GOTILWA+: UN MODELO DE CRECIMIENTO FORESTAL BASADO EN PROCESOS ECOFISIOLÓGICOS

C.A. Gracia Alonso [1,2], E. Pla Ferrer [1], A. Sánchez Plaza [1], S. Sabaté [1,2]

[1] CREAF, Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193-BELLATERRA (Barcelona-España).
[2] Departamento de Ecología. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 645. 08028-BARCELONA (España).
Correo electrónico: cgracia@ub.edu

RESUMEN

GOTILWA+ (http://www.creaf.uab.es/gotilwa+/) es un modelo de simulación del crecimiento forestal basado en procesos ecofisiológicos. La absorción de la radiación por las hojas, la conductancia estomática, la transpiración y su dependencia del déficit de presión de vapor del aire, son algunas de las variables que regulan la asimilación de carbono y, en última instancia, la producción y la respiración autotrófica. Además, otras variables ambientales tales como la humedad y la temperatura del suelo, condicionan la fisiología de los árboles y, a su vez, la producción neta resultante, la respiración heterotrófica y el balance neto de carbono del ecosistema. GOTILWA+ distingue entre hojas de sol y de sombra. En este trabajo se analiza la respuesta de ambos tipos de hojas en un bosque de *Pinus sylvestris* de Loobos (Países Bajos). Entre los resultados más relevantes se pone de manifiesto la importancia de la reserva hídrica del suelo que condiciona fuertemente la conductancia estomática y, en consecuencia, las tasas de transpiración de ambos tipos de hojas. De igual manera, influye notablemente sobre la respiración del suelo y, finalmente, determina el balance neto de carbono del bosque. En el bosque de Loobos, se dispone de los registros en continuo del balance neto del ecosistema, medido utilizando técnicas de eddy-covarianza desde el año 1995. En el trabajo se compara la serie de datos diarios de campo con los valores simulados, como contribución a la validación del módulo ecofisiológico del modelo.

Palabras Clave: *Modelo de simulación, Ecofisiología, Conductancia estomática, Eddy-covarianza, Balance de carbono*

INTRODUCCIÓN

La modelización de los flujos de materia y energía como parte del funcionamiento de los ecosistemas tiene una gran tradición en ecología. Los modelos de simulación son un instrumento fundamental para la generación de nuevas hipótesis y, en el caso del estudio de la respuesta de los ecosistemas a los cambios ambientales, se revelan como un herramienta absolutamente necesaria.

En el campo forestal, con una larga experiencia de utilización de métodos cuantitativos, existen diferentes enfoques en la concepción y diseño de los modelos considerando sus objetivos y a la tradición de dónde provienen, ya sea la investigación científica o tecnológica: por un lado, los modelos de crecimiento y producción

ISSN: 1575-2410

© 2004 Sociedad Española de Ciencias Forestales

orientados a la gestión (empíricos o instrumentales) y, por otro, los modelos basados en procesos biológicos (mecanísticos o explicativos) (HAUHS, 1990; MOHREN & BURKHART, 1994). Principalmente, los modelos mecanísticos fueron desarrollados con el ánimo de sintetizar la información fisiológica y biogeoquímica a nivel de proceso. Están caracterizados por un fuerte control de abajo a arriba (*bottom-up*) a través de procesos clave bien definidos. Estos procesos, que intervienen en los intercambios de energía, carbono y agua entre la planta y la atmósfera son estudiados bajo condiciones controladas y se escalan hasta el nivel de ecosistema. Pese a que, inicialmente, fueron desarrollados como herramientas de investigación, hay actualmente un interés creciente en la aplicación de estos modelos a la gestión forestal y en la toma de decisiones, especialmente por su capacidad de acoplarse a condiciones ambientales cambiantes. Ambos enfoques modelizadores, mecanísticos y empíricos, son necesarios y complementarios: los modelos basados en procesos pueden ayudar a plantear y comprender algunos de los problemas fundamentales en el ámbito forestal, mientras que los modelos empíricos siguen aportando información condensada de los resultados de las diferentes prácticas de gestión.

En el presente trabajo se presenta, sintéticamente, una descripción del modelo mecanístico GOTILWA+ (GRACIA et *al.,* 1999) y de los procesos principales que incorpora. Para ello, se muestran los resultados de algunas variables ecofisiológicas simuladas por el modelo a distintas escalas temporales y a distintos niveles de organización (desde la hoja hasta el ecosistema) y para un bosque de *Pinus sylvestris* en Loobos (Países Bajos).

Finalmente, se presentan los resultados de algunos ejercicios de validación del modelo con datos experimentales del balance neto de carbono del ecosistema (NEE).

LA APROXIMACIÓN DE GOTILWA+: DESCRIPCIÓN GENERAL DEL MODELO

GOTILWA+ (Growth of Trees Is Limited by Water) es un modelo forestal que simula los pro-

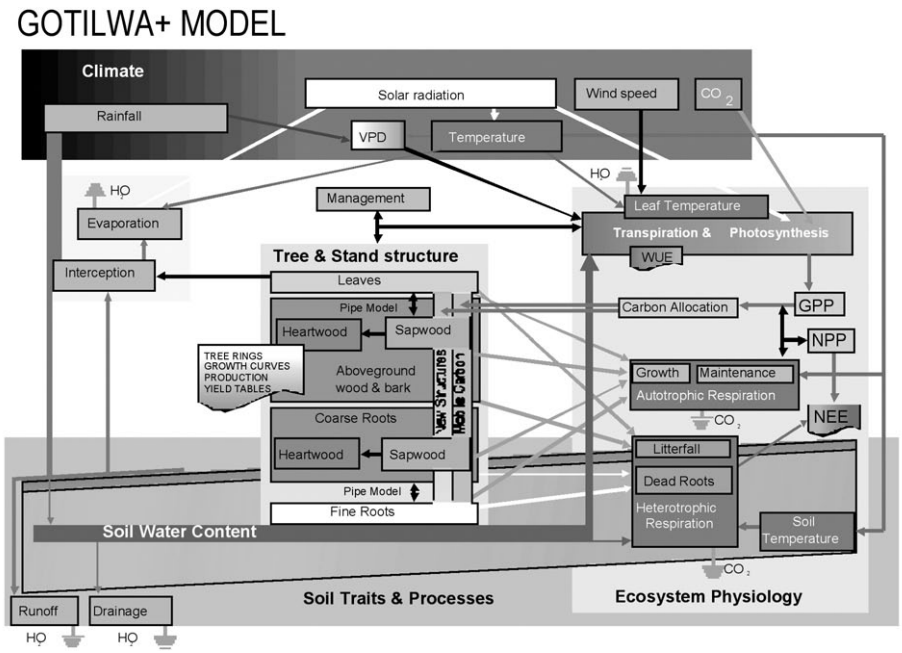


Figura 1. *Diagrama conceptual del modelo GOTILWA+ (Growth Of Trees Is Limited by WAter). Se muestran los procesos principales y sus interrelaciones*

cesos de crecimiento de los árboles, a partir de los flujos y balances de agua y carbono del sistema, y explora su dependencia del clima, la estructura de la cubierta y del rodal, los distintos regímenes de gestión, las características del suelo y el cambio climático. Es aplicable a distintos tipos de ecosistemas forestales (desde ambientes mediterráneos hasta formaciones boreales del norte de Europa) y a diferentes especies (perennifolias o caducifolias, coníferas o planifolias). En GOTILWA+ los procesos simulados se dan a nivel de individuo. La distribución en clases diamétricas y la densidad (pies ha^{-1}) son utilizadas en la definición de la estructura poblacional. Los bosques son mono-específicos y no se contempla la interacción de distintas especies vegetales creciendo simultáneamente. Los árboles que pertenecen a una misma clase diamétrica se suponen idénticos y su distribución espacial es aleatoria.

En una simulación estándar, los datos climáticos son analizados con una ventana temporal horaria. A partir de la interacción entre las condiciones climáticas, las propiedades del suelo (capacidad de retención de agua, entre otras) y la estructura de la cubierta arbórea (área foliar, proporción de albura-duramen, relación biomasa aérea-subterránea), el modelo simula y acopla los procesos ecofisiológicos principales implicados en el crecimiento (Figura 1). La evapotranspiración es función de la disponibilidad de agua y la temperatura. A medida que el suelo se seca hay una reducción del agua absorbida por las plantas: la conductancia estomática disminuye y se produce un decrecimiento en las tasas de fotosíntesis y transpiración. El crecimiento y la producción pueden verse limitados por la disponibilidad de agua en el suelo. La transpiración se acopla a las condiciones ambientales siguiendo el modelo propuesto por JARVIS & MACNAUGHTON (1986) que utiliza la aproximación de PENMAN-MONTEITH (MONTEITH, 1965). El conjunto de carbono fijado en la fotosíntesis (Producción Primaria Bruta, PPB) permite un incremento, en primer lugar, de las reservas de carbono móvil de la planta. Una fracción de este carbono compensa la respiración de mantenimiento, mientras que el resto, si lo hay, constituye la fracción de la producción asignada al crecimiento. A la formación de nueva biomasa se asocia un coste metabólico: la respiración de crecimiento. La asignación de la producción neta en GOTILWA+ se encuentra regulada por la teoría del pipe model (SHINOZAKI et *al.,* 1964), que establece una relación entre el área foliar y el área de sección conductora de albura. El balance entre la producción primaria asignada al crecimiento, la respiración de mantenimiento y la respiración de crecimiento da lugar a la producción primaria neta (PPN) que determina, a su vez, los procesos de formación y abscisión de las hojas, la formación de anillos de crecimiento, el paso de albura a duramen y, en consecuencia, los cambios funcionales y estructurales dentro de cada clase diamétrica. Estos cambios modifican, en paralelo, los flujos hidrológicos que afectan a todos los procesos antes descritos en un proceso recurrente.

DESCRIPCIÓN DE ALGUNOS DE LOS PROCESOS MÁS RELEVANTES

De entre los procesos ecofisiológicos incorporados por el modelo, este trabajo describe con más detalles los de mayor relevancia en la fijación de carbono atmosférico a nivel foliar (balance energético foliar y procesos relacionados) y en la respiración heterotrófica del ecosistema.

Balance energético foliar y procesos relacionados con la fijación de carbono

La fotosíntesis solo utiliza una fracción muy pequeña de toda la energía solar que llega a la cubierta. La radiación solar incidente en las hojas determina su temperatura. La temperatura foliar, a su vez, controla los procesos fisiológicos que se dan en las hojas. El modulo ecofisiológico de GOTILWA+ utiliza la aproximación de GATES (1962, 1980) que define un balance energético a nivel foliar: para una determinada temperatura foliar, las entradas de energía tienen que ser iguales a les pérdidas. El balance de energía de la hoja se acopla al proceso de fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática a través de la temperatura foliar (Figura 2).

Para incorporarse a la hoja, el CO_2 tiene que difundirse a través de la capa límite y a través de los estomas. La restricción de los estomas a la difusión al vapor de agua y al CO_2, la resistencia estomática, desarrolla un papel básico en el control de las tasas de transpiración y fotosíntesis. GOTILWA+ usa la versión de LEUNING (1995)

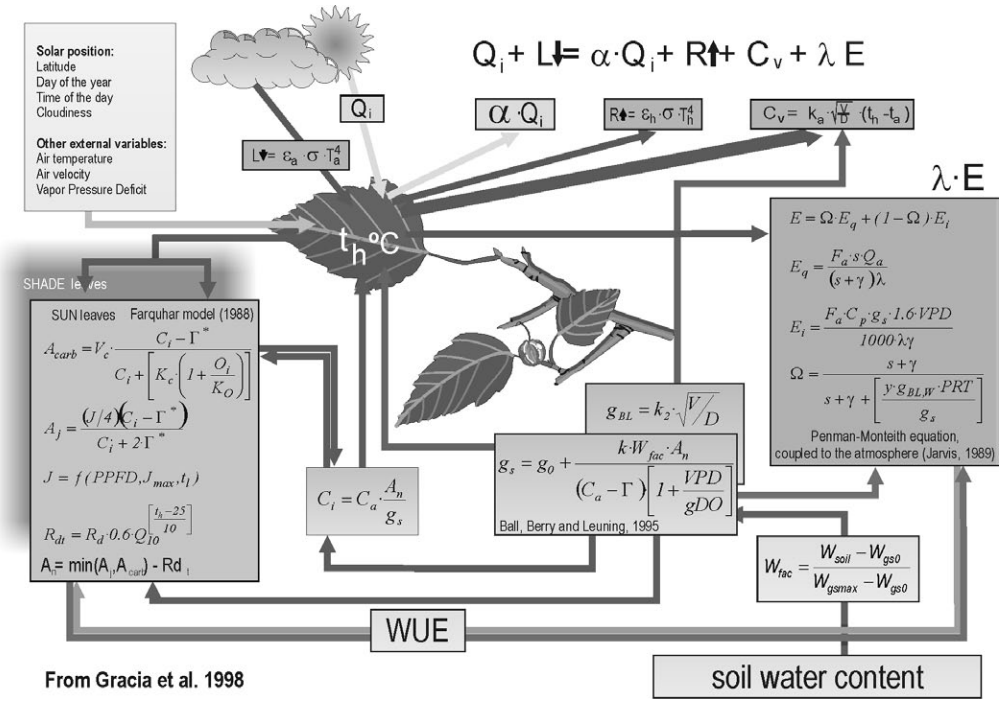


Figura 2. *El balance energético de las hojas se calcula en GOTILWA+ según la aproximación de Gates (1962, 1980). Se observa su relación con los procesos de transpiración, fotosíntesis y conductancia estomática*

del modelo semi-empírico propuesto por BALL et *al.*, (1987).

La fijación de carbono está controlada por la temperatura y la radiación y limitada por la disponibilidad de agua y nutrientes. En el modulo ecofisiológico de GOTILWA+, las tasas de asimilación fotosintética son estimadas a partir del modelo bioquímico de fotosíntesis, para plantas C3, de FARQUHAR Y VON CAEMMERER (1982). En este modelo se calculan dos tasas distintas de asimilación de CO_2: la tasa de asimilación Ac, limitada por la actividad de RUBISCO (a partir de la eficiencia en la carboxilación), y la tasa de asimilación Aj limitada por el transporte fotosintético de electrones. El modelo aplica la tasa més limitante. La cantidad total de carbono fijado por la vegetación durante el proceso de fotosíntesis es la producción primaria bruta (PPB, g C m^{-2}hoja dia^{-1}) y se calcula como la suma de la tasa de asimilación neta de carbono por unidad de área y la respiración oscura. La respiración oscura es el proceso que continua en la mitocondria durante las horas de luz y representa una pérdida importante de carbono para las plantas. Es una tasa altamente dependiente de la temperatura.

Descomposición de la materia orgánica en el suelo

En GOTILWA+, el suelo se divide en dos horizontes, el orgánico y el mineral, entre los cuales se establece una tasa de transferencia de materia orgánica. La materia orgánica incorporada al suelo procede de dos fuentes distintas: la hojarasca proveniente de la biomasa aérea (hojas, ramas) que se incorpora al horizonte orgánico y las aportaciones de la biomasa subterránea (raíces finas y gruesas) que se incorporan al mineral. La transferencia de materia orgánica entre ambos compartimentos es función de una tasa de paso y de la cantidad de materia orgánica descompuesta en el horizonte orgánico. El patrón de descomposición de la materia orgánica sigue el modelo exponencial negativo de OLSON (1963), pero incluyendo la influencia de

la humedad. Cada horizonte tiene una tasa diferente de descomposición que es función de la temperatura de suelo (Q_{10}) y de un factor que es función, para los horizontes orgánicos, de la precipitación acumulada en los últimos treinta días (Ω) y, para los horizontes minerales, de la humedad del suelo (Ψ). La estimación de la temperatura del suelo se calcula a partir de la temperatura del aire usando una media móvil de 11 días. El modelo calcula la cantidad de materia orgánica descompuesta i, a la vez, las cantidades de carbono liberadas a la atmósfera por la respiración heterotrófica como flujo de CO_2 y las cantidades que permanecen en el suelo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Respuesta instantánea y diaria de algunas variables ecofisiológicas

La figura 3a muestra la dependencia de la asimilación neta de carbono atmosférico en relación a la temperatura foliar en las hojas de sol y de sombra en una simulación de *Pinus sylvestris.* Los valores que se apartan de la tendencia general evidencian la interacción de múltiples factores, además de la temperatura, que intervienen en la asimilación neta (falta de radiación u otros factores). En la figura 3b se aprecia como la dependencia de la asimilación de carbono al déficit de presión de vapor del aire (DPV) sigue un patrón parabólico. Cuando la humedad ambiental es muy elevada (valores bajos de DPV) el escaso gradiente de humedad entre la cámara subestomática y el aire que rodea a la hoja, limita la transpiración y reduce la asimilación. En condiciones ambientales secas (valores elevados de DPV) el cierre estomático limita igualmente la asimilación de carbono. Las diferencias estructurales (esclerofilia) entre hojas de sol y sombra explican, en parte, las distintas curvas de respuesta.

Como se aprecia en la figura 4, la conductancia estomática de las hojas de *Pinus sylvestris* depende de la humedad del suelo. La envolvente de los puntos obtenidos, muestra que, a medida que se reduce la humedad del suelo se limita la conductancia estomática máxima. Los valores que quedan por debajo del límite superior de la nube de puntos representan condiciones en las que, a pesar de la humedad del suelo favorable, la conductancia está limitada por otros factores como, por ejemplo, bajas intensidades de radiación incidente sobre la hoja o bajas temperaturas foliares.

La respiración heterotrófica y, en particular, su componente mayoritario que es la descomposición de la materia orgánica producida por la actividad de los microorganismos del suelo, tiene

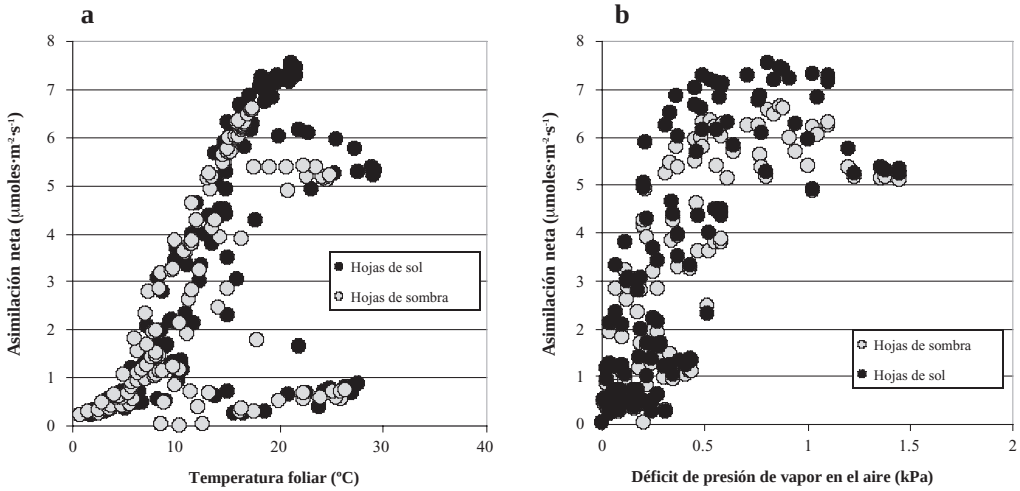


Figura 3. *Dependencia de la temperatura foliar de la asimilación neta de carbono (a) y del déficit de presión de vapor en el aire (b) en hojas de sol y de sombra para una simulación de Pinus sylvestris en Loobos (Países Bajos)*

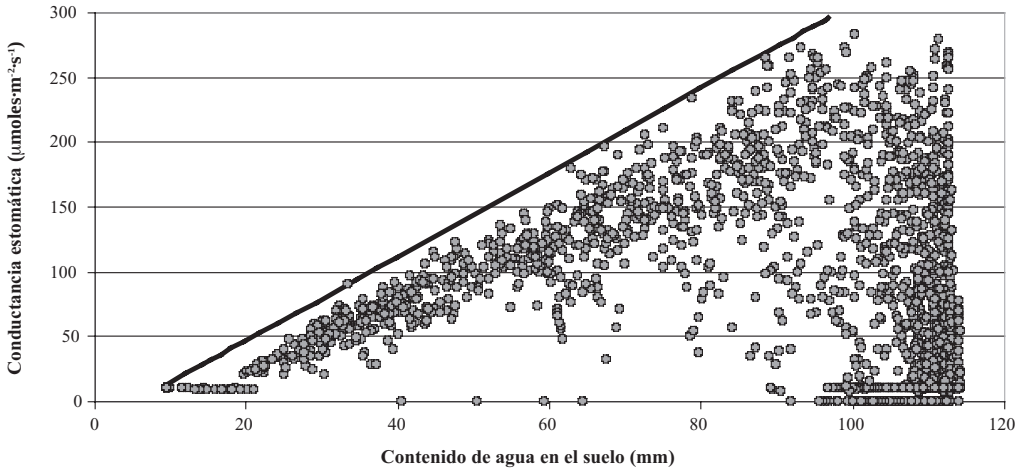


Figura 4. *Dependencia de la conductancia estomática de las hojas de la humedad del suelo para una simulación de Pinus sylvestris en Loobos (Países Bajos)*

una respuesta dependiente, en parte, de la temperatura del suelo (Figura 5). Para los resultados de esta simulación, observamos que por debajo de unos 3 ºC, la respiración es prácticamente nula. Entre 3 y 7º C se produce un incremento lineal de la actividad. Más allá de esta temperatura la tasa máxima de respiración sigue una función de tipo Q_{10} ($R_m=10.6\cdot Q_{10}^{((t-25)/10)}$ $r^2=0.936$, n=1084). Dada una cierta temperatura, la falta de humedad del suelo que se produce principalmente durante algunos días de verano, impide la actividad de los microorganismos. Esta disminución de la actividad se refleja en las tasas de respiración del suelo más bajas que producen el conjunto de puntos que queda por debajo de la nube principal.

Los patrones de respuesta de las variables analizadas se asemejan a los descritos para datos medidos en experimentos de campo en contextos europeos comparables (JARVIS, 1998)

Calibración y validación

En la calibración y validación del modelo se han utilizado datos experimentales independientes y proporcionados por distintos proyectos

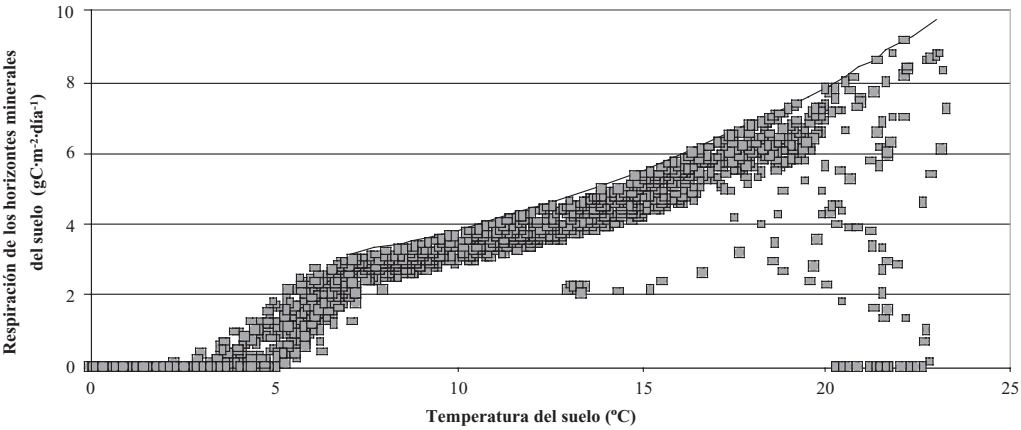


Figura 5. *Dependencia de la respiración heterotrófica de la temperaturas del suelo para una simulación de Pinus sylvestris en Loobos (Países Bajos)*

europeos (EUROFLUX, KRAMER et *al.,* 2002). Para validar el módulo ecofisiológico de GOTILWA+ se han utilizado, entre otros, los resultados del intercambio neto de carbono del ecosistema (NEE) medido en el bosque de *Pinus sylvestris* de Loobos (Países Bajos) utilizando la técnica de la eddy-covarianza entre los años 1995 y 1999. Los datos diarios se comparan con los resultados del modelo que se obtienen al simular el crecimiento del bosque durante el mismo periodo de tiempo (Figura 6).

CONCLUSIONES

Las principales conclusiones de esta aportación se pueden resumir en:

– La respuesta ecofisiológica de GOTILWA+ reproduce los patrones observados experimentalmente.
– GOTILWA+ genera y agrega respuestas a distintas escalas temporales y niveles de organización.
– GOTILWA+ acopla y escala los procesos ecofisiológicos integrándolos a nivel de ecosistema.
– Los procesos que simulan el crecimiento del bosque se han calibrado y validado con conjuntos de datos experimentales independientes.
– GOTILWA+ es una herramienta muy útil para explorar las respuestas del bosque a cambios ambientales y, en particular, al cambio climático.

Agradecimientos

A Eddy Moors por las facilidades para disponer de los datos medidos en la estación experimental de Loobos (http://www.bgc-jena.mpg.de/public/carboeur/sites/loobos.html/) en el marco del proyecto EUROFLUX.

BIBLIOGRAFÍA

BALL, J.T.; WOODROW, I.E. & BERRY, J.A.; 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *In:* I.J. Binggins (ed.), *Progress in photosynthesis research* IV(5): 221-224. Dordrecht.

FARQUHAR, G.D. & VON CAEMMERER, S.; 1982. Modeling of photosynthetic response to environment. *In:* O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.). *Encyclopaedia of plant physiology 12B. Physiological Plant Ecology II, Water rela-*

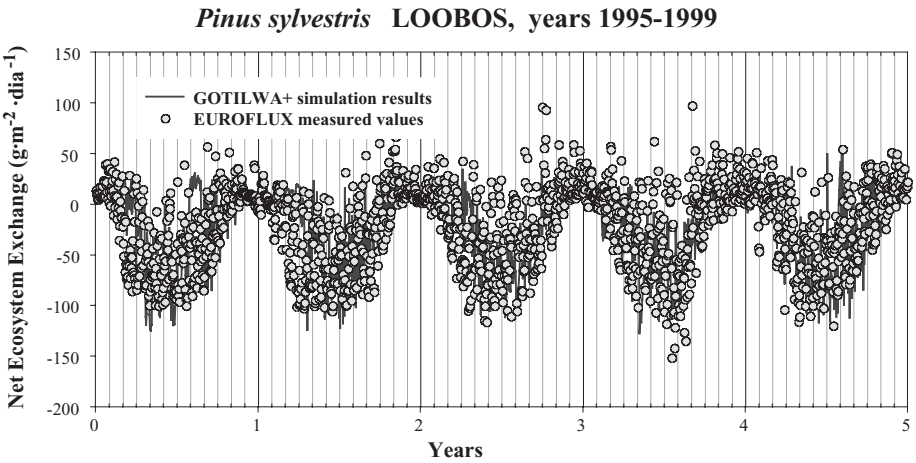


Figura 6. *Validación del modelo GOTILWA+ en el marco del proyecto EUROFLUX. Se comparan los resultados de una simulación (línea continua) con datos experimentales (puntos) de balance neto de carbono del ecosistema (NEE) medidos en el bosque de Pinus sylvestris Loobos (Países Bajos) para el periodo 1995-1999*

tions and carbon assimilation: 549-587. Springer. Berlin.

GATES, D.M.; 1962. *Energy Exchange in the Biosphere.* Harper and Row. New York.

GATES, D.M.; 1980. *Biophysical Ecology.* Springer Verlag. Nova York.

GRACIA, C.A.; TELLO, E.; SABATÉ, S. & BELLOT, J.; 1999. GOTILWA: An Integrated Model of Water Dynamics and Forest Growth. Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests. *In*: F. Rodà, J. Retana, J. Bellot & C.A. Gracia (eds.), *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*: 163-178. Springer. Berlin.

HAUHS, M.; 1990. *Ecosystem modelling: science or technology?* J. Hydrol 116: 25-33.

JARVIS, P.G. & MCNAUGHTON, K.G.; 1986. Stomatal Control of Transpiration: Scaling Up from Leaf to Region *Adv. Ecol. Res* 15: 1-49.

JARVIS, P.G. (ed.), 1998. *European Forests and Global Change.* Cambridge University Press.

KRAMER, K.; LEINONEN, I.; BARTELINK, H.H.; BERBIGIER, P.; BORGHETTI, M.; BERNHOFER, CH.; CIENCIALA, E.; DOLMAN, A.J.; FROER, O.; GRACIA, C.A.; GRANIER, A.; GRÜNWALD, T.; HARI, P.; JANS, W.; KELLOMÄKI, S.; LOUSTAU, D.; MAGNANI, F.; MATTEUCCI, G.; MOHREN, G.M.J.; MOORS, E.; NISSINEN, A.; PELTOLA, H.; SABATÉ, S.; SÁNCHEZ, A.; SONTAG, M.; VALENTINI, R. & VESALA, T.; 2002. Evaluation of 6 process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO2 and H2O fluxes at six forest sites in Europe. *Global Change Biology* 8: 1-18.

LEUNING, R.; 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant Cell and Environment* 18: 339-335.

MOHREN, G.M.J. & BURKHART, H.E.; 1994. Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *For. Ecol. Manage.* 69: 1-5.

MONTEITH, J.L.; 1965. Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 19: 205-234.

OLSON, J.S.; 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecol.* 44: 322-331.

SHINOZAKI, K.; YODA, K.; HOZUMI, K. & KIRA, T.; 1964. A quantitavie analysis of plant form- pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.* 14: 97-105.