

Simulando la interacción entre la densidad inicial y los flujos de agua y nutrientes para comprender el desarrollo de rodales mixtos de *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* bajo cambio climático

D. Candel-Pérez¹, J.A. Blanco^{1,*}, E. González de Andrés¹, Y.-H. Lo¹, J. B. Imbert¹, F.J. Castillo¹

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

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

> Recibido el 10 de octubre de 2016 - Aceptado el 17 de julio de 2017

Candel-Pérez, D., Blanco, J.A., González de Andrés, E., Lo, Y.-H., Imbert, J.B., Castillo, F. 2017. Simulando la interacción entre la densidad inicial y los flujos de agua y nutrientes para comprender el desarrollo de rodales mixtos de *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* bajo cambio climático. *Ecosistemas* 26(2): 38-51. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-2.05

La gestión de bosques mixtos se ha convertido en una estrategia de adaptación para reducir los riesgos relacionados con el cambio climático. A su vez, los modelos ecológicos pueden ser una herramienta útil para el estudio del crecimiento y la productividad de dichas masas. En este trabajo se presenta una evaluación de la capacidad del modelo híbrido "FORECAST Climate" de simular el estrés hídrico y la productividad en bosques mixtos de pino silvestre y haya en Navarra (norte de España) y su interacción con distintos niveles de densidad de regenerado. En el estudio se incluyeron tres escenarios climáticos para comprobar la capacidad del modelo para simular los flujos de agua bajo condiciones de cambio climático. Las estimaciones del modelo tanto de estrés hídrico como de acumulación de biomasa se mostraron sensibles a la reducción en la densidad de regeneración inicial. Los resultados indicaron que el modelo muestra la suficiente capacidad para simular los efectos de la competencia entre especies en la mortalidad de árboles en bosques mixtos y estimar variables relacionadas con los flujos hídricos. Por un lado, los efectos más significativos de la densidad del rodal sobre la disponibilidad hídrica aparecen durante la primera etapa de desarrollo, mientras que, por otro, el estrés hídrico es mayor en el caso del haya, aunque la reducción de la competencia podría compensar dicho aumento. Las implicaciones de este trabajo para la gestión adaptativa de bosques mixtos sugieren el actual control de la densidad para que los efectos acumulativos sean significativos en próximas décadas.

Palabras clave: modelización ecológica; FORECAST Climate; análisis de sensibilidad; estrés hídrico; mortalidad

Candel-Pérez, D., Blanco, J.A., González de Andrés, E., Lo, Y.-H., Imbert, J.B., Castillo, F. 2017. Simulating the interaction among initial stand density and water and nutrient flows to understand the development of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* mixedwoods under climate change. *Ecosistemas* 26(2): 38-51. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-2.05

Management of mixed forest has become an adaptation strategy to reduce the risks related to climate change. At the same time, ecological models can be a useful tool for studying the growth and productivity of these stands. This work introduces an assessment of the capacity of the 'FORECAST Climate' hybrid model to simulate water stress and productivity in mixed Scots pine and beech forests in Navarra (northern Spain), and their interaction with different levels of regeneration density. The study included three climate scenarios to test the model capacity to simulate water flows under climate change conditions. Model estimations of water deficit and biomass accumulation were sensitive to the reduction in the initial regeneration density rates. The results indicated that the model shows sufficient capacity to simulate the effects of competition between species on tree mortality in mixedwoods, and to estimate the variables related to water flows. On the one hand, the most significant effects of stand density on water availability occur during the first stage of development, while on the other hand, water stress is greater in the case of beech, although the reduction in competition could offset this increase. The implications of this work for adaptive management of mixed forests suggest applying density control soon in order to have significant cumulative effects in coming decades.

Key words: ecosystem-level models; FORECAST Climate; sensitivity analysis; water stress; mortality

Introducción

Los últimos avances en silvicultura promueven el paso de la gestión tradicional hacia el uso de bosques mixtos como una estrategia de adaptación a los procesos de cambio global, diseñada para aumentar la resiliencia de los ecosistemas al reducir los riesgos específicos relacionados con el cambio climático de cada especie arbórea (Jactel et al. 2009; Messier et al. 2013). Los impactos de la mezcla de especies en la productividad han sido atribuidos a cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes, interacciones relacionadas con la luz (absorción y eficiencia en el uso de la radiación) y la resiliencia a perturbaciones bióticas o

mecánicas, entre otras (Jactel et al. 2009; Richards et al. 2010; Forrester 2015). Sin embargo, tales interacciones dependen tanto de la densidad relativa de cada especie en la mezcla como de la densidad total del rodal (Sterba et al. 2014). Además de medidas silvícolas, la densidad del rodal depende tanto de la calidad del sitio (basada en la fertilidad y las condiciones climáticas) como de las tasas de regeneración de las especies dominantes (Améztegui et al. 2015). Por ello, el estudio de cómo distintos niveles de densidad del regenerado pueden afectar a largo plazo a distintas variables relacionadas con el crecimiento y la producción es de vital importancia en la definición de nuevos planes de gestión para masas mixtas.

Por otro lado, un estudio multifactorial ideal que englobe los distintos factores ambientales y biológicos que influyen en la productividad de los bosques es algo difícil de replicar a escalas espaciales que tengan sentido desde un punto de vista de la gestión forestal. Una opción alternativa es el uso de modelos ecológicos, los cuales ponen en común datos procedentes de distintos trabajos para ofrecer una visión integradora del ecosistema (Blanco 2013). Los modelos ecológicos, sin embargo, pueden ser complicados de calibrar adecuadamente dado el número y tipo de parámetros de los que suelen componerse, y deben someterse a un proceso de evaluación, incluyendo pruebas como los análisis de sensibilidad (Blanco 2014). En líneas básicas, un análisis de sensibilidad consiste en estudiar cómo la variación de uno o más factores influyen en la variable objetivo escogida (Håkanson 2003; Jørgensen y Fath 2011). Un análisis de sensibilidad riguroso también ayuda a realizar hipótesis de los posibles resultados del modelo si se ejecutan nuevas simulaciones que impliquen la modificación de parámetros de calibración del mismo. Los análisis de sensibilidad, por tanto, permiten aumentar nuestra comprensión del comportamiento del modelo y, por tanto, su capacidad de representar la realidad para un fin dado (Kimmins et al. 2010).

La comprensión de la adecuación de modelos ecológicos es aún más importante en su aplicación en bosques mixtos, ya que además de las relaciones ecofisiológicas que deben incluirse al simular rodales puros también debe comprobarse la capacidad del modelo de simular la competencia o facilitación entre dos o más especies arbóreas (Blanco et al. 2015a). En particular, esto es necesario en bosques en los cuales una conífera y una frondosa comparten el hábitat, pero tienen diferentes requerimientos ecológicos que pueden ser afectados de diferente manera por las actividades humanas (Lu et al. 2016), como es el caso de muchos bosques de los Pirineos. En las últimas décadas, los bosques pirenaicos están soportando cambios dramáticos en sus condiciones de crecimiento (Camarero et al. 2011). Tras el abandono de las tierras agrícolas marginales desde los años 60 del siglo XX, el pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) ha expandido su área de distribución en los Pirineos occidentales, y asimismo el haya (*Fagus sylvatica* L.) también ha recuperado zonas donde anteriormente era suprimida por medio de claras que reducían su competencia con el pino (Schwendtner 2012). La expansión del arbolado en áreas de pastos abandonadas y agrícolas, con el consiguiente aumento de la evapotranspiración, junto con una paulatina disminución en las precipitaciones ya observada están reduciendo la disponibilidad hídrica para los bosques pirenaicos (Resco de Dios et al. 2007; López-Moreno et al. 2008). Además de este cambio en la distribución por cambios en la gestión forestal, el pino silvestre podría expandir su área de distribución debido a la tendencia actual de un cambio en el clima hacia veranos más cálidos y secos (IPCC 2013), sustituyendo al haya en las altitudes más bajas (Peñuelas y Boada 2003). El resultado neto de las interacciones entre la disponibilidad de recursos para el crecimiento (principalmente agua y nutrientes; González de Andrés et al. 2017a, 2017b) determinará cuál de las dos especies resultará beneficiada. Este resultado será específico para las condiciones particulares de cada rodal mixto.

Estudios previos en bosques mixtos de haya y pino silvestre de Navarra han mostrado que la densidad del rodal es uno de los parámetros que definen la productividad de estos bosques (Condés et al. 2013). La densidad del rodal también ha sido identificada como una de las variables básicas relacionadas con el uso del agua por parte de pinos y hayas (Aranda et al. 2001; Giuggiola et al. 2013). La variación de la densidad del rodal es por lo tanto un parámetro clave a tener en cuenta a la hora de simular estos ecosistemas (Ameztegui et al. 2017). En una revisión de más de 100 modelos de bosques mixtos (Blanco et al. 2015a), el modelo FORECAST (Kimmins et al. 1999) destacó por su versatilidad. Sin embargo, uno de los puntos a comprobar fue la capacidad del modelo para estimar la competencia por agua de las distintas especies que componen un bosque mixto. El modelo FORECAST, en su versión sin simulación explícita del ciclo hidrológico (Kimmins et al. 1999), ha mostrado ser capaz de simular de forma aceptable las interac-

ciones entre distintas especies de árboles que compiten en bosques mixtos por nutrientes y luz, tanto en ambientes boreales (Seely et al. 2008), templados (Blanco et al. 2014) y subtropicales (Wei y Blanco 2014, Wu et al. 2015).

Sin embargo, todas esas investigaciones han sido realizadas en ambientes en los cuales la limitación hídrica es secundaria frente a otros factores. Por ello, la expansión del modelo con la inclusión de la simulación explícita de la competencia por agua es necesaria para la simulación de rodales mixtos en ambientes con estrés hídrico recurrente (Blanco et al. 2015a). Sin embargo, también supone que la nueva versión del modelo debe reevaluarse (Kimmins et al. 2010), siendo necesario comprobar, por medio del análisis de sensibilidad aquí descrito, la capacidad del modelo de simular de forma adecuada distintos procesos ecosistémicos. Por ello, este trabajo representa el estudio más detallado hasta la fecha en el cual se analiza la capacidad de un modelo híbrido de simular los efectos de la densidad de regenerado sobre interacciones simultáneas de competencia o facilitación por luz, agua y nutrientes en un bosque mixto de frondosas (haya) y coníferas (pino silvestre).

Por los motivos expuestos anteriormente, los objetivos de esta investigación fueron: 1) analizar la sensibilidad del modelo FORECAST Climate (una mejora de FORECAST que simula de forma explícita los flujos de agua, Seely et al. 2015) a distintos niveles de densidad de regenerado, comprobando sus efectos en la estimación de estrés hídrico y productividad, y 2) estimar los posibles efectos que el cambio climático podría tener sobre estas interacciones. Nuestras hipótesis de partida fueron: 1) el déficit hídrico será máximo durante las etapas de máxima productividad del rodal, y 2) el incremento en la aridez esperable en escenarios de cambio climático aumentará el déficit hídrico.

Materiales y métodos

Zona de estudio

Esta investigación se realizó con información proveniente de un bosque natural mixto en la sierra pre-pirenaica de Illón, en Navarra (norte de España), siendo el pino silvestre dominante y habiendo un estrato intermedio/codominante de hayas. Distintos parámetros ecofisiológicos, climáticos y edáficos específicos de los bosques estudiados se han medido y monitoreado en campo desde el año 2000 hasta el presente (ver sección siguiente). El bosque objeto de estudio se localiza cercano a la localidad de Aspuz, siendo este bosque de tipo mediterráneo/montano (Tabla 1). En esta zona, regenerada de forma natural hace unos 50 años, el Servicio de Montes del Gobierno de Navarra estableció en 1999 dos ensayos de claras que proporcionaron los primeros datos para un programa de monitoreo a largo plazo por parte del Grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra. Una descripción detallada de la zona puede encontrarse en Blanco (2004) y en Primicia (2012). Además, datos adicionales para simular las principales variables que definen el crecimiento de los individuos de hayas (altura, biomasa, número de individuos por hectárea, producción de hojarasca, etc.) se obtuvieron de parcelas experimentales establecidas en las inmediaciones de las anteriores, en 2013, pero en las que las hayas ocupaban el estrato dominante y los pinos el intermedio/codominante. Los datos históricos de clima fueron obtenidos de las estaciones meteorológicas más cercanas a la localidad de estudio (Fig. 1).

Simulación del desarrollo del rodal con FORECAST Climate

FORECAST Climate (Seely et al. 2015) es un simulador no espacial a nivel de rodal del ecosistema forestal. Este modelo integra dos componentes principales: el modelo FORECAST (Kimmins et al. 1999, 2010), y el modelo ForWaDy (Seely et al. 1997). Tanto el modelo general como los submodelos han sido descritos extensamente, proporcionando aquí sólo una descripción básica. FORECAST utiliza un enfoque híbrido, en el cual datos empíricos locales de crecimiento y producción (obtenidos de tablas de crecimiento tradicionales, de cronosecuencias o de parcelas con monitoreo

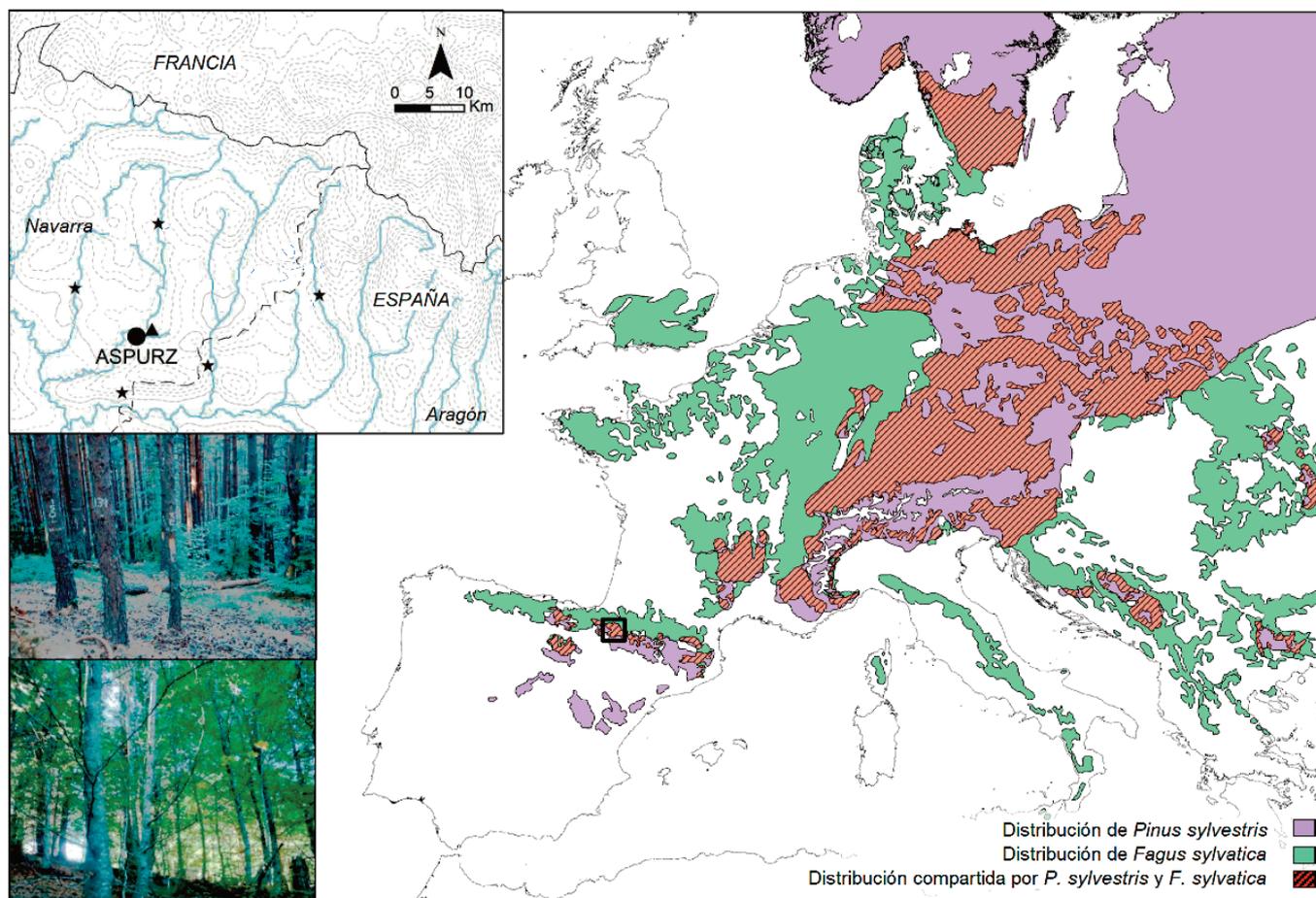


Figura 1. Distribución natural en Europa de *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* (EUFORGEN 2009) y el área de distribución compartida por ambas especies (elaboración propia). El recuadro superior izquierdo muestra la localización de las parcelas experimentales (círculo) en un bosque mediterráneo (Aspurz), de las estaciones meteorológicas utilizadas para obtener el clima histórico (triángulos) y de las estaciones meteorológicas promediadas para generar los escenarios de cambio climático (estrellas). Las fotografías inferiores muestran imágenes de las parcelas experimentales.

Figure 1. Natural distribution in Europe of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* (EUFORGEN 2009) and the common area between both species. The left upper inset shows the location of experimental plots (circle) in a Mediterranean site (Aspurz); weather stations providing historical climate (triangles) and weather stations averaged for climate change scenarios projection (stars). Lower pictures show images from the experimental stands.

Tabla 1. Principales características del bosque mixto estudiado. Variables climáticas calculadas para el periodo 1975-2004.

Table 1. Main features of the studied mixedwood. Climatic variables calculated for the 1975-2004 period.

Tipo de bosque	Mediterráneo
Localidad más cercana	Aspurz
Latitud	42°42'31" N
Longitud	1°8'40" W
Altitud (m)	625
Pendiente (%) ^a	7 / 37
Temperatura media anual (°C)	12.0
Temperatura media mayo-octubre (°C)	16.8
Precipitación media anual (mm)	912
Precipitación media mayo-octubre (mm)	402
Tipo de clima (Papadakis 1970)	Mediterráneo frío húmedo
Tipo de suelo (según F.A.O.)	Alisol Háptico
Índice de sitio a 80 años (m) ^b	29 / 21

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

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

ecológico a largo plazo) son utilizados para calcular estimaciones de las tasas de procesos ecosistémicos clave relacionados con la productividad, y los requerimientos de recursos de las especies seleccionadas asociados a esos procesos. Esta información se combina con datos que describen tasas de descomposición, ciclo de nutrientes, competencia por la luz y otras propiedades ecosistémicas, permitiendo simular el crecimiento del bosque bajo diferentes regímenes de perturbación. ForWaDy está dinámicamente unido a FORECAST para simular de forma explícita la disponibilidad y competencia por agua (Fig. 2). ForWaDy calcula valores diarios de disponibilidad y uso de los recursos hídricos, aglutinándolos en un índice anual que utiliza FORECAST para modificar el crecimiento anual. Recíprocamente, FORECAST proporciona a ForWaDy datos anuales de índice de área foliar para cada especie, interceptación de radiación, y ocupación del suelo por raíces finas. También proporciona información sobre la formación de materia orgánica en el suelo y su distribución en distintas capas. Juntos, FORECAST y ForWaDy forman el modelo FORECAST Climate.

FORECAST Climate calcula la evapotranspiración potencial (PET) utilizando la interceptación de radiación solar y un balance de energía basado en datos empíricos. La PET se estima de forma separada para el dosel arbóreo, el sotobosque y el suelo forestal. La hidrología del suelo forestal y la zona radicular se simula dividiendo el suelo en capas distintas (Fig. 2). El almacenamiento de agua y el movimiento vertical de agua en el suelo se regulan por sus propiedades físicas, que determinan la capacidad de retención de agua, el punto de marchitamiento permanente y la tasa de infiltración.

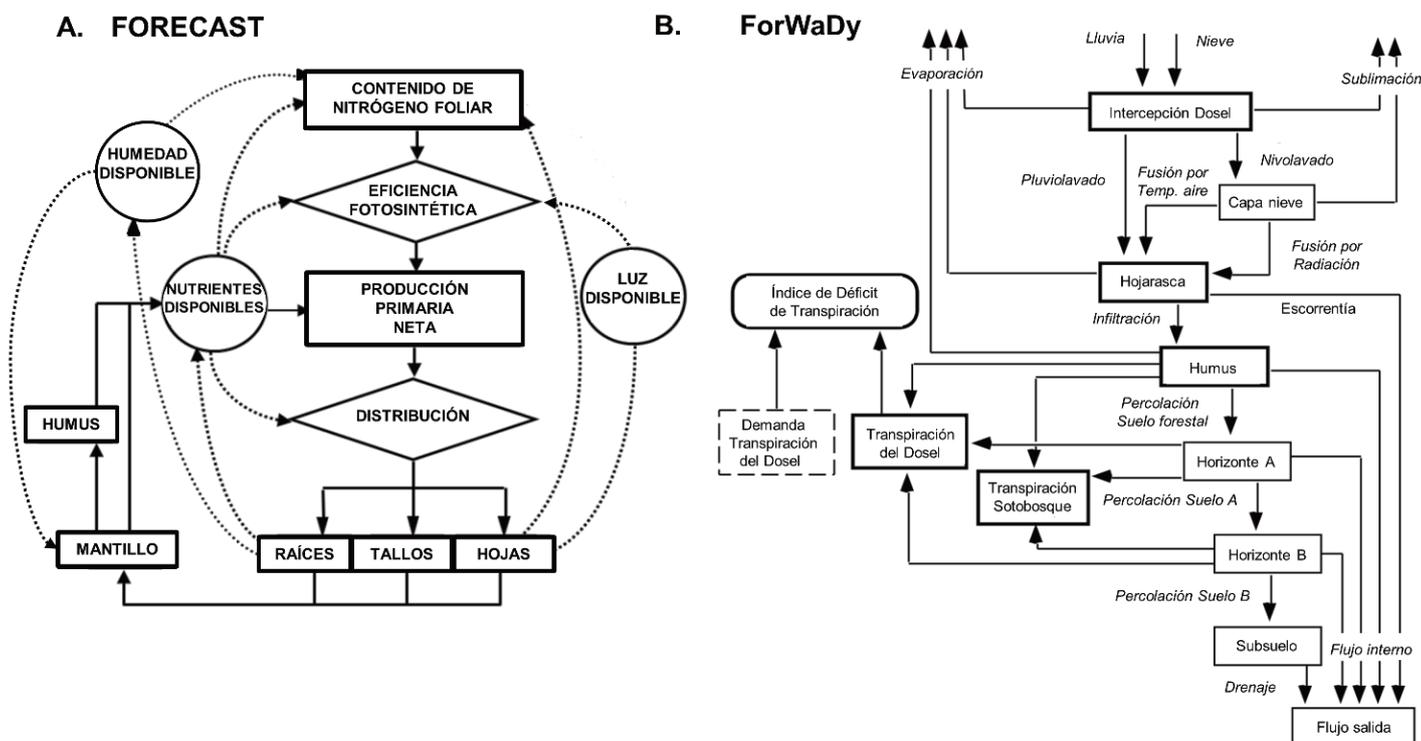


Figura 2. Representación esquemática de: **A)** procesos ecosistémicos clave y sus interacciones (líneas de puntos), y los flujos de masa entre los reservorios del ecosistema (líneas continuas) según se representan en el modelo FORECAST, utilizado para estimar el crecimiento vegetal en FORECAST Climate; **B)** trayectorias de los flujos hidrológicos y compartimentos de almacenamiento en el modelo hidrológico ForWaDy, usado para estimar la humedad disponible en el suelo en FORECAST Climate (modificado a partir de Seely et al. 2015).

Figure 2. Schematic representation of: **A)** key ecosystem processes and interactions (black dotted lines), and mass flows between ecosystem pools (black solid lines) represented in the FORECAST model and used to estimate plant growth in FORECAST Climate; and **B)** water flow pathways and storage compartments in the forest hydrology model ForWaDy, used to estimate the available soil moisture in FORECAST Climate (modified from Seely et al. 2015).

El estrés hídrico se calcula con una frecuencia diaria para cada especie vegetal por separado como la diferencia relativa entre la demanda potencial de transpiración limitada por energía y la transpiración actual. Esto se ha representado con un índice adimensional relativo (*Tree Deficit Index*, TDI, Ecuación 1) calculado como:

$$TDI = \frac{CanT_{Demanda\ i,d} - CanT_{Real\ i,d}}{CanT_{Demanda\ i,d}} \quad (\text{Ecuación 1})$$

donde $CanT_{Demanda\ i,d}$ es la transpiración limitada por energía de la especie i para el día d , el cual depende del índice de área foliar (LAI), la radiación interceptada, el albedo, y la resistencia hidráulica foliar, mientras que $CanT_{Real\ i,d}$ es la transpiración limitada por el suelo, calculada en función de $CanT_{Demanda\ i,d}$, la ocupación radicular, la profundidad del suelo y la disponibilidad de agua en el suelo. El TDI tiene valores en el rango 0-1, con valores altos indicando estrés hídrico elevado.

El impacto del estrés hídrico y térmico sobre el crecimiento vegetal se representa en FORECAST Climate con curvas empíricas que relacionan el estrés con un índice de respuesta al crecimiento (Seely et al. 2015). El producto del índice térmico por el índice hídrico constituye el índice de crecimiento diario que, a su vez, se acumula durante un año para generar el índice climático anual y que modifica el crecimiento potencial anual calculado por FORECAST en base a curvas empíricas de edad-biomasa (Kimmins et al. 1999). Una metodología similar calcula un modificador climático anual de las tasas de descomposición. Los valores de referencia para los índices climáticos anuales se determinan utilizando una serie de simulaciones previas de calibración en las cuales se utilizan los datos históricos del clima para un periodo de referencia de 30 años. Durante la simulación del cambio climático, los índices climáticos del año en curso se comparan con la media de los valores de referencia para determinar el grado en el cual las tasas de cre-

cimiento y descomposición deben ajustarse para incorporar los efectos del cambio climático. Además, FORECAST Climate realiza la simulación de mortalidad asociada a periodos de estrés hídrico severo, un fenómeno de gran importancia en los ecosistemas forestales y que se espera sea cada vez más frecuente (Allen et al. 2010). El inicio de un evento de mortalidad se determina cuando la media flotante del valor de TDI de dos años consecutivos supera un valor umbral (determinado por el usuario y específico para cada especie arbórea) siendo la tasa de mortalidad proporcional al TDI según una función definida por el usuario (Seely et al. 2015).

El modelo FORECAST ha sido reparametrizado y validado en multitud de tipos de bosques y localizaciones alrededor del mundo, desde bosques naturales boreales hasta plantaciones tropicales intensivas (ver referencias en Kimmins et al. 2010 y Blanco et al. 2015a). En España, se ha reparametrizado y validado en pinares de pino silvestre pirenaicos (Gárate y Blanco 2013; Blanco et al. 2015b, 2017; Lo et al. 2015). Por su parte, FORECAST Climate en particular ha sido reparametrizado y validado para estos mismos bosques mixtos de pino y haya, utilizando datos ecofisiológicos, climáticos y edáficos específicos para los rodales simulados en este trabajo (González de Andrés et al. 2017a). La aplicación 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 según los escenarios definidos.

Calibración del modelo

El modelo se calibró con datos recogidos en el bosque estudiado durante los últimos 18 años durante el trabajo de monitoreo de distintas variables ecológicas por parte de los autores, citándose aquí las publicaciones del Grupo de Ecología y Medio Ambiente de la UPNA que describen en detalle el proceso de toma de datos. Estos valores se complementaron con datos bibliográfi-

cos para aquellas variables no medidas en campo directamente. Los datos para calibrar el crecimiento y producción de los árboles (curvas edad-biomasa seca) se obtuvieron combinando tablas publicadas de crecimiento de la literatura sobre *P. sylvestris* (García y Tella 1986; Puertas 2003) y *F. sylvatica* (Madriral et al. 1992; Santa Regina y Tarazona 2001) con ecuaciones alométricas derivadas de árboles cortados en la zona de estudio (Blanco et al. 2006; Traver et al. 2007). Al utilizar ecuaciones alométricas procedentes del bosque mixto estudiado se minimizaron los problemas que pudieran derivarse de utilizar ecuaciones procedentes de bosques puros para simular bosques mixtos (Forrester et al. 2017). Se asumió que la biomasa de raíces representa una fracción constante de la biomasa aérea (Gárate y Blanco 2013; Malkönen 1974; Litton et al. 2003). Los datos que describen los requerimientos de luz y nitrógeno fueron tomados de Blanco et al. (2009, 2017) y Primicia et al. (2014), así como de literatura forestal (Oliver y Larson 1996; Terradas 2001; Santa Regina y Tarazona 2001; Dufrene et al. 2005; Balandier et al. 2010). También se utilizaron datos de literatura para calibrar el sombreado (Pretzsch et al. 2015) y las tasas de renovación de las raíces finas (Mäkelä y Vanninen 2000; Mainiero y Kazda 2006; Finér et al. 2007). La hojarasca leñosa (corteza, ramas y troncos) se asumió como una fracción constante de la biomasa aérea leñosa (Kimmins 2004; Blanco et al. 2005), mientras que el desfronde fue considerado como una fracción constante de la biomasa foliar que depende de la longevidad de las hojas (Blanco et al. 2008). Las tasas de descomposición se calibraron utilizando datos empíricos para cada tipo de hojarasca y restos leñosos (Blanco et al. 2011; Herrera Álvarez 2015 (datos sin publicar); Martínez Solozábal 2015 (datos sin publicar)). Las tasas de mineralización de nutrientes desde los minerales del suelo se basaron en datos empíricos (Primicia 2012) y bibliográficos (Kimmins 2004; Fisher y Binkley 2000). La información sobre características edáficas de las parcelas se obtuvo empíricamente (Blanco et al. 2011). Finalmente, los datos que describen el crecimiento del sotobosque, limitado en el modelo a zarzas (*Rubus* spp.), helechos (*Pteridium aquilinum* L.) y hierbas (simuladas como un único grupo funcional), sus concentraciones de nutrientes y tasas de descomposición se obtuvieron de la literatura (Mitchell et al. 2000; García del Barrio 2000) y de datos recogidos en el bosque estudiado (datos no publicados). Los valores numéricos de calibración de los parámetros del modelo pueden obtenerse de Lo et al. (2015) y González de Andrés et al. (2017a).

Inicialización del modelo

Debido a la carencia de datos históricos que describan el estado de estos montes en los siglos pasados, para establecer las condiciones iniciales del modelo se realizó una versión modificada del típico proceso "spin-up" utilizado para alcanzar un estado estable en un sistema complejo (Hashimoto et al. 2011; Shi et al. 2013). Este procedimiento consiste en utilizar el propio modelo para generar las condiciones iniciales de la simulación, comenzando desde un ecosistema "vacío" y dejando que se acumule suelo, materia orgánica y nutrientes, hasta llegar a un equilibrio. Por ello, este procedimiento no tuvo por objetivo simular la posible evolución pasada de estos bosques, hayan sido influidos o no por las actividades de gestión (ver una discusión detallada de este procedimiento en Lo et al. 2015). Se simularon diez ciclos de 150 años acabados con una corta a hecho (o un disturbio que provoca la destrucción total del rodal), seguida por el crecimiento de una nueva cohorte de árboles. Los productos finales de estas simulaciones se utilizaron como las condiciones iniciales para las pruebas posteriores.

Simulación del crecimiento de los árboles

Durante la simulación, 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. El modelo calcula la disponibilidad de nutrientes 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. Un procedimiento similar se utiliza para simular la disponibilidad de agua (ver arriba). El ciclo de nutrientes en FORECAST Climate 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 Climate 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 microorganismos se simulan como un flujo constante de N que se incorpora directamente a la solución del suelo y en el reservorio de N disponible (Blanco et al. 2017). 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 en el modelo a través del uso de la eficiencia de N foliar como un estimador de la eficiencia del uso de la luz. 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 árboles y plantas.

Escenarios de regeneración

Se establecieron cinco niveles de regeneración para evaluar la capacidad del modelo para simular estos bosques mixtos de pino y haya. Las densidades de regeneración de las plántulas en masas monoespecíficas se basaron en las tablas regionales de crecimiento y producción para estas especies (Madriral et al. 1992; Puertas 2003). González de Andrés et al. (2017a) identificaron los valores iniciales de regeneración que mejor emulaban la composición de los rodales observada en inventarios realizados en 1999 y 2013-14 (Blanco 2004; Primicia et al. 2016). Sobre estos valores (denominado regeneración típica), se realizó un análisis de sensibilidad, realizando una reducción y un aumento de la densidad inicial a diferentes intensidades: reducción moderada (-20%), reducción severa (-35%), aumento moderado (+20%) y aumento severo (+35%), generando un rango de densidades iniciales de 6175 a 12 825 árboles ha^{-1} , valores típicos para estas masas (Schwendtner 2012). Sólo se simuló un evento de regeneración al inicio de las simulaciones, sin regeneración posterior. Para simular la regeneración avanzada que el haya suele presentar bajo doseles de pino (Aranda et al. 2002), la regeneración natural del haya se adelantó siete años respecto a la del pino, basada en la opinión de expertos locales y observaciones personales de los autores. Una proporción media del 50-50% entre ambas especies en la composición del rodal fue indicada por Pretzsch et al. (2015) para el área de distribución natural de ambas especies a lo largo de Europa. Por lo tanto, la densidad de plántulas inicial para cada especie en bosques mixtos se calculó dividiendo la densidad total a partes iguales entre las dos especies.

FORECAST Climate es un modelo híbrido que modifica datos empíricos (proporcionados, en este caso, por tablas de crecimiento y producción locales) con la simulación de procesos ecológicos. Por ello, el modelo automáticamente limita la densidad máxima que puede tener un rodal en función de los datos proporcionados por las tablas de Madriral et al. (1992) y Puertas (2003). Este mecanismo proporciona al modelo la capacidad de evitar la simulación de escenarios no realistas o sin observaciones directas que puedan apoyarlos. El uso de este mecanismo interno de control por parte del modelo está apoyado por la existencia de una relación entre la densidad máxima de un rodal mixto y la calidad del sitio (Río y Sterba 2009; Condés et al. 2013). Por lo tanto, los escenarios de aumento moderado y severo de la densidad de regeneración constituyen posiblemente situaciones que no podrían darse en la realidad, ya que superarían la densidad máxima que podría conseguirse en el bosque de Aspuz, pero son indicadores de los valores límites dentro de los que opera el modelo.

Se incluyeron tres escenarios climáticos para comprobar la capacidad del modelo para simular los flujos de agua bajo distintos

tipos de clima: histórico, cambio moderado y cambio severo. Para obtener predicciones de crecimiento significativas para el bosque experimental de Aspuz, los efectos del cambio climático fueron simulados a partir del año 51 desde el momento de la regeneración. Esta es la edad promedio de los árboles en las parcelas experimentales utilizados para obtener los valores de parametrización empíricos, y también es una representación aproximada de la edad media de las masas mixtas de pino silvestre y haya en Navarra, muchas de las cuales se originaron tras los cambios en la demografía rural que influyeron en la gestión forestal desde los años 60 del siglo XX (Schwendtner 2012; Lo et al. 2015). En el caso del escenario histórico, la concentración de CO₂ atmosférico se mantuvo constante a los niveles de 2004 (377 ppm). Los datos climáticos históricos para el periodo 1975-2004 se repitieron de forma cíclica para generar 100 años de datos diarios que representen un escenario en el que no hay cambio climático. Los escenarios de cambio moderado y severo se derivaron de 6 modelos de circulación global (GCM) incluidos como parte del 5º análisis del IPCC (2013). Los escenarios moderado y severo se correspondieron respectivamente con dos trayectorias de emisiones que generan una fuerza radiativa de 4.5 Wm⁻² (RCP 4.5) y 8.5 Wm⁻² (RCP 8.5) (Meinshausen et al. 2011). La escala espacial de predicción de los GCMs se ajustó por medio del Statistical Downscaling Model (SDSM; Wilby y Dawson 2013). Las proyecciones para cinco estaciones meteorológicas cercanas a la localidad de estudio (Fig. 1) se promediaron para generar los escenarios de cambio climático. Bajo estos escenarios, la temperatura media durante el periodo de crecimiento vegetativo aumentaría en este bosque mediterráneo en 2.9 ± 0.2°C o 7.4 ± 0.4°C para los escenarios moderado y severo, respectivamente, dentro del rango de predicciones estimados para los Pirineos por López-Moreno et al. (2008). Debido a la variabilidad entre GCMs para la predicción de precipitación, no se pudo determinar una tendencia común.

Estimación de la sensibilidad del modelo

La respuesta de las tres variables objetivo seleccionadas (densidad total del rodal, estrés hídrico medido como TDI y biomasa total del rodal) a cambios en la densidad inicial se estudió utilizando un rango arbitrariamente seleccionado de ±35% alrededor del valor por defecto del parámetro a estudiar (densidad inicial rodal) (Ford 1990; Taylor et al. 2010). Esto permite que el efecto de la variación del parámetro sobre las estimaciones ofrecidas por el modelo se pueda comparar en un rango homogéneo de variación por medio del índice de sensibilidad S (Jørgensen y Fath 2011, Ecuación 2). El índice S se calculó para tres edades del rodal (25, 50 y 75 años) correspondiendo aproximadamente a las etapas de rodal joven, en su punto de máxima producción y maduro, respectivamente.

$$S_i = \left(\frac{OM_{i,t} - Om_{i,t}}{Ob_{i,t}} \right) / \left(\frac{PM - Pm}{Pb} \right) \times 100 \quad (\text{Ecuación 2})$$

Donde S_i representa el índice de sensibilidad de la variable objetivo *i*; OM_{*i,t*} y Om_{*i,t*} son los valores máximos y mínimos de la variable objetivo *i* en el tiempo *t*; Ob_{*i,t*} representa el valor de la variable objetivo *i* en el tiempo *t* al usar el valor por defecto del parámetro; PM y Pm son los valores máximos y mínimos del parámetro, respectivamente, y Pb el valor por defecto del parámetro. Utilizando el valor del índice S, el parámetro puede ser clasificado como insensible (S=0%), poco sensible (S<10%), moderadamente sensible (10%≤S<50%), sensible (50%≤S<100%) y muy sensible (S≥100%) (Jørgensen y Fath 2011).

Resultados

Este trabajo presenta un ejemplo de análisis de sensibilidad de un modelo a nivel de ecosistema aplicado al estudio del crecimiento y productividad de rodales mixtos, y su potencial aplicación para explorar el comportamiento de un modelo y compararlo con los procesos ecológicos que trata de emular. El modelo se mostró, en general, moderadamente sensible a valores bajos de regeneración, pero poco sensible a valores por encima del valor de regeneración

de referencia, para las variables objetivo estudiadas (estrés hídrico y acumulación de biomasa de madera) (Tablas 2 y 3). En particular, el modelo limitó en gran medida la simulación de valores iniciales de densidad elevados para el pino, tanto en el escenario de aumento moderado como severo, provocando un gran descenso de la densidad inicial. Por ello, la densidad total rápidamente se asimiló a la del escenario de densidad típica (Fig. 3). En el caso de las hayas, este efecto ocurrió únicamente en el caso de aumento severo de la densidad de regenerado, pero no en el caso de aumento moderado (Fig. 3). Tras el rápido ajuste inicial, la densidad de pino siguió trayectorias paralelas en todos los escenarios de regeneración, aunque las diferencias se redujeron paulatinamente. Sin embargo, en el caso del haya, existió una mortalidad mucho más rápida e intensa en los escenarios de mayor densidad, que produjo la reducción de la presencia de hayas hasta que sólo quedaron unos pocos individuos a partir de los 40 años en el caso de los escenarios con regeneración típica o mayor. Por el contrario, en los escenarios con reducción en el nivel de regeneración la mortalidad de hayas fue mucho menor, de forma que existió una densidad más elevada durante más tiempo (Fig. 3).

Los cambios en la densidad de ambas especies tuvieron efectos claros tanto en la biomasa que generan como en el estrés hídrico que experimentan. En el caso de la biomasa de fuste de pino, el modelo estimó que las diferencias iniciales de densidades se vieron amortiguadas de manera importante en la producción de biomasa, ya que las diferencias de biomasa entre escenarios no pasaron del 4% respecto del escenario típico en el caso de los escenarios de aumento de regeneración, ni del 16% y 29% en el caso de los escenarios de reducción de la regeneración (Fig. 4, Tabla 2). Por el contrario, en el caso del haya las diferencias entre escenarios de regeneración fueron más grandes para la biomasa de fuste que para la densidad del rodal. Esto indica que para la biomasa de fuste de haya, el modelo puede ser de sensible a muy sensible a cambios en la densidad de hayas, dependiendo de la edad del rodal (Tabla 3). Por ejemplo, la biomasa puede multiplicarse por más de tres al comparar los escenarios de reducción en la regeneración con el escenario de regeneración típico, mientras que no hay efectos notables en los escenarios de aumento del regenerado inicial (Fig. 4). En cualquier caso, la biomasa de fuste de haya fue mucho menor que la de pino para todos los escenarios.

Por lo que respecta al estrés hídrico que experimentan estas especies, las diferencias entre tratamientos fueron más notables en la primera mitad de la vida del rodal, siendo el estrés menor en los escenarios con menor densidad. A partir de los 40-50 años, las diferencias entre tratamientos fueron prácticamente inapreciables en el escenario climático histórico (Fig. 5). Sin embargo, en el caso del escenario RCP 4.5, y particularmente en el escenario RCP 8.5, volvieron a aparecer diferencias entre tratamientos a partir de los 70 años. En estos casos, la diferencia entre tratamientos se invirtió, teniendo un estrés hídrico medio algo mayor en el caso de los escenarios con menor densidad (2.1-2.4% en el caso del pino y 5.0-5.7% en el caso del haya para reducciones moderadas y severas de la densidad de regenerado, Fig. 5). La simulación para los escenarios con aumento de densidad inicial, tanto moderado (+20%) como severo (+35%), indicó la desaparición del haya en torno a los 70 años para los tres escenarios climáticos estudiados. Los escenarios de cambio climático, que entraron en juego cuando los rodales alcanzan su estado maduro (50 años), tuvieron un efecto relativamente menor (Tabla 2). Tanto en pinos como hayas se produciría una reducción de la densidad del rodal, ligeramente mayor en el escenario de un cambio climático severo (RCP 8.5). Esto se traduciría en un mayor estrés hídrico y una reducción en la producción de madera (Tabla 2).

Debido a la escasez de observaciones de campo directas de la densidad de árboles en el rodal al existir únicamente dos inventarios completos para pino y uno para haya, no se pudo realizar una validación formal de las estimaciones del modelo. Sin embargo, los valores estimados estuvieron dentro de los rangos de variabilidad observados en el campo (Fig. 3).

Tabla 2. Panel superior: Valores promedio (media \pm SE) de densidad de árboles, estrés hídrico (medido como Tree Deficit Index - TDI, ver materiales y métodos) y biomasa de madera de tronco para rodales mixtos de pino silvestre y haya de edades entre 60 y 90 años. Panel inferior: valores relativos (%) referidos al escenario de densidad inicial típica.

Table 2. Top panel: Mean values (mean \pm SE) of tree density, water stress (measured as Tree Deficit Index - TDI, see material and methods) and stemwood biomass in mixed stands of Scots pine and European beech with ages between 60 and 90 years. Bottom panel: relative values (%) referred to the typical initial density scenario.

Escenario climático	Nivel de regeneración	Densidad (pies ha ⁻¹)		Estrés hídrico (Tree Deficit Index)		Biomasa de tronco (Mg ha ⁻¹)	
		Pino	Haya	Pino	Haya	Pino	Haya
Datos absolutos							
Histórico	+35%	2276 \pm 28	2 \pm 1	0.203 \pm 0.011	0.257 \pm 0.010	461.0 \pm 10.7	4.1 \pm 0.1
	+20%	2276 \pm 28	2 \pm 1	0.203 \pm 0.011	0.255 \pm 0.010	460.6 \pm 10.6	4.5 \pm 0.1
	típico	2229 \pm 27	3 \pm 1	0.203 \pm 0.011	0.266 \pm 0.010	459.0 \pm 10.7	4.1 \pm 0.1
	-20%	1823 \pm 22	7 \pm 1	0.204 \pm 0.011	0.264 \pm 0.011	443.3 \pm 10.9	5.8 \pm 0.2
	-35%	1484 \pm 18	21 \pm 3	0.203 \pm 0.011	0.267 \pm 0.011	412.3 \pm 11.1	10.8 \pm 0.5
RCP 4.5	+35%	1781 \pm 47	1 \pm 1	0.282 \pm 0.010	0.350 \pm 0.008	392.7 \pm 6.5	3.3 \pm 0.3
	+20%	1781 \pm 47	1 \pm 1	0.282 \pm 0.010	0.350 \pm 0.008	393.0 \pm 6.5	3.3 \pm 0.3
	típico	1745 \pm 47	1 \pm 1	0.282 \pm 0.010	0.358 \pm 0.008	391.6 \pm 6.6	3.1 \pm 0.4
	-20%	1419 \pm 39	4 \pm 2	0.286 \pm 0.010	0.337 \pm 0.010	377.0 \pm 7.2	6.6 \pm 0.3
	-35%	1155 \pm 32	15 \pm 3	0.289 \pm 0.010	0.346 \pm 0.009	352.0 \pm 8.0	13.0 \pm 0.4
RCP 8.5	+35%	1773 \pm 51	2 \pm 1	0.277 \pm 0.011	0.358 \pm 0.009	399.2 \pm 6.3	3.5 \pm 0.3
	+20%	1774 \pm 51	1 \pm 1	0.277 \pm 0.011	0.342 \pm 0.012	399.1 \pm 6.3	3.4 \pm 0.3
	típico	1737 \pm 51	2 \pm 1	0.278 \pm 0.011	0.352 \pm 0.011	397.7 \pm 6.3	3.4 \pm 0.3
	-20%	1406 \pm 42	6 \pm 1	0.283 \pm 0.010	0.337 \pm 0.010	380.9 \pm 7.1	8.3 \pm 0.4
	-35%	1146 \pm 34	21 \pm 4	0.285 \pm 0.010	0.344 \pm 0.010	355.4 \pm 7.9	14.3 \pm 0.5
Datos relativos (%)							
Histórico	+35%	2.1	-33.3	0.0	-3.4	0.4	0.0
	+20%	2.1	-33.3	0.0	-4.1	0.3	9.8
	-20%	-18.2	133.3	0.5	-0.8	-3.4	41.5
	-35%	-33.4	600.0	0.0	0.4	-10.2	163.4
RCP 4.5	+35%	2.1	0.0	0.0	-2.2	0.3	6.5
	+20%	2.1	0.0	0.0	-2.2	0.4	6.5
	-20%	-18.7	300.0	1.4	-5.9	-3.7	112.9
	-35%	-33.8	1400.0	2.5	-3.4	-10.1	319.4
RCP 8.5	+35%	2.1	0.0	-0.4	1.7	0.4	2.9
	+20%	2.1	-50.0	-0.4	-2.8	0.4	0.0
	-20%	-19.1	200.0	1.8	-4.3	-4.2	144.1
	-35%	-34.0	950.0	2.5	-2.3	-10.6	320.6

Tabla 3. Índice de sensibilidad S (%) de tres variables objetivo al parámetro de densidad inicial del rodal, calculado para tres edades distintas del rodal.

Table 3. Sensitivity index S (%) of three target variables to the parameter of initial stand density, calculated for three different stand ages.

Escenario climático	Edad del rodal (años)	Densidad (pies ha ⁻¹)		Estrés hídrico (Tree Deficit Index)		Biomasa de tronco (Mg ha ⁻¹)	
		Pino	Haya	Pino	Haya	Pino	Haya
Histórico	25	41.3	25.9	33.4	8.3	41.7	42.1
	50	32.4	1964.3	2.6	1.0	26.8	395.3
	75	49.7	1214.3	1.1	151.4	15.6	415.6
RCP 4.5	25	53.2	44.2	43.5	4.6	44.7	43.6
	50	52.1	2554.4	1.7	1.2	31.1	447.8
	75	50.6	-	6.9	-	15.0	-
RCP 8.5	25	53.3	55.3	50.7	4.0	45.8	43.7
	50	52.4	2628.0	2.3	1.2	32.8	451.1
	75	51.2	-	8.3	-	16.0	-

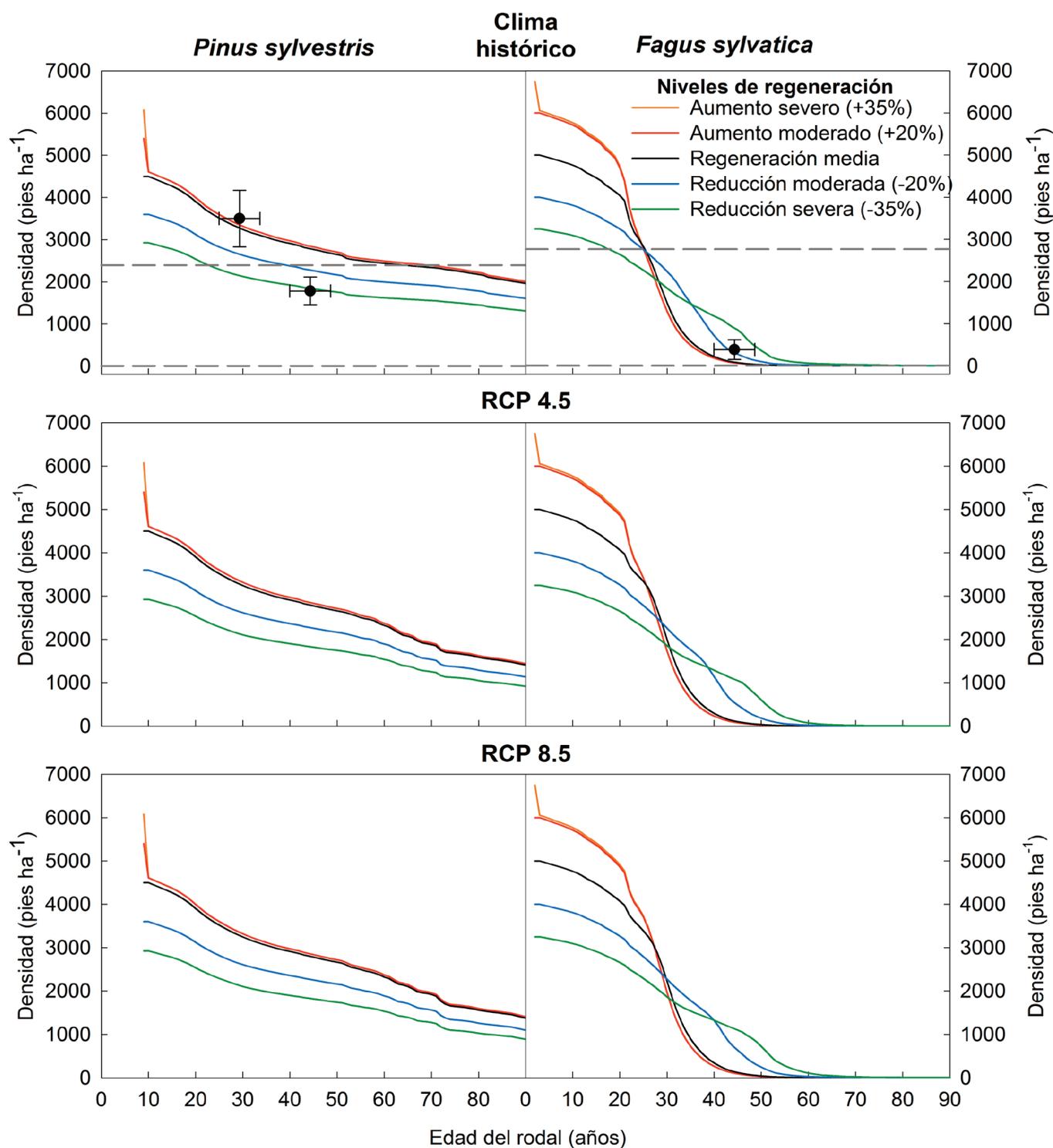


Figura 3. Densidad de pies de pino silvestre y haya en un rodal mixto bajo distintos escenarios de regeneración y de cambio climático. Las líneas discontinuas grises indican el rango de densidades descrito por Condés et al. (2013) usando datos del inventario forestal nacional para Navarra. Los puntos (media \pm desviación típica) indican los valores medidos en el bosque de Aspuz en inventarios realizados en 1999 (sólo pino) y 2014 (pino y haya).

Figure 3. Tree density of Scots pine and European beech in mixed stands under different regeneration and climate change scenarios. Grey dashed lines indicate the tree density range described by Condés et al. (2013) using data from the national forest inventory for Navarra. Dots (mean \pm standar deviation) indicate measured values at Aspuz's forest in inventories carried out in 1999 (only pine) and 2014 (pine and beech).

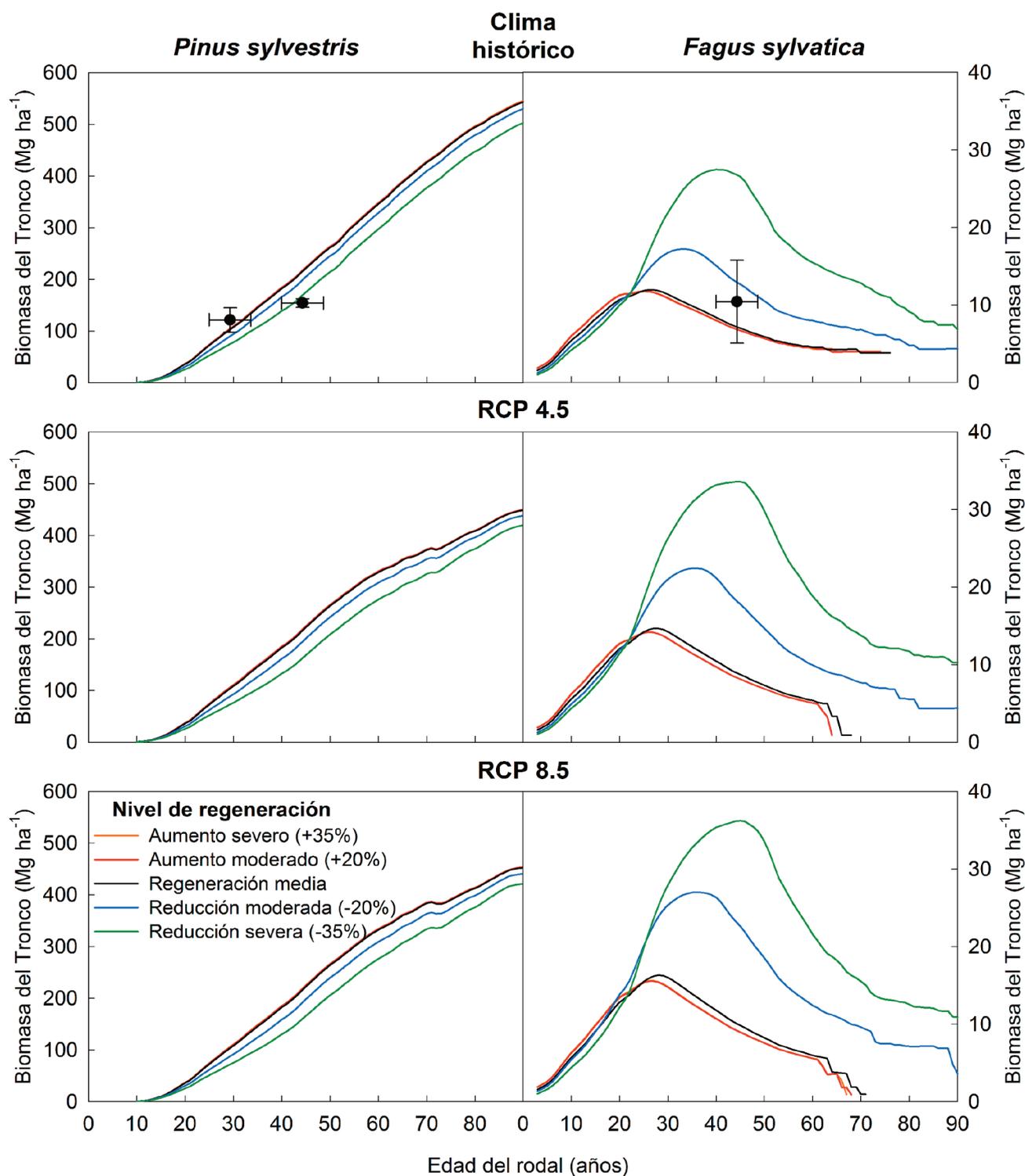


Figura 4. Biomasa de madera de tronco de pino y haya en un rodal mixto bajo distintos escenarios de regeneración y de cambio climático. Los puntos (media \pm desviación típica) indican los valores medidos en el bosque de Aspuz en inventarios realizados en 1999 (sólo pino) y 2014 (pino y haya).

Figure 4. Stemwood biomass of Scots pine and European beech in mixed stands under different regeneration and climate change scenarios. Dots (mean \pm standar deviation) indicate measured values at Aspuz's forest in the inventory carried out in 2014 (pine and beech).

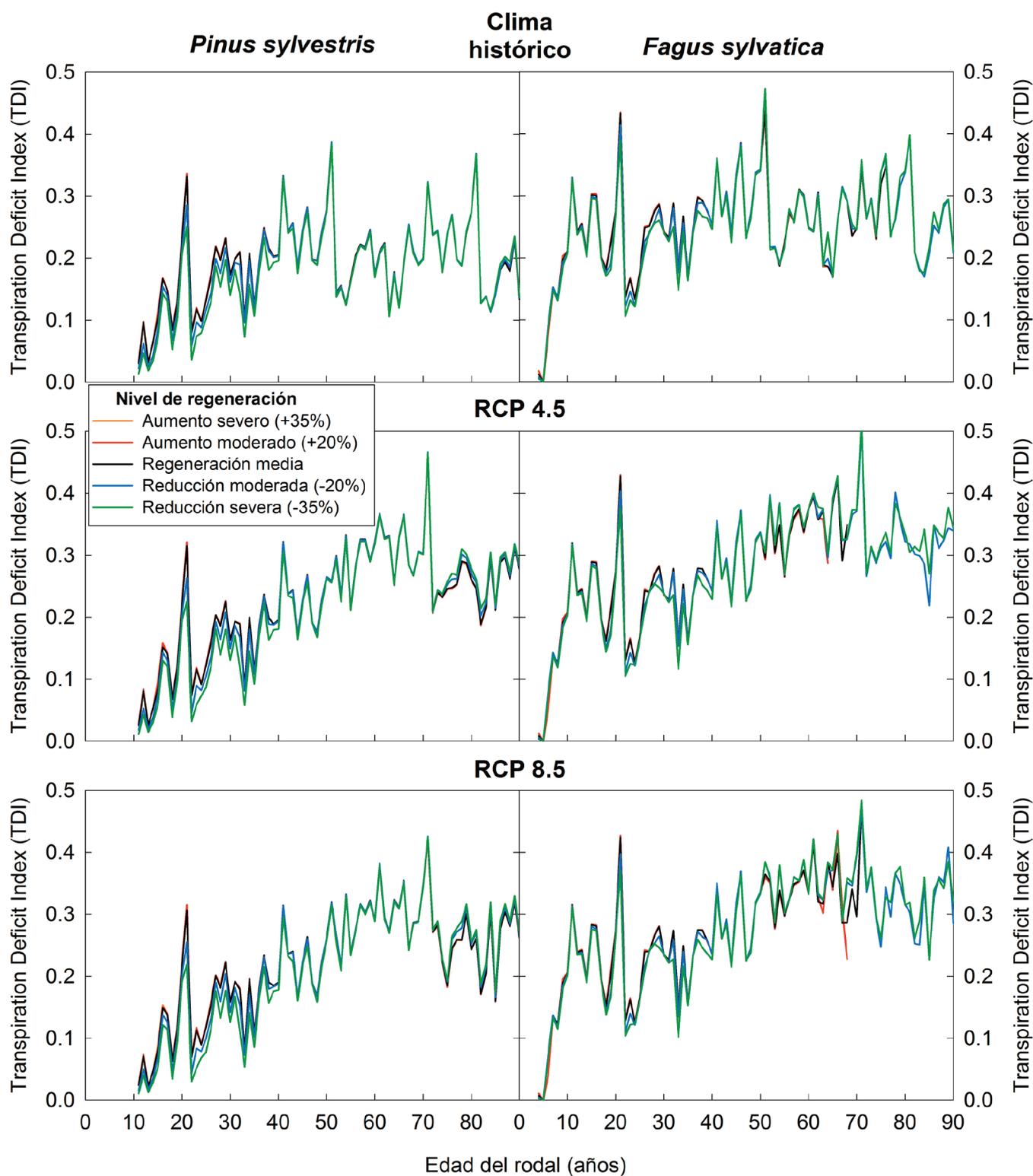


Figura 5. Déficit hídrico (medido a través del indicador adimensional Tree Deficit Index, ver materiales y métodos) de pino silvestre y haya en un rodal mixto bajo distintos escenarios de regeneración y de cambio climático.

Figure 5. Water stress (measured with the non-dimensional Tree Deficit Index, see material and methods) of Scots pine and European beech in mixed stands under different regeneration and climate change scenarios.

Discusión

Nuestros resultados indican que, en el escenario medio, la densidad de pino está muy cerca de la máxima, mientras que para el haya el escenario de aumento moderado sí estaría dentro de las posibilidades del sitio, aunque no así el de aumento severo. Por otro lado, los rangos de densidades estimados están dentro de los revisados por [Condés et al. \(2013\)](#) para estos bosques mixtos en Navarra, excepto para los rodales jóvenes. Esto seguramente se debe a que la información del Inventario Forestal Nacional de España (el cual no incluye la edad de los árboles) está referida en su mayoría a masas maduras o cerca de alcanzar la madurez, mientras que hay menos datos de rodales jóvenes, más densos.

El modelo también muestra una capacidad aceptable (es decir, las simulaciones estuvieron dentro de los límites de variabilidad registrados en las parcelas experimentales) para estimar las densidades de pinos y hayas observadas en el bosque de Aspuz en los inventarios de 1999 (sólo pinos) y 2014 (pinos y hayas). El pinar-hayedo de Aspuz se regeneró de forma natural en los años 60 a partir de una población anterior de pino silvestre que fue cortado a hecho por fajas. Durante la primera mitad del siglo XX, las hayas habían sido suprimidas dentro de los pinares tanto por medio de claras activas como por la recogida de leñas y el carboneo ([Schwedtner 2012](#)). Se desconoce el nivel de regenerado a partir del cual se estableció el bosque actual, pero se sabe que se dejaron árboles padre entre los pinos para asegurarse la producción de semilla, mientras que el haya se regeneró a partir de semillas provenientes de fuera del rodal, (probablemente de la parte superior de la ladera de la Sierra de Illón), por lo que en términos relativos es lógico asumir que la densidad inicial de pino en el regenerado fue mucho mayor que la de haya.

Además de la capacidad del modelo para mantener la densidad dentro de un rango que encaje con descripciones empíricas, la comparación con los datos de inventarios en masas maduras también muestra capacidad para simular los efectos de la competencia entre especies en la mortalidad de las mismas. Aunque se ha comprobado que los bosques mixtos pueden acoger una densidad de árboles mayor que los bosques puros de cada una de las especies que componen la mezcla ([Pretzsch y Biber 2016](#)), el modelo también muestra la diferencia de ambas especies en su tolerancia a altas densidades, especialmente baja para el haya ([Pretzsch y Biber 2009](#)). En las simulaciones, el haya sufre una gran y rápida mortalidad en la fase joven del rodal, bajo el escenario de clima histórico. Una de las razones para esa alta mortalidad es el mayor estrés hídrico que sufre el haya comparado con el pino, un efecto aumentado en densidades altas. Una razón para este fenómeno podría ser la menor capacidad para hacer frente a situaciones de estrés hídrico en hayas que crecen en rodales densos de pino ([Aranda et al. 2001](#)).

El modelo estima una mayor tolerancia de los pinos a los niveles de densidad altos, como demuestra que las tasas de mortalidad son similares en todos los escenarios, algo descrito en la literatura ([Pretzsch y Biber 2009](#)). Por el contrario, en doseles poco densos las hayas tienen tasas de mortalidad mucho menores, siendo capaces de sobrevivir más tiempo y de alcanzar tamaños mayores. Esto provoca que la composición de especies varíe con el tiempo, y aunque el regenerado empieza con valores cercanos a una relación 1:1 entre pinos y hayas, en rodales maduros hay pocas hayas, pero más grandes que los pinos. Esta situación coincide con la observada en la actualidad en el bosque de Aspuz. Por otro lado, este resultado también podría indicar que para que los rodales mixtos jóvenes y maduros descritos por [Condés et al. \(2013\)](#) y [Pretzsch et al. \(2015\)](#) tengan números similares de pinos y hayas, sus densidades iniciales seguramente estuvieron en la parte baja del rango explorado en este trabajo, y con una densidad de regeneración de haya mayor que de pino. En cualquier caso, las densidades tanto de haya como de pino estimadas por el modelo para rodales de edad media (40-80 años) están dentro del rango descrito para masas mixtas de estas especies en Navarra ([Condés et al. 2013](#)).

Las estimaciones de biomasa para pino y haya también se asemejan de forma aceptable con las estimaciones de biomasa realizadas para los árboles de Aspuz. Además, las diferencias en biomasa de troncos entre escenarios de densidad inicial son relativamente pequeñas. Esto concuerda con trabajos previos que indican la capacidad del pino silvestre de aumentar su crecimiento radial con densidades más bajas ([Nilsson et al. 2010](#)) y, por lo tanto, amortiguar el efecto de la densidad inicial. Para el haya, la variación en la densidad inicial del rodal puede generar grandes diferencias relativas en la biomasa (la biomasa en el escenario con menor densidad comparado con el de mayor densidad fue 2.6, 3.9, y 4.1 veces más alta para los escenarios climáticos histórico, cambio moderado y cambio severo, respectivamente; [Tabla 2](#)). Estas diferencias se debieron al mayor tamaño que los árboles pueden alcanzar a bajas densidades. Por ello, el hecho de que entre los 60 y 90 años de edad del rodal haya de media unas 13 hayas más en los escenarios de menor densidad inicial y que además puedan crecer más por la menor competencia con el pino puede hacer cambiar de forma notable la biomasa de esa especie en un bosque mixto.

Un resultado destacable con implicaciones para la gestión adaptativa al cambio climático es la estimación de que los efectos más importantes de la densidad del rodal sobre la disponibilidad hídrica aparecen en la primera etapa de desarrollo del rodal (menos de 40 años), y pasada esa edad la densidad tiene una importancia menor, rechazando nuestra primera hipótesis de partida. [Martínez-Vilalta et al. \(2012\)](#) también han descrito cómo en las poblaciones ibéricas de pino silvestre la disponibilidad hídrica es un factor más importante en rodales jóvenes. [Bogino et al. \(2009\)](#) atribuyó este efecto a la capacidad de los árboles más viejos de almacenar agua en el tronco. Por otro lado, [Shon et al. \(2016\)](#) y [D'Amato et al. \(2013\)](#) también encontraron que el efecto de la reducción de la densidad en rodales jóvenes tiene un mayor efecto en la capacidad de recuperación del crecimiento diamétrico de los árboles que en rodales maduros. En cualquier caso, estos autores han mostrado que, para que tenga efecto sobre la respuesta a la sequía, el control de la densidad debe ser intenso y en el inicio del turno, ya que claras moderadas o poco intensas no tienen efectos notables. Esto puede apreciarse en nuestros resultados, ya que el TDI se reduce a la vez que disminuye la densidad del rodal, aunque en menor porcentaje. [Aranda et al. \(2001, 2004\)](#) también comprobaron cómo las plantas jóvenes de haya en rodales compartidos con pino silvestre ven sus condiciones hídricas mejoradas tras la retirada de parte de los pinos. Además, aunque el haya es una especie tolerante a la sombra, las condiciones lumínicas también mejoran para el haya en un rodal menos denso, como han descrito [Balandier et al. \(2007\)](#). Los resultados del modelo indican que es capaz de simular tales fenómenos de competición por luz y por humedad del suelo.

Respecto a la simulación de los efectos del cambio climático, el modelo muestra cómo la densidad sufrirá una reducción promedio del 21.9% en el escenario moderado (RCP 4.5), con muy poca mortalidad adicional si el cambio es severo (22.4% en RCP 8.5). Esto indica que el mayor valor de mortalidad adicional debida al cambio climático se produjo con las primeras diferencias respecto al escenario histórico, alterando la estructura del rodal de tal forma que las mayores diferencias en el clima finalmente dejan de ser importantes, apoyando parcialmente nuestra segunda hipótesis de partida. Además, el cambio climático supuso un descenso del 14.8 ± 0.1 % (RCP 4.5) y 13.7 ± 0.3 % (RCP 8.5; media y desviación típica) en la biomasa del fuste de pino en rodales maduros comparado con el escenario de clima histórico. En el caso del haya, el modelo estimó un aumento de la biomasa bajo cambio climático. Este resultado indica que, aunque en general el estrés hídrico durante todo el desarrollo del rodal fue mayor para las hayas que para los pinos, la reducción de la competición con el pino compensa el aumento de estrés hídrico. De hecho, las diferencias en estrés hídrico entre escenarios se estimaron mayores al principio de la simulación del cambio climático que al final, indicando una aclimatación de las pocas hayas supervivientes a los rodales menos densos. Este resultado coincide con las observaciones realizadas para las hayas de la misma zona por [González de Andrés et al. \(2017b\)](#), utilizando métodos isotópicos y dendrocronológicos.

Así pues, las implicaciones de nuestros resultados en el manejo de bosques mixtos parecen claras: para adaptar los rodales actuales al cambio climático, el control de su densidad debe realizarse particularmente en aquellos más densos y en aquellas masas que sean jóvenes para un mayor resultado dentro de varias décadas. Estos resultados apoyan la adaptación de forma urgente de la silvicultura a la nueva realidad climática, una postura que ha sido apoyada recientemente en la literatura científica (Lloret 2012; Herrero y Zavala 2015; Keenan 2015).

Conclusiones

En general, tras comparar los resultados de las simulaciones con las observaciones realizadas en el bosque real y con descripciones de procesos de mortalidad observados en otros bosques similares, el modelo muestra ser capaz de simular los efectos de las interacciones entre especies y sus efectos en las principales variables relacionadas con los flujos hídricos (densidad, biomasa, estrés hídrico) bajo distintos escenarios climáticos. Además, nuestros resultados indican la necesidad de estimar de forma local la tasa de regenerado inicial, particularmente en el caso de la simulación de hayas y en situaciones en las que la densidad del rodal es baja, dados los importantes efectos sobre las proyecciones de mortalidad generadas por el modelo. Teniendo en cuenta las consideraciones anteriores, el modelo FORECAST Climate ha mostrado ser una herramienta adecuada para simular bosques mixtos. En concreto, en este caso se ha mostrado su utilidad para bosques de haya y pino silvestre de los Pirineos occidentales, pero este modelo podría ser parametrizado para otros bosques mixtos.

Agradecimientos

Se agradece la colaboración de Brad Seely, Francisco Javier Arricibita y Susana García en distintas tareas relacionadas con esta investigación. Este trabajo ha sido financiado por medio de los proyectos AGL2012-33465 del Ministerio de Economía y Competitividad, y el proyecto CIG-2012-326718-ECOPYREN3 de las Acciones Marie Curie del 7º Programa Marco de la Comisión Europea.

Referencias

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.
- Ameztegui, A., Coll, L., Messier, C. 2015. Modelling the effect-induced changes in recruitment and juvenile growth on mixed-forest dynamics: the case of montane-subalpine Pyrenean ecotones. *Ecological Modelling* 313, 84-93.
- Ameztegui, A., Cabon, A., De Cáceres, M., Coll, L. 2017. Managing stand density to enhance the adaptability of Scots pine stands to climate change: a modelling approach. *Ecological Modelling* 356, 141-150.
- Aranda, I., Gil, L., Pardos, J.A. 2001. Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* L. stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted within the pinewood. *Trees* 15, 358-364.
- Aranda, I., Gil, L., Pardos, J.A. 2002. Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories. *Forest Ecology and Management* 162, 153-164.
- Aranda, I., Gil, L., Pardos, J.A. 2004. Improvement of growth conditions and gas Exchange of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted below a recently thinned *Pinus sylvestris* L. stand. *Trees* 18, 211-220.
- Balandier, P., Sinoquet, H., Frak, E., Giuliant, R., Vandame, M., Descamps, S., Coll, L., Adam, B., Prevosto, B., Curt, T. 2007. Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree Physiology* 27, 1073-1082.
- Balandier, P., Marquier, A., Perret, S., Collet, C., Courbeau, B. 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements. *Rendez-Vous Techniques ONF* 27-28:52-58.
- Blanco, J.A. 2004. *La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de pino silvestre de los Pirineos Navarros*. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra, Pamplona, España.
- Blanco, J.A. 2013. Modelos ecológicos: descripción, explicación y predicción. *Ecosistemas* 22(3), 1-5.
- Blanco, J.A. 2014. Pasos básicos en la modelización ecológica. *Revista Forestal Baracoa* 33, número especial 2014, 471-484.
- 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. 2006. Effects of thinning on nutrient content pools in two *Pinus sylvestris* forests in the western Pyrenees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21, 143-150.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2008. Nutrient return via litterfall in two contrasting *Pinus sylvestris* forests in the Pyrenees under different thinning intensities. *Forest Ecology and Management* 256:1840-1852.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2009. Thinning affects nutrient resorption and nutrient-use efficiency in two *Pinus sylvestris* stands in the Pyrenees. *Ecological Applications* 19(3):682-698.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2011. Thinning Affects *Pinus Sylvestris* Needle Decomposition Rates And Chemistry Differently Depending On Site Conditions. *Biogeochemistry* 106:397-414.
- Blanco, J.A., Dubois, D., Littlejohn, D., Flanders, D., Robinson, P., Moshofsky, M., Welham, C. 2014. Soil Organic Matter: a sustainability indicator for wildfire control and bioenergy production in the urban/forest interface. *Soil Science Society of America Journal* 78(S1): S105-S117.
- Blanco, J.A., González de Andrés, E., San Emeterio, L., Lo, Y.H. 2015a. Modelling mixed forest stands: methodological challenges and approaches. En: Park, Y.S., Lek, S., Baehr, C., Jorgensen, S.E. (Eds.) *Advanced Modelling Techniques Studying Global Changes in Environmental Sciences*, pp. 186-223. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.
- Blanco, J.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2015b. Adaptación al cambio climático en pinares pirenaicos: controlando la densidad del rodal según el tipo de clima. En: Herreo, A., Zavala, M.A. (Ed.). *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*, pp. 565-572. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, España.
- Blanco, J.A., San Emeterio, L., González de Andrés, E., Imbert, J.B., Larrainzar, E., Peralta, J., Lo, Y.H., Castillo, F.J. 2017. ¿Están los bosques mixtos pirenaicos de pino silvestre y haya en el camino hacia la saturación por nitrógeno? *Ecosistemas* 26(1), 66-78.
- 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.
- Bogino, S., Fernández Nieto, M.J., Bravo F. 2009. Climate effects on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. *Silva Fennica* 43, 609-623.
- Camarero, J.J., Bigler, C., Linares, J.C., Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262, 759-769.
- Condés, S., Río, M., Sterba, H. 2013. Mixing effects on volumen growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management* 292, 86-95.
- D'Amato, S.W., Bradford J.B., Fraver, S., Palik, B.J. 2013. Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecological Applications* 23, 1735-1742.
- Dufrène, E., Davi, H., François, C., le Maire, G., Le Dantec, V., Granier, A. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* 185: 407-436.
- EUFORGEN 2009. Distribution maps of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and European beech (*Fagus sylvatica*). Disponible en www.euforgen.org.
- Finér, L., Helmissaari, H.S., Löhmus, K., Majdi, H., Brunner, I., Børja, I. et al. 2007. Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141: 394-405.
- Fisher, R.F., Binkley, D. 2000. *Ecology and Management of Forest Soils*. Wiley, Nueva York, Estados Unidos.

- Ford, A. 1990. Estimating the impact of efficiency standards on the uncertainty of the Northwest electric system. *Operations Research* 38, 580-597.
- Forrester, D.I. 2015. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season. *Tree Physiology* 35: 289-304.
- Forrester, D.I., Benneter, A., Bouriaud, O., Bauhus, J. 2017. Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. *Journal of Ecology* 105, 761-774.
- Gárate, M., Blanco, J.A. 2013. Importancia de la caracterización de la biomasa de raíces en la simulación de ecosistemas forestales. *Ecosistemas* 22(3):66-73.
- García, J.L., Tella, G. 1986. *Tablas de producción de densidad variable para Pinus sylvestris L. en el sistema pirenaico. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Naturales* 43, 28 pp.
- 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.
- Giuggiola, A., Burmann, H., Zingg, A., Dobbertin, M., Rigling, A. 2013. Reduction of stand density increases drought resistance in xeric Scots pine forests. *Forest Ecology and Management* 310, 827-835.
- González de Andrés, E., Seely, B., Blanco, J.A., Imbert, J.B., Lo, Y.H., Castillo, F.J. 2017a. Site fertility is more important than climate to produce overyielding in mixed Scots pine - European beech stands. *Ecology*. e1810. DOI: 10.1002/eco.1810.
- González de Andrés, E., Camarero, J.J., Blanco, J.A., Imbert, J.B., Lo, Y.H., Sangüesa-Barreda, G., Castillo, F.J. 2017b. Tree-to-tree competition in mixed European beech-Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site condition. *Journal of Ecology*, DOI: 10.1111/1365-2745.12813.
- 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, Estados Unidos.
- Hashimoto, S., Wattenbach, M., Smith, P. 2011. A new scheme for initializing process-based ecosystem models by scaling soil carbon pools. *Ecological Modelling* 222:3598-3602.
- Herrero, A., Zavala, M.A. (eds). 2015. *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, España. 614 p.
- International Panel for Climate Change (IPCC) 2013. Summary for Policymakers. En: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Jactel, H., Nicoll, B.C., Branco, M., González-Olabarría, J.R., Grodzki, W., et al. 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science* 66: 701.
- Jørgensen, S.E., Fath, B. 2011. *Fundamentals of Ecological Modelling (4th Edition)*. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.
- Keenan, R.J. 2015. Climate change impacts and adaptation in forest management: a review. *Annals of Forest Science* 72, 145-167.
- Kimmins, J.P. 2004. *Forest Ecology. A foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry*. Prentice Hall, New Jersey, Estados Unidos.
- Kimmins, J.P., Maily, D., Seely, B. 1999. Modelling Forest Ecosystem Net Primary Production: The Hybrid Simulation Approach Used In Forecast. *Ecological Modelling* 12:195-224.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C., Scoullar, K. 2010. *Forecasting Forest Futures: A Hybrid Modelling Approach To The Assessment Of Sustainability Of Forest Ecosystems And Their Values*. Earthscan, Londres, Reino Unido.
- Litton, C.M., Ryan, M.G., Tinker D.B., Knight, D.H. 2003. Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research* 33:351-363.
- Lloret, F. 2012. Vulnerabilidad y resiliencia de Ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas* 21, 85-90.
- Lo, Y.H., Blanco, J.A., Canals, R.M., González de Andrés, E., San Emeterio, L., Imbert, J.B., Castillo, F.J. 2015. Land Use Change Effects on Carbon and Nitrogen Stocks in the Pyrenees during the Last 150 Years: a Modelling Approach. *Ecological Modelling* 312, 322-334.
- López Moreno, J.I., Beniston, M., García Ruiz, J.M. 2008. Environmental change and water management in the Pyrenees: futures perspectives for Mediterranean mountains. *Global and Planetary Change* 61:300-312.
- Lu, H., Mohren, G.M.J., Ouden, J., Goudiaby, V., Sterck, F.J. 2016. Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen-deciduous but not in deciduous-deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management* 376:321-332.
- Madrigal, I. A., Puertas, F., Martínez-Milán, J. 1992. *Tablas de producción para Fagus sylvatica L. en Navarra. Serie Agraria número 3*. Gobierno de Navarra, Pamplona, España. 154 p.
- Mäkelä, A., Vanninen, P. 2000. Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements: a method based on system dynamics. *Trees* 14: 316-323.
- Mainiero, R., Kazda, M. 2006. Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *Forest Ecology and Management* 237:135-142.
- Malkönen, E. 1974. Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands. *Communications Institute Forestry Fennica* 84.5.
- Martínez-Vilalta, J., Aguadé, D., Banqué, M., Barba, J., Curiel Yuste, J., Galiano, L., García, N., Gómez, M., Heres, A.M., López, B.C., Lloret, F., Poyatos, R., Retana, J., Sus, O., Vayreda, J., Vilà-Cabrera, A. 2012. Las poblaciones ibéricas de pino albar ante el cambio climático: con la muerte en los tlaones. *Ecosistemas* 21, 15-21.
- Meinshausen, M., Smith, S.J., Calvin, K.V., Daniel, J.S., Kainuma, J.F. et al. 2011. The RCP green- house gas concentrations and their extension from 1765 to 2300. *Climate Change* 109: 213-241.
- Messier, C., Puettmann, K.J., Coates, K.D. (Eds.), 2013. *Managing Forests as Complex Adaptive Systems: Building Resilience to the Challenge of Global Change*. Routledge Chapman and Hall: Nueva York, Estados Unidos.
- Mitchell, R.J., Auld, M.H.D., Hughes, J.M., Marrs, R.H. 2000. Estimates of nutrient removal during heathland restoration of successional sites in Dorset, southern England. *Biology of Conservation* 95: 233-246.
- Nilsson, U., Agestam, E., Ekö, P.M., elfving, B., Fahlvik, N., Johansson, U., Karlsson, K., Lundmark, T., Wallentin, C. 2010. Thinning of Scots pine and Norway spruce monocultures in Sweden – effects of different thinning programmes on stand level gross- and net stem volume production. *Studia Forestalia Suecica* 219. 47 p.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. *Forest Stand Dynamics: Update Edition*. Wiley, Nueva York, Estados Unidos.
- Papadakis, J. 1970. *Climates of the world, their classification, similitudes, differences, and geographic distribution*. Autoedición, Buenos Aires, Argentina. 47 p.
- Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A Global Change-Induced Biome Shift In The Montseny Mountains (Ne Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
- Pretzsch, H., Biber, P. 2009. A re-evaluation of Reinike's rule and stand density index. *Forest Science* 51, 304-320.
- Pretzsch, H., Biber, P. 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research* 46, 1179-1193.
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C.H., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K. et al. 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along a gradient of productivity through Europe. *European Journal of Forest Research* 134:927-947.
- Primicia, I. 2012. *Influence of thinning and canopy type on the internal nutrient cycling and the secondary growth of Pinus sylvestris L. in a mixed forest in the Pyrenees*. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra, Pamplona.
- Primicia, I., Imbert, J.B., Traver, M.C., Castillo, F.J. 2014. Inter-specific competition and management modify the morphology, nutrient content and resorption in Scots pine needles. *European Journal of Forest Research* 133:141-151.
- Primicia, I., Artázcoz, R., Imbert, J.B., Puertas, F., Traver, M.C., Castillo F.J. 2016. Influence of thinning intensity and canopy type on Scots pine stand and growth dynamics in a mixed managed forests. *Forest Systems* 25, e057.

- Puertas, F. 2003. Scots Pine in Navarre: Economic Importance and Production. En: *Proceedings of the I.U.F.R.O. Meeting Silviculture and Sustainable Management in Mountain Forests in the Western Pyrenees*, 15-19 Septiembre, Isaba (Navarra). Pp. 32.
- Resco De Dios, V., Fischer, C., Colinas, C. 2007. Climate change effects on Mediterranean forests and preventive measures. *New Forests* 33:29-40.
- Richards, A.E., Forrester, D.I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M. 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* 30: 1192–1208.
- Río, M., Sterba, H. 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Annals of Forest Science* 66: 502.
- Santa Regina, I., Tarazona, T. 2001. Organic matter and nitrogen dynamics in a mature forest of common beech in the Sierra de la Demanda, Spain. *Annals of Forest Science* 58:301-314.
- Schwendtner, O. 2012. Gestión selvícolas de hayedos en Navarra, primera parte: la gestión tradicional. *Navarra Forestal* 31, 10-13.
- Seely, B., Arp, P., Kimmins, J.P. 1997. A forest hydrology submodel for simulating the effect of management and climate change on stand water stress. En: *Proceedings of IUFRO meeting "Empirical and process-based models for forest tree and stand growth simulation"*, Oeiras, Portugal. Pp. 463-477.
- Seely, B., Hawkins, C., Blanco, J.A., Welham, C., Kimmins, J.P. 2008. Evaluation of a mechanistic approach to mixedwood modelling. *The Forestry Chronicle* 84(2), 181-193.
- Seely, B., Welham, C., Scoullar, K. 2015. Application of a hybrid forest growth model to evaluate climate change impacts on productivity, nutrient cycling and mortality in a montane forest ecosystem. *PLoS ONE* 10: e0135034.
- Shi, M., Yang, Z.L., Lawrence, D., Dickinson, R.E., Subin, Z.M. 2013. Spin-up processes in the Community Land Model version 4 with explicit carbon and nitrogen components. *Ecological Modelling* 263: 308-325.
- Shon, J.A., Hartig, F., Kohler, M., Huss, J., Bauhus, J. 2016 (en prensa). Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in *Pinus sylvestris* forests. *Ecological Applications*, doi: 10.1002/eap.1373.
- Sterba, H., Río, M., Brunner, A., Condés, S. 2014. Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *Forest Systems* 23: 547-559.
- Taylor, T.R., Ford, D.N., Ford, A. 2010. Improving model understanding using statistical screening. *System Dynamics Review* 26, 73-87.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación: De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega. Barcelona, España.
- Traver, M.C., Puertas, F., Primicia, I. 2007. *Cuantificación de la capacidad de secuestro de carbono a medio y largo plazo por Fagus sylvatica L. Estación Piloto en los Montes de Burguete-España*. Informe Proyecto FORSEE: Informe final regional Navarra Parte 4º: Estudio Específico Regional Criterio 1. IEFC – Gobierno de Navarra – Gestión Ambiental Viveros y Repoblaciones de Navarra S.A. Pamplona, España. 41 p.
- Wei X., Blanco J.A. 2014. Significant increase in forest carbon can be achieved by implementing sustainable forest management. *PLoS ONE* 9(2): e89688.
- Wilby, R.L., Dawson, C.W. 2013. The Statistical DownScaling Model: insights from one decade of application. *International Journal of Climatology* 33: 1707-1719.
- Wu, C.H., Lo, Y.H., Blanco, J.A., Chang, S.C. 2015. Resilience Assessment of Low-land Plantations Using Ecosystem Modelling Approach. *Sustainability* 7, 3801-3822.