission 2009; Harrison et al. 2012).

Los modelos de procesos que simulan el funcionamiento de los ecosistemas son herramientas útiles que nos permiten evaluar hipótesis a medio y largo plazo sobre las respuestas de los ecosistemas a diferentes cambios ambientales. Estos modelos arrojan evidencias sobre la respuesta de los ecosistemas forestales a las condiciones ambientales futuras proyectadas por los distintos escenarios de cambio climático. Estos cambios ya se están produciendo y se verán, con toda probabilidad, reforzados y agravados en las décadas venideras en la zona del mediterráneo (Schröter et al. 2005; IPCC 2007). Los modelos permiten, asimismo, explorar las potencialidades y vulnerabilidades de los bienes y servicios que los bosques ofrecen a la sociedad (Krieger 2001; Calder 2007). Fontes et al. (2010) diferencian tres tipos de modelos de proyección forestal: los modelos empíricos (ME) basados en correlaciones estadísticas de las variables objetivo (p. ej.: producción de madera) con una serie de variables predictivas (p. ej.: precipitación media, temperaturas máximas y mínimas mensuales, etc.) (Pretzsch et al.

2008); los modelos basados en procesos (MP), en los que el comportamiento de un ecosistema está determinado por un conjunto de componentes funcionales que interaccionan entre sí y con el ambiente del sistema; y los modelos híbridos (MH), en los que se asumen relaciones empíricas dentro de un modelo basado en procesos para complementar las lagunas en el conocimiento sobre ciertos procesos ecofisiológicos (Mäkelä et al. 2000).

El modelo GOTILWA+

El modelo GOTILWA+ (Growth Of Trees Is Limited by Water, <http://www.creaf.uab.cat/gotilwa/>) es un modelo basado en procesos ecofisiológicos (Fig. 1). GOTILWA+ simula los flujos de carbono y agua de un rodal de distintos tipos de ecosistemas forestales, mediterráneos o de otras latitudes, a condición de que se trate de masas monoespecíficas. El análisis de masas mixtas queda fuera del objetivo del modelo dado el desconocimiento de las relaciones cuantitativas precisas que rigen las interacciones entre los individuos de las diversas especies que componen la masa mixta y que pueden presentar diferente tamaño y muy diferentes densidades relativas. Permite simular tanto poblaciones maduras como plantaciones simuladas desde el momento inicial de la plantación o regeneración tras una perturbación.

GOTILWA+ permite el análisis del crecimiento de las masas forestales bajo diferentes condiciones de clima y suelo. El análisis puede llevarse a cabo considerando el estrato arbóreo únicamente o incluyendo sus interacciones con el estrato arbustivo. Permite además incluir los efectos de perturbaciones. En particular, permite simular el riesgo de incendios cuya probabilidad de que se produzcan y, en caso de producirse, los efectos sobre la masa. Estos se determinan mediante un modelo empírico (González et al. 2006), en función de la especie, las características estructurales de la masa (densidad y distribución de diámetros de los árboles), características topográficas del rodal y, por supuesto, la temperatura y precipitación del período previo.

El modelo presta especial atención al análisis de los flujos de agua y carbono en el bosque y, en consecuencia, a los cambios que experimenta la estructura de la masa a lo largo del tiempo. En el análisis de los flujos de carbono se puede incorporar la emisión de compuestos volátiles de carbono (VOC's) (Keenan et al. 2009).

Desde la perspectiva de la gestión, permite simular distintos itinerarios de gestión de la masa forestal. Permite además optimizar el tratamiento de la masa para obtener determinados objetivos fijados por el gestor, ya se trate de maximizar la producción neta, optimizar la producción de madera en relación al agua transpirada, minimizar el riesgo de incendio ó maximizar el valor económico de la masa.

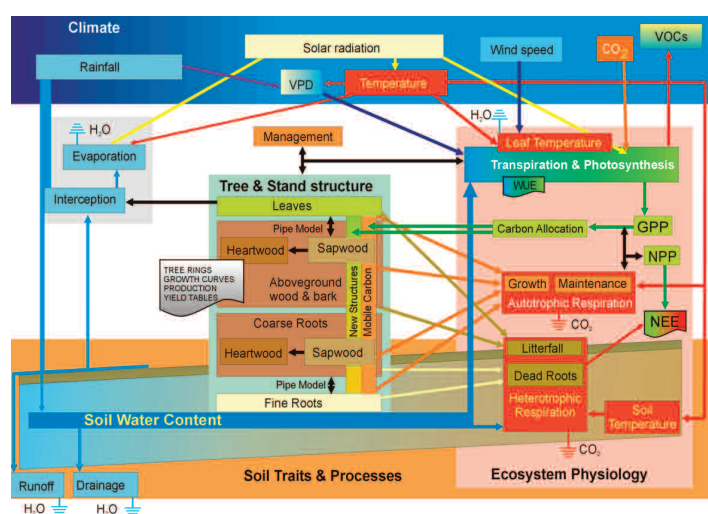


Figura 1. Diagrama conceptual del modelo GOTILWA+. Se muestran tanto las entradas climáticas como los principales procesos considerados en el modelo, así como sus interrelaciones. (Gracia et al. 2004b)

En este trabajo, se describe el modelo GOTILWA+ en su versión más actual y se muestran algunas aplicaciones recientes. También se discuten los principales resultados de dichas aplicaciones en el contexto del estudio de los efectos del cambio climático en los bosques españoles.

Variables de entrada

Las entradas principales del modelo GOTILWA+ incluyen datos sobre: i) Clima: Datos diarios de temperatura máxima y mínima, precipitación, radiación solar y déficit de presión de vapor, además de la velocidad del viento cuando está disponible. Raramente se puede disponer de series suficientemente largas de datos diarios. Para superar esta limitación, GOTILWA+ incorpora un algoritmo de generación de datos meteorológicos diarios ("Weather Generator") (Gracia et al. 2002) a partir de datos climáticos mensuales. El generador de datos climáticos, que debe alimentarse con series de datos mensuales, se ha desarrollado de modo que los datos generados resulten estadísticamente coherentes con las series temporales de referencia conservando además su autocorrelación temporal. ii) Ecofisiología de las especies: Los procesos ecofisiológicos (fotosíntesis, conductancia estomática, respiración autotrófica y heterotrófica) se describen mediante ecuaciones que precisan parámetros de entrada específicos de cada especie. iii) Estructura dimensional de los componentes de su biomasa (alometría): Los parámetros alométricos se utilizan para describir las ecuaciones que relacionan los distintos componentes del árbol (hojas, raíces finas, área de albura, biomasa inicial, etc.). iv) Estructura del rodal: GOTILWA+ no es un modelo espacialmente explícito, es decir, no se asignan coordenadas específicas a cada árbol individual. Los individuos se agrupan en clases diamétricas cuya distribución se introduce como entrada del modelo. GOTILWA+ no incluye procesos de sucesión interespecífica, aunque sí permite la formación de distintas cohortes monoespecíficas debido a regeneración. v) Suelo: El modelo también requiere datos sobre las características del suelo (cantidad de materia orgánica, pedregosidad, porosidad, profundidad, etc.). vi) Gestión: GOTILWA+ permite, simular itinerarios de gestión forestal específicos. Para ello se definen, de entrada, los criterios con qué se modifica la estructura del bosque (atendiendo a la densidad y tamaño de árboles, al volumen o biomasa de madera, ó al área basal del rodal, así como en qué momentos y/o condiciones de la evolución del rodal se ejecutan las intervenciones). Toda intervención en el rodal se basa en la retirada de un determinado número de pies arbóreos hasta alcanzar el valor deseado de la variable objetivo.

Cómo se relacionan los procesos en GOTILWA+

La fijación de carbono atmosférico a nivel foliar y la transpiración son dos procesos fundamentales del modelo. Ambos dependen de la radiación solar y la disponibilidad hídrica en el suelo. La radiación solar incidente se calcula horariamente siguiendo el modelo de Campbell (1986). Se considera la bóveda foliar dividida en dos estratos (tres en el caso de presencia de sotobosque), hojas de sol, hojas de sombra y hojas del sotobosque. Para cada uno de ellos se calcula la fotosíntesis y la transpiración. La fotosíntesis se basa en la descripción de Farquar y colaboradores (Farquhar y Von Caemmerer 1982). La apertura o cierre estomáticos se basan en el modelo de Leuning, Ball y Berry (Leuning 1995) modulado por la disponibilidad de agua en el suelo. Para el balance energético foliar se siguen las ecuaciones de Gates (Gates 1962, 1980). La evapotranspiración se calcula aplicando las ecuaciones de Penman-Monteith (Monteith 1965; Jarvis y McNaughton 1986). Estas relaciones determinan las entradas de carbono por fotosíntesis y salida de agua por transpiración. Todos estos procesos se calculan horariamente y se integran para producir valores diarios, mensuales y anuales (Fig. 2).

La producción primaria bruta (PPB) resulta de la integración de los valores horarios de fijación de carbono en la fotosíntesis. (Todas las unidades expresadas en $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ no ser que se indique lo contrario).

La producción primaria neta se obtiene de restar la respiración autotrófica a la producción primaria bruta (Ec. 1):

$$PPN = PPB - R_A \quad [\text{Ecuación 1}]$$

Dónde PPN es la producción primaria neta, PPB la producción primaria bruta y R_A la respiración autotrófica del sistema.

La respiración total se calcula como la suma de la respiración autotrófica y la respiración heterotrófica. Esta última se refiere a la descomposición de la materia orgánica en el suelo por parte de los organismos edáficos. La respiración de los animales (excepto la fauna del suelo) no se considera en la determinación de la respiración heterotrófica dada su escasa contribución relativa. (Ec. 2):

$$R_T = R_A + R_H \quad [\text{Ecuación 2}]$$

Donde (R_T) es la respiración total, (R_H) es la respiración heterotrófica y (R_A) la respiración autotrófica.

La R_H se basa en la descomposición de materia orgánica del suelo. El suelo está dividido en dos horizontes: uno orgánico y otro inorgánico. La materia orgánica del suelo se origina por la caída de ramas, hojas y troncos en la biomasa aérea. La biomasa subterránea aporta la fracción de raíces finas y gruesas muertas que se incorporan a dicho compartimento. La R_H sigue el modelo exponencial negativo propuesto por Olson (1963), basado en la humedad del suelo y una Q_{10} dependiente de la temperatura. La humedad del suelo se calcula en función de los aportes hídricos (en forma de precipitación) y las salidas de agua del suelo mediante evapotranspiración, percolación y escorrentía superficial.

R_A se calcula horariamente como la suma entre las respiraciones de mantenimiento (R_M) y de crecimiento (R_C). (Ec. 3):

$$R_A = R_M + R_C \quad [\text{Ecuación 3}]$$

La respiración de mantenimiento (R_M) se calcula a intervalos horarios, como una función Q_{10} dependiente de la temperatura. En un instante determinado en el que la temperatura es t °C, el valor de Q_{10} se determina como:

$$Q_{10,t} = Q_{10,25} \cdot (t-25) \cdot 0.1 \quad [\text{Ecuación 4}]$$

Donde $Q_{10,t}$ es el valor de Q_{10} a la temperatura t del componente que respira respecto al valor Q_{10} estandarizado a 25 °C; t es la temperatura del aire (°C). La temperatura de las hojas se calcula a partir de su balance energético, mientras que para los demás componentes se asume que es igual a la temperatura del aire.

La respiración de mantenimiento se determina a partir de la respiración de la biomasa foliar, de las raíces finas y la biomasa viva del tronco. La biomasa viva del tronco es una fracción de la albura que depende de cada especie. Se distingue entre la tasa de respiración de la fracción de carbono móvil ($55.5 \text{ cal} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$) y la fracción de carbono estructural ($33.3 \text{ cal} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$), según Ovington (1961) (Ec. 5).

$$R_{M,\text{tejido}} = B_{\text{tejido}} \cdot Q_{10,t} \cdot R_{\text{BASE,tejido}} \quad [\text{Ecuación 5}]$$

Donde $R_{M,\text{tejido}}$ es la respiración de mantenimiento de un tejido en $\text{kg} \cdot \text{hora}^{-1}$, B_{tejido} es a biomasa seca de un tejido, en kg, $Q_{10,t}$ es el valor de Q_{10} a la temperatura t (°C) del componente que respira respecto al valor Q_{10} estandarizado a y y $R_{\text{BASE,tejido}}$ es la tasa de respiración basal corregida por la relación del carbono en su forma móvil/estructural de un tejido, en $\text{kcal} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$.

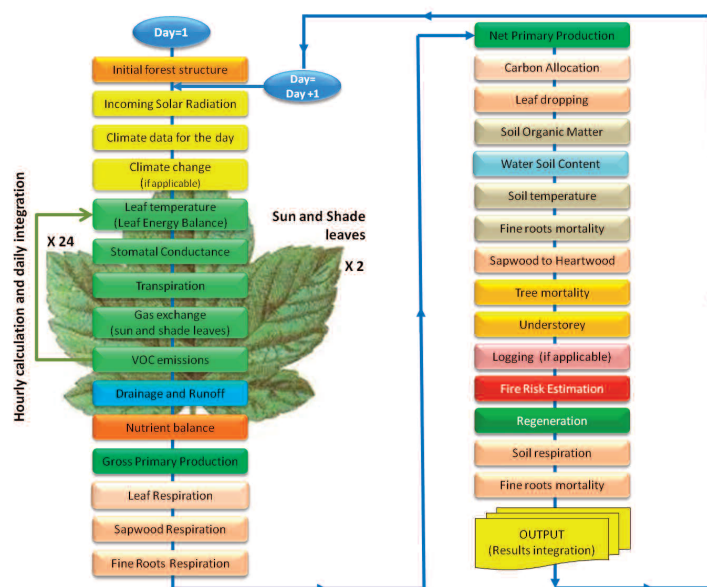


Figura 2. Diagrama de la iteración diaria en el modelo GOTILWA+. Los procesos del balance energético foliar, la conductancia estomática, la transpiración, el intercambio de gases y las emisiones de compuestos volátiles de carbono (VOC's) se calculan de forma horaria para dos capas de hojas (hojas de sol y hojas de sombra).

La respiración de crecimiento (R_C) se define como la fracción de carbohidratos que se respira en el proceso de producción de nuevos tejidos. La eficiencia metabólica de la producción de tejidos en las plantas se establece en $0.68 \text{ g tejido nuevo / g de glucosa}$, lo que se traduce en una pérdida por respiración de crecimiento de $0.32 \text{ g de glucosa por gramo de nuevo tejido formado}$ (Ovington 1961). En suma, de la PPB se descuenta diariamente el coste de mantenimiento de los tejidos existentes en el estrato arbóreo más el coste de formación de los nuevos tejidos, para obtener la PPN.

La PPN es utilizada siguiendo una serie de criterios jerárquicos. En primera instancia, se destina a rellenar las reservas de carbono móvil cuyo límite máximo corresponde a una fracción de la biomasa de albura, tanto aérea como subterránea, de los individuos, más la reserva que se acumula en el tejido foliar. El excedente de PPN, si existe una vez las reservas de carbono móvil están llenas, se destina a restaurar las estructuras perdidas de hojas y raíces finas hasta restablecer el equilibrio con el área de albura según el modelo "pipe model" (Shinozaki et al. 1964). Finalmente, si aún hay remanente de carbono fotosintetizado se forma nueva albura, hojas y raíces finas repartiéndose de tal modo que los nuevos tejidos formados se ajusten al equilibrio del "pipe model". Si al compensar la respiración de los tejidos, la PPN resulta negativa se consumen carbohidratos de reserva. Si estos carbohidratos de reserva descienden por debajo de un determinado umbral se desencadenan procesos de mortalidad, y ésta se determina diariamente para cada individuo de la clase diamétrica de modo que no afecta por igual a todos los individuos de la clase. Así mismo, si una clase diamétrica resulta completamente defoliada, durante su período de actividad vegetativa, (es decir, a parte del reposo invernal de los caducifolios), y sus reservas de carbono móvil se encuentran por debajo del umbral de mortalidad definido, todos los individuos de esta clase son eliminados. La biomasa de los individuos muertos pasa a formar parte de la fracción orgánica del suelo.

La capacidad de retención hídrica de un suelo es una característica fundamental para determinar su calidad (Pastor y Post 1986). En GOTILWA+ la capacidad de almacenar agua en un suelo depende de su profundidad y volumen efectivo (excluida la fracción del volumen del suelo ocupada por piedras). También depende, en menor medida, de la cantidad de materia orgánica que contenga dicho suelo.

“Particle swarm optimization”, una aplicación para optimizar la gestión forestal

Además de la simulación de regímenes de gestión preestablecidos de las versiones anteriores de GOTILWA+, la última versión incorpora la posibilidad de explorar regímenes de gestión óptimos que permitan alcanzar determinados objetivos fijados previamente por el gestor.

Las funciones objetivo actualmente incorporadas al algoritmo de optimización permiten optimizar el valor esperado del suelo (soil expectation value, €·ha⁻¹) con y sin consideración del riesgo de fuego, la producción de madera obtenida a lo largo de un turno (m³·ha⁻¹·año⁻¹), la cantidad de agua invertida en la producción de madera a lo largo del turno (m³ de agua·m⁻³ de madera) y la susceptibilidad de la masa al fuego; así como la combinación de cualquier combinación de las mismas.

En un esquema tradicional de gestión de una masa monoespecífica, se comienza por un regenerado o plantación de pies a una densidad determinada. El gestor, de acuerdo con su experiencia y basándose en el conocimiento de la especie y de las características de la región, determina en qué momentos se van a producir los sucesivos aprovechamientos a lo largo del turno y la intensidad de los mismos hasta completar la rotación.

GOTILWA+ explora las variables implicadas en el plan de gestión, denominadas variables de decisión, a saber: la densidad inicial de la plantación, el momento en el que se debe acometer una corta de mejora, la densidad de la masa tras dicha corta de mejora, los momentos en los que se deben producir las sucesivas entresacas y la intensidad de cada una de ellas hasta completar el turno. En esta exploración, se busca la combinación de todas las variables que arrojan el valor óptimo de la función ó combinación de las funciones objetivos propuestas. En una optimización tipo, el número de posibles combinaciones de las variables de decisión se eleva a varias decenas o centenares de millones; lo que anula cualquier opción de explorar sistemáticamente todo el espacio de las variables de decisión. La búsqueda de la combinación óptima se basa en un algoritmo llamado optimización de enjambres de partículas (particle swarm optimization, PSO) desarrollado por Eberhart y Kennedy (1995) inspirado en el comportamiento social de las bandadas de aves o cardúmenes de peces.

El algoritmo PSO resulta extremadamente eficaz en la búsqueda de soluciones óptimas en espacios complejos. Brevemente descrito, el espacio de las variables de decisión es un hiperespacio de n dimensiones (cada dimensión representa una variable de decisión). Cada punto en el hiperespacio representa la combinación de todas las variables de decisión y representa una posible solución. Un conjunto de “partículas” se mueven en el hiperespacio de manera análoga a como lo haría una bandada de aves moviéndose a la búsqueda del alimento. En cada una de las sucesivas posiciones ocupadas por las diferentes partículas se evalúa el valor de la gestión que representa (su “fitness”), simulando el crecimiento del bosque bajo ese preciso régimen de gestión (densidad inicial, turno y momento e intensidad de las cortas). El algoritmo se inicia con un conjunto de posibles soluciones elegidas aleatoriamente. Se explora el resultado obtenido para la variable objetivo con cada una de ellas y el sistema retiene la mejor solución hallada en esta primera iteración (óptimo global). En iteraciones sucesivas todas las posibles soluciones exploradas se aproximan progresiva y estocásticamente al óptimo global. Durante el proceso, algunas de las partículas pasan por puntos del espacio de decisión que corresponden a combinaciones de las variables cuyo valor mejora el valor óptimo global hallado hasta ese momento. En ese caso, el óptimo global es sustituido por el nuevo valor y el conjunto de partículas que representan las posibles soluciones se mueve hacia el nuevo óptimo global. En todo momento, cada partícula tiene asociadas las propiedades de velocidad y dirección que rigen su desplazamiento hacia el óptimo global detectado hasta ese momento.

El algoritmo PSO, aunque requiere un tiempo de proceso largo, se ha revelado como un eficaz método de explorar regímenes de

gestión óptimos lo que es particularmente útil a la hora de explorar posibles regímenes de gestión adaptados a las futuras condiciones ambientales impuestas en el marco del cambio climático. Más interesante aún resulta el hecho de comprobar cómo, en un determinado escenario climático bajo diferentes condiciones ambientales, por ejemplo en tipos de suelo con distinta capacidad de reserva hídrica, la gestión óptima para minimizar los efectos adversos en un determinado objetivo de gestión, ha de ser diferente, lo que previene sobre soluciones demasiado simplistas.

Proyecciones de futuro para los bosques Españoles

Preparando las simulaciones

En un contexto de cambio climático resulta fundamental proyectar los impactos de este sobre los bosques españoles, para poder explorar, diseñar y aplicar estrategias de mitigación y/o adaptación. Es de este escenario del que nace el proyecto MONTES-CONSOLIDER (CSD2008-00040). Entre las tareas de este proyecto, se ha incluido el estudio de la posible evolución de los balances de carbono y agua de los bosques españoles durante el siglo XXI utilizando el modelo GOTILWA+. Los Inventarios Forestales Nacionales (IFNs, Ministerio de Medio Ambiente 1998; 2008) y el *Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya* (IEFC, Gracia et al. 2004a) resultan ser una fuente de datos extraordinaria para la consecución de este objetivo; ya que caracterizan la estructura de la totalidad de los bosques españoles. Se han utilizado las estaciones peninsulares del IFN2, como condiciones de partida para las proyecciones de GOTILWA+. Cada una de estas estaciones, centradas en los inventarios forestales nacionales, ha sido evaluada para su posible simulación. De las más de 84 000 parcelas originales se han seleccionado 15 681 parcelas (Fig. 3) que cumplieran los siguientes requisitos: i) parcelas monoespecíficas: se han elegido aquellas en las que la especie dominante representa a partir del 80 % del área basal total; ii) especies simuladas: Las especies cuyo crecimiento se ha simulado son las más abundantes y por tanto, las más representativas en el país: pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.), encina (*Quercus ilex* L.), pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.), pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold), pino marítimo (*Pinus pinaster* Ait.) y haya (*Fagus sylvatica* L.); y iii) número de individuos: se ha establecido un criterio según el cual el número de individuos en la parcela debe superar los 200 pies/ha; en caso contrario la parcela no se incluye en este análisis ya que se considera que 200 pies/ha es la densidad mínima para considerar que un bosque tiene la copa cerrada. La producción acumulada entre el segundo y el tercer inventarios forestales (IFN3-IFN2) se ha uti-

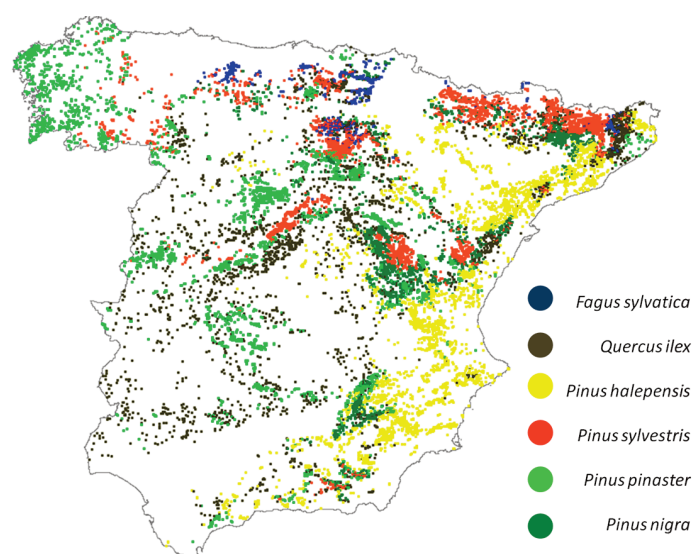


Figura 3. Distribución de las 15681 parcelas del IFN2 seleccionadas para la simulación. Se indica en cada parcela la especie analizada. Para las zonas de Navarra, Asturias y Cantabria no hay datos estructurales disponibles y por lo tanto se han excluido del análisis.

lizado para calibrar los resultados de GOTILWA+ para el período 1996-2006. Los datos alométricos para cada especie se han obtenido a partir del *Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya* (IEFC, Gracia et al. 2004a).

Debido a la incertidumbre asociada a las características climáticas futuras se han utilizado cuatro escenarios climáticos para la simulación de las estaciones IFN con el fin de cubrir un abanico amplio de posibles escenarios futuros. En una primera etapa, se generan series meteorológicas de datos mensuales que cubren el período 1951-2100. Se organizan en una malla de 1x1 km centrada en las parcelas del IFN3. Se han adoptado las proyecciones meteorológicas desarrolladas por AEMET (Agencia Estatal de Meteorología, http://www.aemet.es/documentos/es/elclima/cambio_climat/escenarios/Informe_Escenarios.pdf) para los escenarios socioeconómicos A2 y B2 (IPCC 2007), y para los modelos de circulación global CGCM2 y ECHAM4 -un total de cuatro combinaciones- como posibles escenarios de clima futuro. Las series meteorológicas obtenidas consisten en valores mensuales de temperatura mínima y máxima, radiación potencial y precipitación total. En una segunda fase, para la aplicación del modelo, resulta necesario un proceso de desagregación de los valores mensuales a valores diarios. Como el número de nudos en la malla de datos mensuales generada es muy superior al de estaciones reales que registran datos diarios, para alimentar el generador de datos climáticos diarios, ha sido necesario utilizar las observaciones diarias de 53 estaciones meteorológicas AEMET para obtener una variabilidad climática de referencia. Se han seleccionado las estaciones en función de a) la longitud del período registrado (con un mínimo de diez años) y b) la calidad de los datos de la estación (menos de un 10 % de vacíos en los registros diarios). De estas estaciones y para cada una de las variables climáticas estudiadas se ha extraído el promedio mensual, la desviación típica y la autocorrelación temporal en forma de matriz de transición de Markov de las variables climáticas escogidas. La matriz de transición de Markov permite conservar la autocorrelación temporal de las series desagregadas. En ella se define la probabilidad que una variable esté por encima o por debajo del promedio mensual, durante el día $t+1$, en función de si durante el día t la variable se ha encontrado por encima o por debajo del valor promedio. Se asume que cualquier estación tiene la misma variabilidad climática que la estación de la red AEMET más próxima (Fig. 4) y, a falta de otros criterios cuantitativos precisos, que la variabilidad climática mensual actual se mantendrá constante en todos los escenarios proyectados. Los datos meteorológicos obtenidos mediante el generador de clima incorporado en GOTILWA+ se ajustan a los datos de referencia de una forma muy precisa ($p < 0.01$, $n = 15\,681$), con una diferencia en la precipitación anual promedio del 0.2 % de sobreestimación en las series meteorológicas diarias. En la figura 5 se pueden observar las diferencias de precipitación y evapotranspiración consideradas para un escenario de cambio climático ECHAM4-A2 (período 2095-2100) comparadas con los datos observados (y sometidos al proceso de desagregación) (período 1951-1955) para la misma parcela. Para la concentración de CO_2 atmosférico se ha asumido un incremento anual de 5.2 ppm y 2.6 ppm para los escenarios A y B respectivamente, sobre una concentración base de 391 ppm en el año 2010.

Debido a que se carece de la información precisa requerida sobre los suelos en las estaciones del IFN, se ha considerado que las diferencias de producción simuladas mediante GOTILWA+ y la producción observada entre los inventarios IFN3 - IFN2 se puede deber a los efectos de la profundidad del suelo (desconocida) en cada parcela (que afecta claramente a la reserva hídrica y en última instancia a la producción) y al hecho de considerar que la materia orgánica inicial en el suelo es la misma para todas las estaciones. En las simulaciones se han explorado tres posibles profundidades (de 25, 50 y 100 cm respectivamente). Finalmente, se ha asignado una profundidad de suelo "más probable" a cada parcela, en función de la comparación de los valores simulados con la diferencia de producción observada IFN3 - IFN2. La profundidad del suelo asignada es aquella que minimiza la diferencia entre ambos valores.

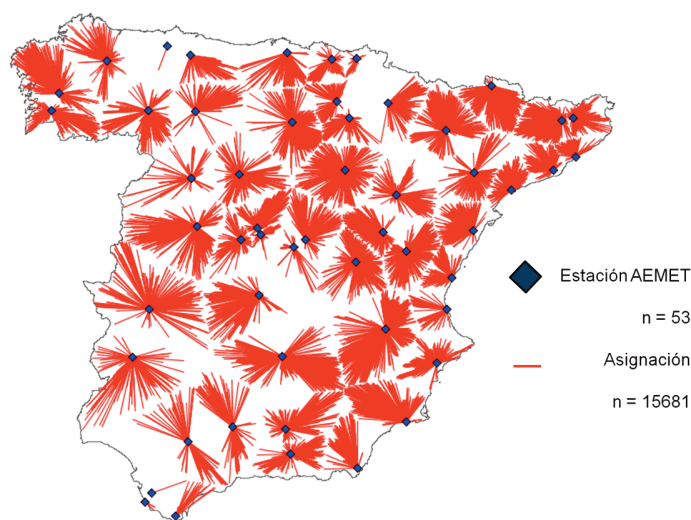


Figura 4. Asignación de la variabilidad climática para la desagregación de las series meteorológicas en las 15681 estaciones IFN en función de la estación más cercana.

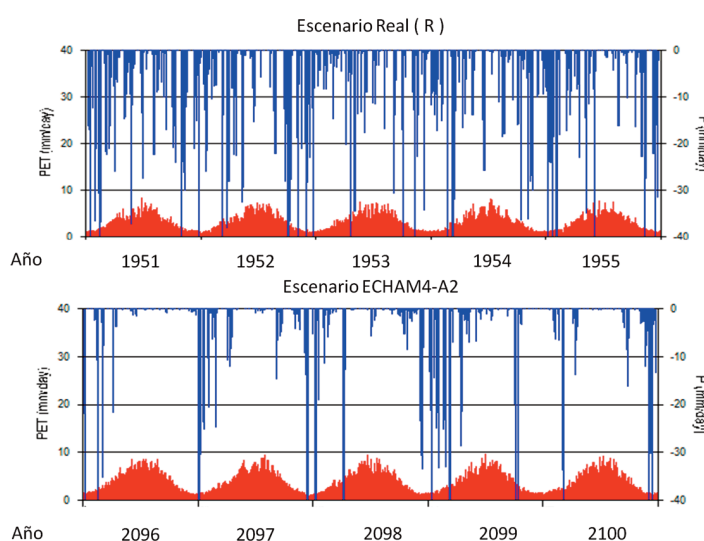


Figura 5. Ejemplo de generación de las series climáticas: Distribución de la precipitación (P, azul) y la evapotranspiración potencial (PET, rojo) por un escenario R (arriba) y ECHAM4-A2 (abajo) para el mismo píxel. Se aprecia una importante reducción de la precipitación estival en el escenario ECHAM4, así como un incremento de la evapotranspiración potencial.

Resultados

Efectos del cambio climático sobre la producción

Actualmente los bosques españoles actúan como sumideros de carbono (Vayreda et al. 2012). De acuerdo con las proyecciones del modelo, hasta mediados del siglo XXI el cambio climático presentará un efecto positivo en la producción forestal (Fig. 6A). El incremento de la concentración de dióxido de carbono atmosférico produce un efecto de fertilización sobre la PPB, que no llega a ser neutralizado por el aumento de la temperatura y la reducción de la precipitación. Este incremento, durante la primera mitad del siglo XXI, también se traduce en un incremento de la PPN. Sin embargo, a partir de mediados de siglo, este efecto positivo del incremento de CO_2 atmosférico sobre la producción puede desvanecerse debido al efecto negativo inducido por el incremento de temperatura y la reducción previsible de la precipitación. El aumento de temperatura determina un aumento de las tasas de respiración autotrófica y de la demanda evaporativa. Si además, estos cambios se combinan con una reducción de precipitación a lo largo de este siglo XXI, el resultado de esta combinación es una limitación importante de la producción primaria neta (Sabaté et al. 2002; Schröter et al. 2005). Por lo tanto, en los escenarios de cambio climático

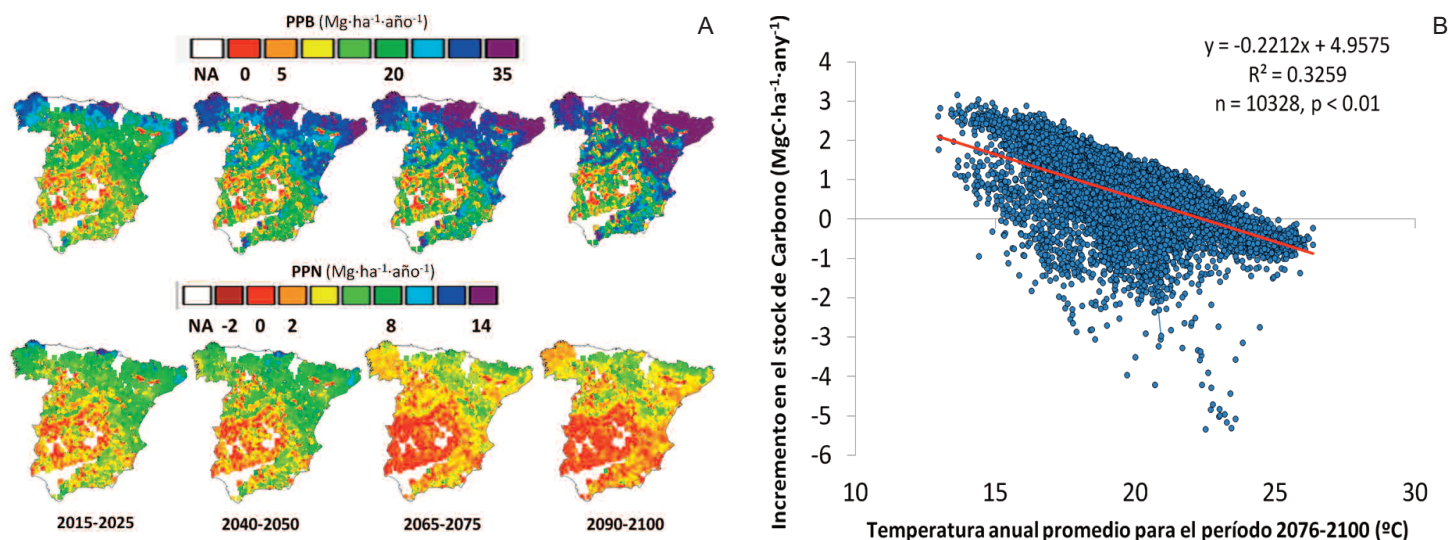


Figura 6. Resultados del proyecto MONTES-CONSOLIDER para un escenario socio-económico A2, un GCM ECHAM4, y una profundidad del suelo fija a 0.5 m. La figura **A** muestra la producción primaria bruta (PPB) y la producción primaria neta (PPN) para el mismo escenario y para diferentes periodos de siglo XXI. Se han extrapolado los resultados obtenidos para las estaciones IFN individuales a una extensión de 1x1 km. En la figura **B** se ilustra la variación del C acumulado durante el periodo 2076-2100, en relación a la temperatura anual promedio para este mismo periodo. Se puede observar una clara tendencia a una menor fijación de carbono, alcanzando incluso valores de emisión netas positivas del mismo, a medida que incrementa la temperatura promedio anual.

simulados, la producción neta de los bosques españoles se reduce a partir de la segunda mitad de este siglo, en mayor o menor grado, dependiendo del grado de disponibilidad hídrica y del incremento en demanda evaporativa de la atmósfera. Entre las áreas que se revelan más sensibles a los efectos del cambio climático se encuentran, en primera instancia, los bosques mediterráneos, de encina, pino carrasco y pino silvestre, ubicados en la zona Sur-Suroeste de la península Ibérica, debido a que éstos ya se encuentran actualmente en un régimen de severo estrés hídrico. Los bosques ubicados al noroeste también se verán afectados, ya que las proyecciones indican una severa reducción de precipitación en la región. Además, se muestra una mayor sensibilidad de algunos de estos bosques al incremento de la aridez (p. ej.: los bosques de haya resultan especialmente sensibles a un incremento moderado de la temperatura media (Jumps et al. 2006), o los bosques ubicados en las cotas más bajas, con posible migración altitudinal debido al incremento de temperaturas (Saltré et al. 2013)). Este descenso generalizado en la producción durante la segunda mitad del siglo XXI puede traducirse en que bosques que actualmente actúan como sumideros de carbono pasen a actuar como emisores netos de carbono (Fig 6B) debido al hecho de que la respiración heterotrófica podría superar los niveles de fijación de carbono en la fotosíntesis. Es decir, los ecosistemas forestales pasan a tener producciones netas del ecosistema negativas a consecuencia de los posibles fenómenos de decaimiento y mortalidad arbórea.

Efectos del cambio climático sobre los flujos hídricos de los bosques españoles

Un importante servicio ecosistémico que proporcionan los bosques es la mejora en la calidad del agua (Neary et al. 2009). Sin embargo, la fracción de la precipitación evapotranspirada por los árboles es muy significativa (Calder 2007). Por ejemplo, un encinar ubicado en la zona de Prades, noreste de la península Ibérica, con una precipitación anual de 580 mm·año⁻¹ evapotranspira en promedio alrededor del 84 % del agua precipitada (Piñol et al. 1991; Piñol et al. 1999; Gracia et al. 2011). En el actual contexto de cambio climático, con una creciente aridez y un aumento de la demanda evaporativa, las proyecciones indican que la evapotranspiración de los bosques españoles se verá incrementada (Fig. 7). La proporción de la precipitación que representa, -que también se conoce como agua verde-, aumentará conforme disminuya la precipitación y aumente la demanda evaporativa a la vez que, el agua que se exporte del sistema mediante escorrentía superficial o drenaje, el agua azul, disminuirá. En todas las especies simuladas se observa una ten-

dencia común en este sentido. Estos cambios puede suponer impactos negativos sobre otros ecosistemas, como los ecosistemas fluviales (Otero et al. 2010).

¿Puede la gestión forestal mitigar los impactos del cambio climático?

Como ya se ha apuntado anteriormente, GOTILWA+ permite simular los efectos de la gestión sobre los bosques. Además permite explorar itinerarios de gestión óptimos para conseguir un objetivo previamente fijado por el gestor. De esta forma esperamos que GOTILWA+ pueda contribuir a desarrollar estrategias de gestión que ayuden a mitigar los efectos adversos del cambio climático sobre los ecosistemas forestales más vulnerables.

En el contexto del proyecto SYLVAMED (www.sylvamed.eu) se estudió la respuesta de un bosque regenerado de pino carrasco (*Pinus halepensis* L.) bajo distintos itinerarios prefijados de gestión forestal. Se analizaron siete itinerarios distintos, bajo dos escenarios de precipitación y dos suelos con espesores distintos (un rodal con un suelo de y una precipitación de 650 mm/año y otro con un suelo de y una precipitación de 550 mm/año) que representan las

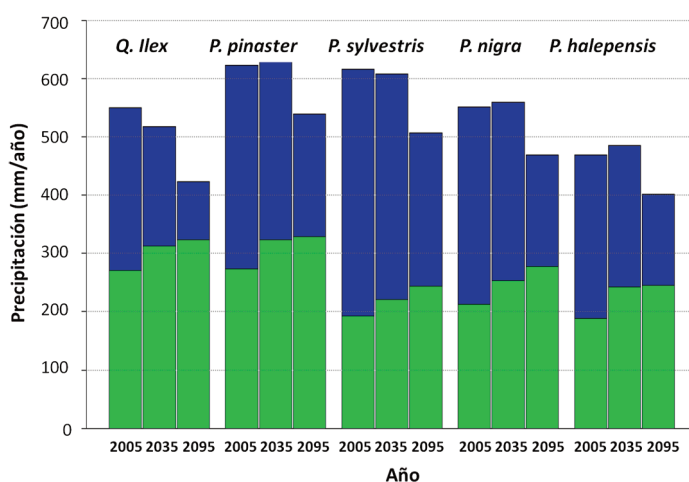


Figura 7. Flujos de agua verde (verde) y agua azul (azul) promedio para un conjunto de 500 parcelas forestales españolas elegidas aleatoriamente entre todas las estaciones simuladas. Se indican los flujos respecto a la precipitación promedio y para tres periodos de simulación: 2000-2010 (2005), 2030-2040 (2035) y 2090-2100 (2095). Se han utilizado los valores promedio de diez años para evitar que los fenómenos de mortalidad afecten de forma artificial los valores considerados.

condiciones predominantes en la zona estudiada. De acuerdo con los resultados obtenidos, una gestión apropiada puede reducir hasta en un 34 % la evapotranspiración de una masa forestal de *P. halepensis* (Fig. 8A) si se compara con la del rodal no gestionado. Los resultados también indican que, si bien la cantidad total de agua transpirada es similar en ambas condiciones simuladas, el impacto de la masa forestal sobre los recursos hídricos resulta más acusado en la zona de menor precipitación, ya que la fracción de la precipitación evapotranspirada por los árboles es mayor. Luego, es en las zonas con menor precipitación donde el impacto de una gestión forestal enfocada a la minimización de la evapotranspiración resulta más relevante en términos relativos. Asimismo, una gestión adecuada, orientada a la producción, permite un incremento del 100 % de la producción de un rodal forestal de pino carrasco (Fig. 8B).

Resulta interesante constatar que, según los resultados de las simulaciones, la gestión más adecuada para la minimización del uso del agua por el bosque no es la misma que la que maximiza la producción de madera. Por lo tanto, resulta fundamental determinar previamente los objetivos hacia los que se orienta la gestión considerando el incremento de aridez que supone el cambio climático. Una gestión adaptada a los cambios ambientales en este contexto puede ser crucial a la hora de contribuir a la conservación de los bosques ibéricos y los bienes y servicios que de ellos se derivan. Sobre todo, debe de tenerse en cuenta que los ecosistemas forestales mediterráneos ya se encuentran en el presente muy limitados por la disponibilidad de agua. Pequeñas actuaciones de mitigación pueden ayudar a preservar su funcionalidad frente a los impactos que impone el aumento de estrés hídrico (Gracia et al. 2011; Mav-sar 2011); así como la de los demás ecosistemas que se interrelacionan con ellos (Gashit y Resh 1999).

Ventajas y limitaciones de GOTILWA+

El modelo GOTILWA+ permite simular la evolución de un rodal forestal bajo condiciones ambientales cambiantes. Como se ha tratado de ilustrar en las líneas anteriores, es una herramienta útil para la exploración de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas forestales que se desarrollan en diferentes condiciones. Los resultados obtenidos simulando el crecimiento y desarrollo de los bosques españoles permiten anticipar una disminución de la producción primaria neta a lo largo de la segunda mitad de este siglo. En este contexto, se anticipa un riesgo elevado de que parte de los ecosistemas forestales españoles se conviertan en emisores netos de carbono. Así mismo, se proyecta un incremento de la fracción de la precipitación evapotranspirada. Una gestión adaptativa de los bosques al cambio climático puede ser fundamental para mitigar el impacto negativo sobre los ecosistemas forestales y los bienes y recursos que estos ofrecen a la sociedad.

En los ejercicios de validación comparando los resultados obtenidos de las simulaciones con los conjuntos de datos observados disponibles, el modelo GOTILWA+ muestra resultados coherentes y verosímiles de la evolución de los bosques españoles, a pesar de las numerosas fuentes de incertidumbre existentes (Morales et al. 2005). Las principales fuentes de incertidumbre son múltiples. En primer lugar, la generalización demasiado extensa de los parámetros fisiológicos de la especie determinados experimentalmente en un número reducido de parcelas sin tener en cuenta su variabilidad espacial y/o temporal en ámbitos regionales extensos. En este sentido, y a título de ejemplo mencionaremos que Wilson et al. (2000) encuentran que la velocidad de carboxilación máxima de la RuBisCO ($V_{c_{max}}$) varía en el tiempo y en el espacio para un conjunto de 4 especies arbóreas y su sotobosque, mientras que la constante de Leuning del modelo de Leuning (1995) para la conductancia estomática depende en gran medida del nitrógeno de la hoja; éste a su vez está relacionado con, entre otros, la disponibilidad de nitrógeno en la parcela. Otra fuente de incertidumbre se relaciona con la falta de datos propios de cada rodal simulado, tanto meteorológicos, requiriendo aproximaciones espaciales y temporales (para pasar de datos mensuales –más comunes– a los datos diarios re-

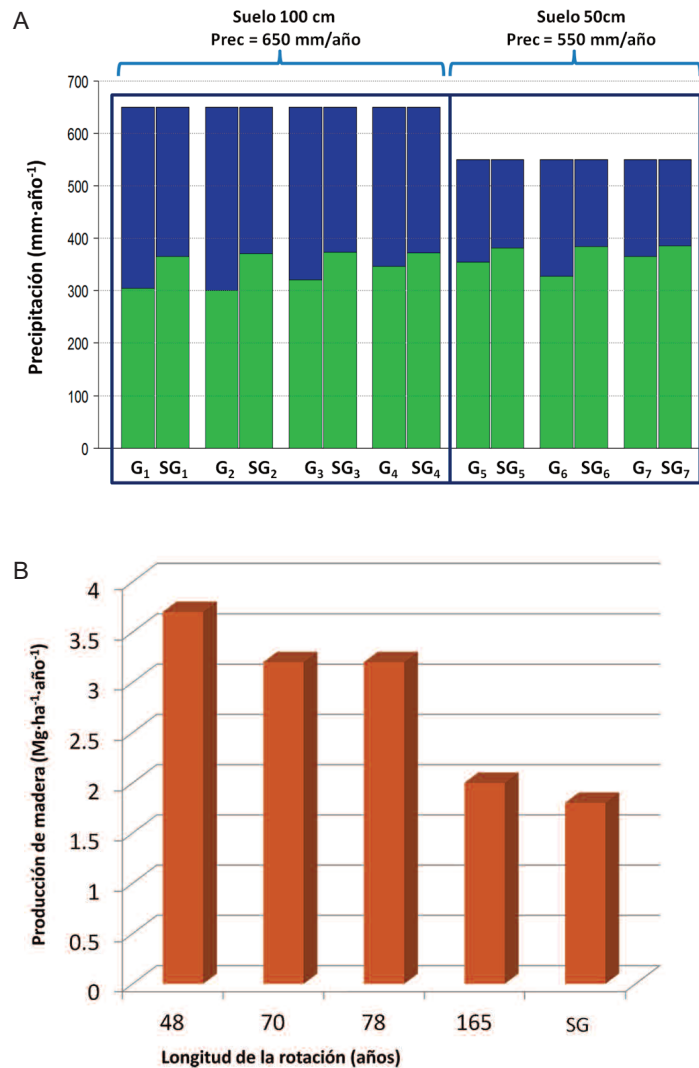


Figura 8. Simulación en GOTILWA+ de distintos itinerarios de gestión forestal para *P. halepensis*. A) Cantidad de agua evapotranspirada (verde y abajo) y agua que sale del sistema en forma de agua azul (azul y arriba) en relación a la precipitación para cada uno de los itinerarios explorados, ambos en mm·año⁻¹; se comparan los valores de cada gestión (G₁, G₂, ..., G₇) respecto a un bosque no gestionado (SG₁, SG₂, ..., SG₇) durante el mismo período. B) Producción anual de madera en relación a la longitud de la rotación para cuatro de los itinerarios considerados de *P. halepensis*, en Mg·ha⁻¹·año⁻¹. Se ordenan en función a la longitud del turno de la gestión.

queridos por el modelo) como edafológicos, siendo necesarias asunciones en variables como la profundidad del suelo, la pedregosidad y la cantidad de materia orgánica presente en el mismo. Una tercera fuente de incertidumbre tiene que ver con el conocimiento incompleto de algunos de los procesos integrados en el modelo (p. ej: mortalidad, mecanismos que regulan la transformación de albura en duramen, etc.) y su substitución por relaciones empíricas, a menudo poco generalizables.

Para reducir en la medida de lo posible algunas de estas incertidumbres el modelo GOTILWA+ está sometido a un proceso de revisión e innovación constante, que trata de incorporar los nuevos hallazgos y progresos en ecofisiología al tiempo que se lleva a cabo un esfuerzo por reducir en la medida de lo posible el aumento de la complejidad del mismo. Una aplicación satisfactoria debe basarse en un profundo conocimiento del territorio tanto en lo que se refiere a las condiciones meteorológicas como a sus características edáficas, la fisiología de las especies vegetales y sus principales rasgos estructurales y poblacionales. Un esfuerzo que reúna en bases de datos relacionables, a medio y largo plazo, este tipo de información, se hace imprescindible. Este esfuerzo nos debería permitir avanzar en el conocimiento de nuestros bosques, y aplicar herramientas como GOTILWA+ para el estudio de los efectos del cambio climático y las alternativas de gestión para mitigar sus impactos.

Agradecimientos

Los autores agradecen las aportaciones al modelo GOTILWA+ de Anabel Sánchez, Eduard Pla, Joan Maspons, Trevor Keenan y Jordi Vayreda. El desarrollo del modelo y de las simulaciones presentadas ha recibido el soporte parcial de los proyectos CLIMSAVE (<http://www.climsave.eu/climsave/>), MED-FORESTREAM (CGL2011-30590-C02-01), MONTES-CONSOLIDER (CSD2008-00040), MOTIVE (<http://motive-project.net/>) y SYLVAMED (www.sylvamed.eu). Los datos climáticos utilizados en las simulaciones de los bosques españoles presentadas en este trabajo se han obtenido a partir de la información cedida por la Agencia Estatal de Meteorología. Los autores agradecen a dos revisores anónimos los comentarios sobre una primera versión del manuscrito.

Referencias

- Calder, I. 2007. Forests and water – Ensuring forests benefits outweigh water costs. *Ecology and Management* 251:110-120
- Campbell, G.S. 1986. Extinction coefficients for radiation in plan canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and forestal meteorology* 36:317–321.
- Eberhart, R., Kennedy, J. 1995. A new Optimizer Using Particle Swarm Theory. En: *Proceedings of the Sixth International Symposium on Micro Machine and Human Science, Nagoya, Japan, 4-6 October 1995*, pp. 39-43. IEEE Industrial Electronics Society, Piscataway, NJ. USA.
- European Commission 2009. White Paper on “Adapting to climate change: towards a European framework for action”. European Commission COM 147, Brussels, Belgium.
- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S. 1982. Modeling of photosynthetic response to environment. En: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology: Physiological Plant Ecology II, Water Relations and Carbon Assimilation*, Vol. 12B, pp. 549–587. Springer, Berlin.
- Fontes, L., Bontemps, J.D., Bugmann, H., Van Oijen, M., Gracia, C., Kramer, K., et al. 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *Systems* 19:8-29
- Gasith, A., Resh, V. 1999. Streams in Mediterranean Climate Regions: Abiotic Influences and Biotic Responses to Predictable Seasonal Events. *Annual Review of ecology and systematics* 30:51-81
- Gates, D.M. 1962. Leaf temperature and energy exchange. *Theoretical and Applied Climatology*, 12:321-336. Gates D.M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer, New York. USA.
- Gates, D.M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer Verlag. New York. USA.
- Gracia, C., Sabaté, S., Sánchez, A. 2002. El cambio climático y la reducción de agua en el mediterráneo. *Ecosistemas* 2002(2). Disponible en: (<http://arrecife.urjc.es/index.php/ecosistemas/article/view/613>)
- Gracia, C., Ibáñez, J.J., Burriel, J.A., Mata, T., Vayreda, J. 2004a. *Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya*. CREA, Bellaterra. Barcelona. ISBN: 84-931323-0-6
- Gracia, C., Pla, E., Sánchez, A., Sabaté, S. 2004b. GOTILWA+: Un modelo de crecimiento forestal basado en procesos ecofisiológicos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 18:21-28
- Gracia, C., Vanclay, J., Daly, H., Sabaté, S., Gyengé, J. 2011. Garantizar el agua para los árboles y para las personas: posibles escenarios. En: Birot, Y., Gracia, C., Palahí, M. (eds.) 2011. *Agua para los Bosques y la Sociedad en el Mediterráneo – Un difícil equilibrio*. European Forest institute, Barcelona, España.
- González, J., Palahí, R., Trasobares, M., Pukkala, T. 2006. A fire probability model for forest stands in (north-east). *Annals of Science* 63:169-176
- Harrison, P., Holman, I.P., Cojocaru, G., Kok, K., Kontogianni, A., Metzger, M.J., Gramberger, M. 2012. Combining qualitative and quantitative understanding for exploring cross-sectoral climate change impacts, adaptation and vulnerability in Europe. *Regional Environmental Change*, Doi.: 10.1007/s10113-012-0361-y.
- IPCC 2007. Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel in Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland..
- Jarvis, P.G., McNaughton, K.G. 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research* 15:1–49
- Jump, A., Hunt, J., Peñuelas, J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12:2163-2174
- Keenan, T., Niinemets, Ü., Sabaté, S., Gracia, C., Peñuelas, J. 2009. Process based inventory of isoprenoid emissions from European forests: model comparisons, current knowledge and uncertainties. *Atmospheric Chemistry and Physics* 9:4053-4076
- Krieger, D.J. 2001. The economic value of forest ecosystem services: a review. Wilderness Society. Washington, DC. USA.
- Leuning, R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant Cell and Environment* 18:339-355.
- Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A.R., Burk, T.E., Termikaelian, M., Agren, G.I., et al. 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology* 20:289-298
- Mavsar, R. 2011. Agua para los ecosistemas, los bienes y servicios y para las personas. Birot, Y., Gracia, C., Palahí, M. (eds.) 2011. *Agua para los Bosques y la Sociedad en el Mediterráneo – Un difícil equilibrio*. European Forest institute, Barcelona, España.
- Ministerio de Medio Ambiente 1998. Segundo Inventario Forestal Nacional 1986-1996. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, España. 337 pp.
- Ministerio de Medio Ambiente 2008. Tercer Inventario Forestal Nacional 1997-2006. ICONA (Organismo autónomo parques nacionales), <http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/ifn3.aspx>
- Monteith, J.L. 1965. Evaporation and environment. En: *The State and movement of water in living organisms. Proceedings of the 19th Symposium of the Society for Experimental Biology, Wales, September 1964*, 205-234 pp. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Morales, P., Sykes, M., Prentice, C., Smith, P., Smith, B., Bugmanns, H., et al.. 2005. Comparing and evaluating process-based ecosystem model predictions of carbon and water fluxes in major European forest biomes. *Global Change Biology* 11:2211-2233
- Neary, D.G., Ice, G.G., Jackson, C.R. 2009. Linkages between forest soils and water quality and quantity. *Ecology and Management* 258:2269-2281
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-234
- Otero, I., Boada, M., Badia, A., Pla, E., Vayreda, J., Sabaté, S., Gracia, C., Peñuelas, J. 2011. Loss of water availability and stream biodiversity under land abandonment and climate change in a Mediterranean catchment (Olzinelles, NE Spain). *Land Use Policy* 28:207-218
- Ovington, J.D. 1961. Some aspects of energy flow in plantations of *Pinus sylvestris* L.. *Annals of Botany* 25(1):12-20.
- Pastor, J., Post, W.M. 1986. Influence of climate, soil moisture and succession on forest carbon cycles. *Biogeochemistry* 2:3-27
- Piñol, J., Lledó, M.J., Escarré, A. 1991. Hydrological balance of two Mediterranean forested catchments (Prades, northeast). *Hydrological Sciences, Journal des Sciences Hydrologiques* 36:95-107
- Piñol, J., Avila, A., Escarré, A. 1999. Water balance in catchments. In Rodà F, Retana, J., Gracia, C., Bellot, J. (eds.). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer, , pp. 273-282.
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rötzer, T.H. 2008. Models for forest ecosystem management: a European perspective. *Annals of Botany* 101:1065-1087.
- Sabaté, S., Gracia, C., Sánchez, A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Ecology and Management* 5906:1-15
- Saltré, F., Bentele, I., Favier, C., Jolly, D. 2013. The role of temperature on treeline migration for an eastern African mountain during the Last Glacial Maximum. *Climate change biology* 118:901-918
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Colin, P., Araújo, M.B., Arnell, N.W., et al. 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in . *Science*. 5752:1333-1337
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T. 1964. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* 14:97–105.
- Turnpenny, J., Haxeltine, A., O’Riordan, O. 2004. A scoping study of user needs for Integrated Assessment of climate change in the context: Part 1 of the development of an Interactive Integrated Assessment Process. *Integrated Assessment* 4: 283- 300
- Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Gracia, M., Retana, J. 2012. Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18:1028-1041
- Wilson, K.B., Baldocchi, D.D., Hanson P.J. 2000. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* 20: 565-578.