



2022  
Lleida

27·1  
junio · juny  
julio · juliol

Cataluña  
Catalunya

## 8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
**Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022**  
**ISBN 978-84-941695-6-4**  
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



## Factores impulsores del cambio a largo plazo de la biomasa en las reservas forestales Suizas

IDOATE LACASIA, J.<sup>1,2</sup>, STILLHARD, J.<sup>1</sup>, PORTIER, J.<sup>1</sup>, BRANG, P.<sup>1</sup>, ZIMMERMAN, S.<sup>1</sup>, BUGMANN, H.<sup>2</sup> y HOBI, M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL.

<sup>2</sup> Swiss Federal Institute of Technology ETH Zurich.

### Resumen

Los bosques tienen la capacidad de mitigar el cambio climático mediante el secuestro de carbono. El objetivo de este estudio es entender cómo la biomasa viva se acumula en los bosques no gestionados, es decir, en donde la gestión no complica la interpretación de las trayectorias de la biomasa. Usamos datos de inventarios forestales de una extensa red de parcelas permanentes establecidas en reservas forestales suizas que cubren un amplio gradiente ambiental. Estudiamos 227 parcelas que ocupan una superficie total de 110.5 ha con nuevas mediciones aproximadamente cada 10 años durante los últimos 60 años. Modelamos los cambios de biomasa a lo largo del tiempo utilizando modelos de efectos mixtos que incluyen un conjunto completo de factores abióticos y bióticos, enfatizando los impactos de los cambios en la temperatura y el balance hídrico. En ausencia de disturbios naturales, los bosques en zonas altitudinales más bajas muestran tasas de acumulación de biomasa más rápidas, y mayor biomasa viva total, que los bosques en cotas más altas. Los bosques con un menor tiempo transcurrido desde el cese de su gestión manifiestan tasas de acumulación de biomasa elevadas, pero a medida que dicho tiempo aumenta, la tasa se reduce. La amplia mayoría de reservas forestales siguen acumulando biomasa, a pesar de haber transcurrido más de 50 años desde el cese de la gestión.

### Palabras clave

Biomasa, inventario forestal, secuestro de carbono, cambio climático, espacios protegidos.

### 1. Introducción

Casi una cuarta parte de todo el carbono de los ecosistemas terrestres se almacena en la biomasa vegetal. Los bosques son uno de los sumideros de carbono más importantes del mundo, ya que contienen el 77% de todo el carbono terrestre sobre el suelo. En particular, en los bosques templados el 37% del carbono orgánico total se almacena en la biomasa vegetal (IPCC, 2000). Los cambios y el almacenamiento de biomasa en los bosques han sido ampliamente estudiados, por ejemplo, en el contexto de la mitigación del cambio climático y del programa REDD+. Los bosques maduros o viejos proporcionan un servicio vital de almacenamiento de carbono (BADALAMENTI ET AL., 2019; DAI ET AL., 2013). Para entender cómo se almacena el carbono en los bosques y que efectos está teniendo y va a tener el cambio climático, es crucial desentrañar los diversos factores bióticos y abióticos que influyen dichas dinámicas.

Las reservas forestales ofrecen una excelente oportunidad para estudiar la dinámica de la biomasa en los bosques ya que no está afectada por la gestión (EUROPARC-ESPAÑA, 2017; SABATINI ET AL., 2018). Para comprender adecuadamente las tendencias de acumulación de biomasa a largo plazo y el papel de la heterogeneidad estructural de los bosques se necesitan datos que cubran un largo período de tiempo (SEEDRE ET AL., 2020). Dichos datos son escasos ya que los inventarios forestales sistemáticos en reservas forestales son relativamente nuevos y están restringidos espacial y climáticamente.

La disminución de la biomasa en los bosques puede producirse de forma constante o abrupta, según la causa de la mortalidad. Por un lado, la biomasa eliminada por la mortalidad de fondo puede llegar a ser mayor que la biomasa producida por el crecimiento de los árboles (por ejemplo, debido a la competencia o al envejecimiento del rodal). Por otro lado, las perturbaciones naturales abióticas abruptas y estocásticas (p. ej., incendios forestales, derribos por vientos fuerte) o los periodos de estrés agudo (p. ej., la sequía) que suelen ir seguidos de infestaciones por agentes bióticos (p. ej., escarabajos de la corteza, hongos), pueden afectar a la biomasa forestal a corto y medio plazo. El impacto de las perturbaciones depende de la intensidad, el tipo de agente perturbador y los rasgos de las especies arbóreas afectadas (SOMMERFELD ET AL., 2018). Constituye un reto evaluar la causa de la mortalidad en los inventarios forestales con un largo periodo de tiempo entre ellos (HÜLSMANN ET AL., 2018).

De acuerdo a la teoría de BORMANN & LIKENS (1979), un bosque de edad uniforme resultante de una perturbación aguda alcanzará al cabo del tiempo un estadio de madurez y, por tanto, de máxima biomasa, seguido de una fase de transición de reducción de la biomasa, debido a la mortalidad de la cohorte inicial. A partir de entonces, los árboles del sotobosque suplirán el espacio disponible y el bosque entra en una fase de "estado estable". Esta fase se caracteriza por un mosaico cambiante y constante de parches con diferentes edades. Sin embargo, existe un debate en curso sobre la validez de esta hipótesis (GLATTHORN ET AL., 2017). Estudios recientes resaltan la alta capacidad de captura de carbono en bosques sin manejar y a su vez, la dificultad existente en explicar el proceso de adquisición de biomasa en base a la edad o estadio del bosque (MEYER ET AL., 2021).

## 2. Objetivos

El objetivo principal de este proyecto consiste en entender como se ha acumulado la biomasa en las reservas forestales suizas desde el cese de su explotación. Se investiga la cantidad de biomasa que han ido acumulando o perdiendo, así como la ratio a la que ha ido sucediendo.

Así mismo, el proyecto también persigue explicar que factores dominan las tendencias observadas, para tratar de dilucidar como se comportarán las dinámicas naturales de la biomasa en estas reservas ante el actual y futuro cambio del clima.

## 3. Metodología

Las parcelas permanentes establecidas en rodales forestales son ampliamente usadas para estudiar diferentes procesos ecológicos (PHILLIPS ET AL., 2004). La Red de Reservas Forestales Suizas fue establecida en la década de 1940 y desde 1955 se empezaron a establecer parcelas permanentes, las cuales se miden regularmente, aproximadamente cada 10 años. La superficie que ocupan varía desde 0.1 ha hasta 3.47 ha, con una media de 0.5 ha (MATHYS ET AL., 2021). Hay reservas en las que el primer inventario forestal fue llevado a cabo el mismo año en el que fueron protegidas y la explotación terminó. Por otra parte, hay reservas que no han sido explotadas desde hace siglos, como Derborence, la cual, a pesar de ser protegida en el 1957, lleva sin ser intervenida desde 1714 ya que un corrimiento de tierra impidió el acceso a dicho bosque.

Para este estudio hemos descartado las parcelas que han sufrido un disturbio natural catastrófico o de gran severidad a lo largo del periodo en el que han sido monitoreadas. Analizamos las parcelas individualmente y excluimos las que perdieron más de un 3% de biomasa viva anual entre inventarios. Un ejemplo es el caso de la parcela 3 en la reserva Pfywald, la cual experimentó un incendio forestal de gran intensidad debido al cual perdió un 90% de su biomasa entre el inventario llevado a cabo en 1964, y el llevado a cabo en 1983. Finalmente contamos con 227 parcelas permanentes para el análisis, medidas entre 1955 y 2019 con un total de 718 observaciones y cubriendo 110.5 ha.

El cálculo del crecimiento en términos de diámetro o biomasa, como en este estudio, requiere de consideraciones previas debido a la naturaleza de los datos. Dado que los inventarios forestales no se llevan a cabo anualmente, no es posible detectar el año exacto de la muerte de los individuos. Siguiendo el ejemplo de otros autores, hemos asumido un crecimiento nulo en los árboles que murieron durante el periodo del inventario (HALPIN & LORIMER, 2016). Los árboles con un diámetro a la altura del pecho (dap) inferior a 8 cm fueron excluidos del análisis ya que dicho valor ha sido el más restrictivo que se ha usado desde que comenzó el monitoreo de las parcelas.

La biomasa viva se calculó utilizando las ecuaciones alométricas desarrolladas por FORRESTER ET AL. (2017). Se trata de ecuaciones específicas para cada especie, que tienen en cuenta el grado de competencia en el rodal (en términos de área basal total), la ubicación (latitud en grados) y el clima (temperatura y precipitación medias). Los cálculos se realizaron con el paquete de R “bmet” (TROTSIUK ET AL., 2021). Se calculó la biomasa viva aérea y la biomasa de las raíces, y la suma de ambas se consideró la biomasa viva. La biomasa individual de cada árbol se calculó en kg y al escalar para toda la parcela, se transformó en Mg ha<sup>-1</sup>. La evolución de la biomasa se ha relativizado dividiendo la biomasa medida en un inventario entre la inicial del inventario anterior y promediado según la duración de los respectivos intervalos de inventario con el fin de poder comparar los resultados entre las parcelas. Dicha fracción representa el cambio relativo de biomasa viva anual (%).

Los datos climáticos se obtuvieron de las estaciones climáticas de la Oficina Federal de Meteorología y Climatología MeteoSwiss con una resolución de 100m y se interpolaron espacialmente utilizando el modelo Daymet (THORNTON ET AL., 1997). A partir de las temperaturas medias, máximas y mínimas mensuales y de las precipitaciones totales, se calcularon las temperaturas y precipitaciones medias anuales y durante la época de crecimiento, así como los máximos y mínimos registrados. A continuación, calculamos la evapotranspiración potencial (PET) mediante la ecuación de Hargreaves usando el paquete de R “SPEI” (BEGUERÍA & VICENTE-SERRANO, 2017). Finalmente calculamos el balance hídrico climático (WBal) como Precipitación menos PET.

La elevación, pendiente, aspecto y área fueron obtenidos a partir del modelo digital de altura DHM25 con cuadrícula de 200m de la Agencia Federal Topográfica Suiza SwissTopo. Se basa en el mapa nacional suizo 1:25.000 y representa la superficie tridimensional del país en ausencia de infraestructuras o vegetación. La orientación de las parcelas fue transformada mediante la función coseno a una variable continua que oscila entre 0 y 2, siendo el aspecto noreste el valor 2 y el suroeste el valor 0 (BEERS ET AL., 1966). Para tener en cuenta el efecto de la fertilidad del suelo, se crearon 3 categorías en base a los valores medios de pH y contenido de agua disponible, para cada parcela.

El efecto de la estructura forestal fue tenido en cuenta mediante la densidad de individuos, la riqueza de especies, el porcentaje de coníferas y el coeficiente Gini, el cual representa la heterogeneidad en la distribución del dap (LEXERØD & EID, 2006). El tiempo desde el cese de la gestión fue determinado usando los registros históricos disponibles.

La influencia de los factores abióticos y bióticos recientemente mencionados sobre el desarrollo de la biomasa fue analizada usando modelos generalizados. En primer lugar, se analizó la multicolinealidad de las variables explicativas usando el paquete de R “corrplot” (WEI & SIMKO, 2021) y se seleccionaron las que tuvieran un coeficiente inferior a 0.7 y se estimaran de mayor relevancia ambiental. A continuación, se crearon modelos aditivos generalizados mixtos para entender la forma de la relación de cada variable individual sobre la biomasa usando el paquete de R “mgcv” (WOOD, 2011). El efecto de dichas variables sobre la biomasa viva (Mg ha<sup>-1</sup>) ha sido analizado mediante modelos lineales generalizados mixtos usando el paquete de R “lme4” (BATES ET AL., 2015). Cada reserva junto con las parcelas en ella fueron consideradas como factores bloqueopuestos anidados y por tanto se les asoció un patrón de efectos aleatorios.

Tabla 1. Características de las reservas forestales estudiadas. Los datos climáticos representan valores promedio calculados para el período 1930-2020.

Reserva forestal	N° Parcelas	N° Observaciones	Latitud (°)	Longitud (°)	Área (ha)	Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Elevación (m s.n.m.)	Año de fundación	Primer inventario
Adenberg	5	24	47.6150	8.5604	2.26	1026	8.8	511	1970	1970
Aletschwald	2	2	46.3886	8.0251	1.00	1382	1.6	2003	1933	2013
Bannhalde	2	2	47.5249	8.5209	3.08	995	9.3	424	1972	2000
Bödmerenwald	3	12	46.9845	8.8468	3.62	2166	3.8	1521	1972	1973
Bois de chênes	11	51	46.4363	6.2353	6.97	1050	9.7	525	1969	1970
Bonfol	3	15	47.4694	7.1610	1.34	997	9.3	441	1961	1961
Combe Biosse	21	32	47.1063	7.0120	10.28	1388	5.6	1173	1987	1986
Derborence	5	16	46.2764	7.2178	1.75	1443	4.3	1537	1957	1955
Follatères	11	40	46.1284	7.0794	2.77	969	9.0	764	1969	1974
Fürstenhalde	2	8	47.5598	8.4535	1.09	1052	9.0	464	1970	1971
Girstel	15	44	47.3145	8.5011	3.23	1270	7.9	704	1957	1964
Hüntwangenhalde	2	8	47.5821	8.4972	1.32	918	9.5	367	1970	1971
Josenwald	12	37	47.1319	9.2606	3.96	1534	8.3	677	1976	1980
Krummenlinden	4	18	47.5601	8.3354	1.22	1161	8.6	551	1955	1956
La Niva	2	2	46.6124	9.6231	1.06	1233	1.4	2011	2006	2015
Langgraben	5	17	47.5469	8.5265	1.20	989	9.3	421	1972	1973
Leihubelwald	12	35	46.8691	8.1437	4.38	1738	5.9	1147	1972	1973
Mettlenrain	1	1	47.2531	7.8006	0.69	1128	9.0	501	2007	2016
Murgtal	4	4	47.0718	9.2131	1.29	2245	1.9	1870	2006	2016
Nationalpark	23	58	46.6578	10.1818	14.78	942	1.8	1929	1914	1977
Rinsberg	1	5	47.5543	8.5392	0.68	1060	8.9	490	1972	1973
Scatlè	2	10	46.7905	9.0468	6.36	1608	3.0	1694	1964	1965

Seeliwald	5	20	46.9070	8.1491	3.93	1975	4.2	1448	1972	1973
Seldenhalde	9	29	47.7696	8.4837	3.07	909	8.7	473	1972	1977
St. Jean	6	27	47.1323	7.0421	2.17	1496	4.7	1347	1957	1961
Steibruchhau	6	15	47.6570	8.4915	1.96	1062	8.4	580	1985	1985
Strassberg	4	15	47.5315	8.4951	2.14	1068	9.0	476	1975	1976
Tamangur	3	3	46.6765	10.3598	1.85	985	0.3	2185	2007	2015
Tariche Bois Banal	9	31	47.3374	7.1507	3.47	1096	8.8	558	1972	1974
Tariche Haute Côte	7	25	47.3358	7.1628	4.22	1231	7.8	738	1972	1973
Thurspitz	3	8	47.5931	8.5905	3.02	871	9.6	347	1977	1992
Tutschgenhalden	5	13	47.4545	8.7674	1.82	1220	8.5	591	1970	1984
Umikerschachen	4	20	47.4755	8.1916	1.75	1001	9.7	336	1962	1977

0

1

#### 4. Resultados

Tras el cese de la explotación y en ausencia de disturbios naturales de gran intensidad, la mayoría de reservas forestales ha aumentado paulatinamente la cantidad de biomasa viva acumulada (Figura 1). Destaca la reserva forestal de Bonfol, ya que los datos del primer inventario llevado a cabo en el año 1962 revelan una biomasa viva total de 759.4 Mg ha<sup>-1</sup> y en el último inventario realizado en 2001 el valor se situaba en 985.6 Mg ha<sup>-1</sup>, tras alcanzar un máximo de 995.1 Mg ha<sup>-1</sup> en el año 1998. En el extremo contrario se sitúa la reserva de Weidel con un máximo de 221.4 Mg ha<sup>-1</sup> en el año 2014, acumulados tras 45 años sin gestión.

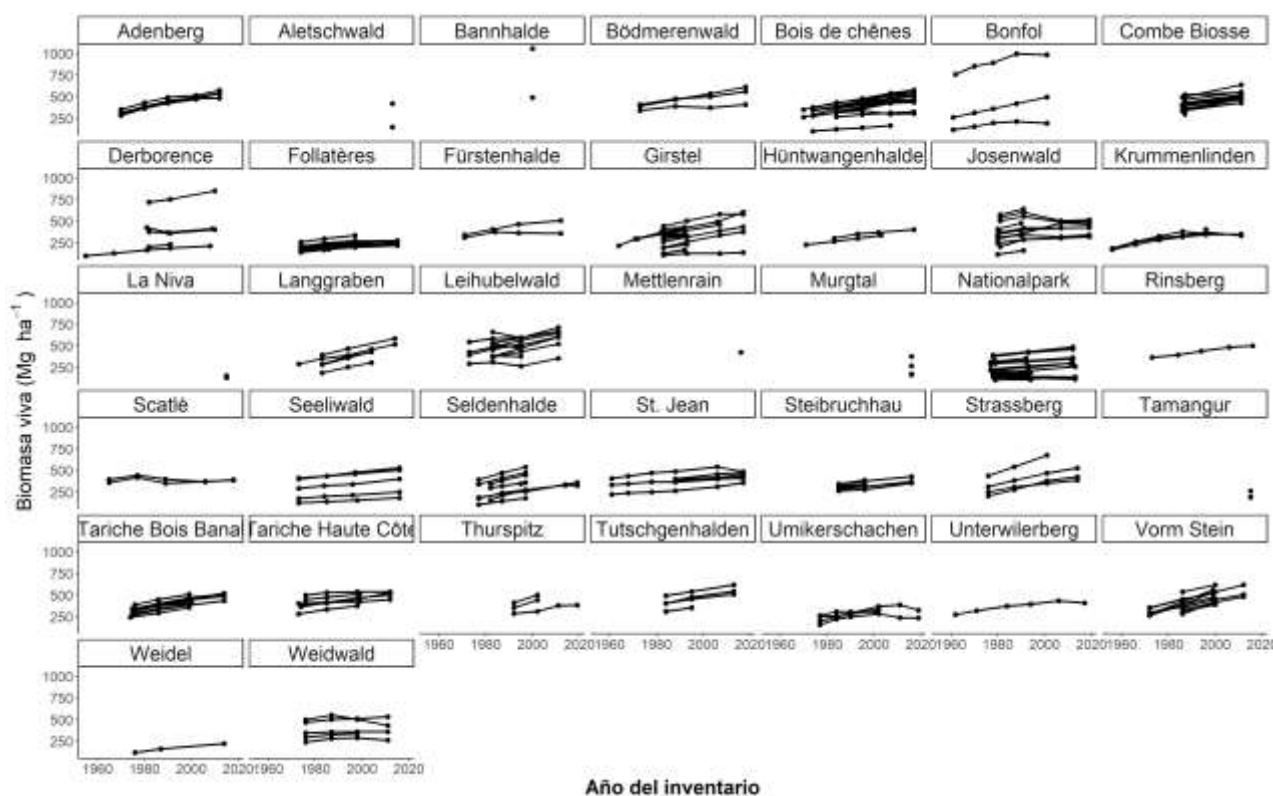


Figura 1. Evolución de la biomasa en las reservas forestales Suizas. Las líneas representan parcelas individuales y cada punto muestra cuando se realizó el inventario forestal.

En general, los rodales situados en altitudes inferiores presentan valores totales de biomasa viva superiores a los situados en capas más altas, habiendo pasado el mismo tiempo desde que el manejo forestal terminó. Sin embargo, dichas reservas no suelen superar los 100 años sin explotar por lo que es posible que la pendiente de la curva que representa la altitud de 600 m s.n.m. (Figura 2) no sea tan pronunciada. Las reservas con más años sin ser manejadas son Derborence y Scatiè, llevando 307 y 201 años respectivamente, ambas localizadas a más de 1500 m s.n.m.

Se creó un modelo excluyendo las parcelas con un tiempo desde el cese del manejo superior a 150 años para ver si esos pocos valores eran los que estaban dominando la respuesta observada, pero los resultados del modelo apenas variaron. La fórmula del modelo representado en la Figura 2 es la siguiente:

$$B = 272.1 + 4.6 \log_{10} M - 0.002(\log_{10} M * A) - 0.05A$$

Donde B es igual a la biomasa viva (Mg ha<sup>-1</sup>), A representa la altitud (m s.n.m.) y M el tiempo desde el cese del manejo (años).

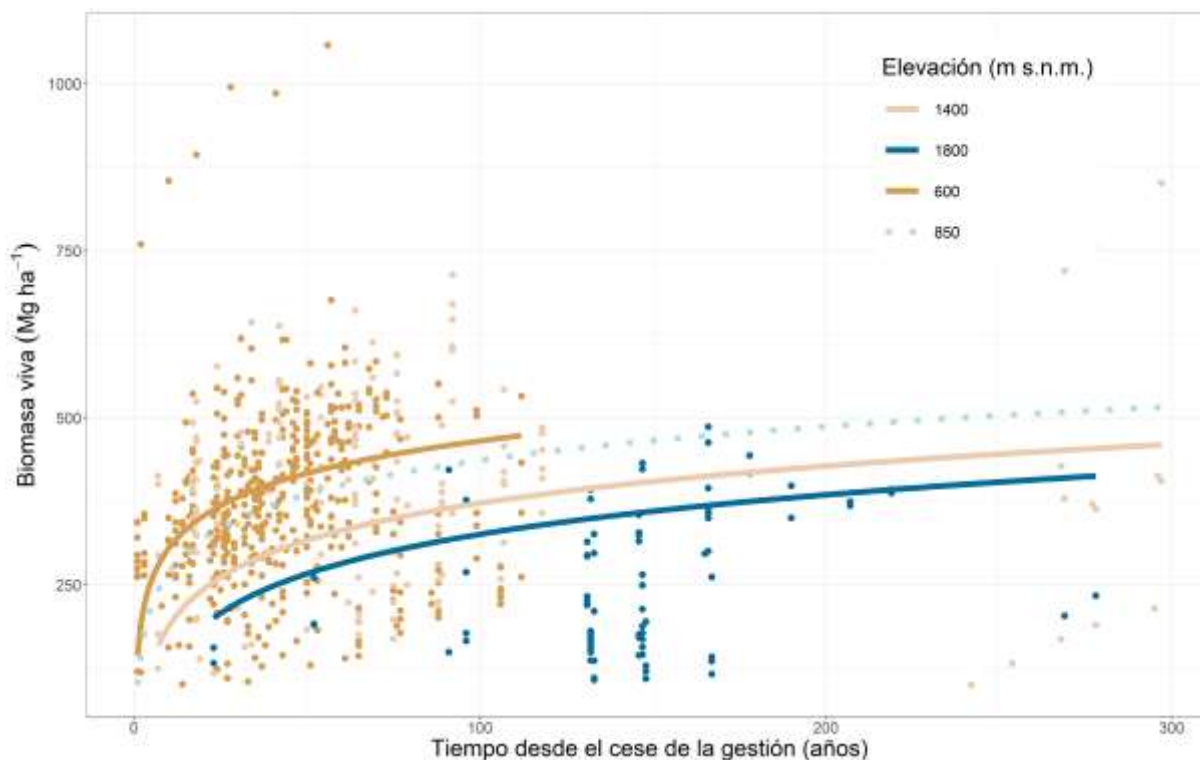


Figura 2. Biomasa viva modelada en base al tiempo desde el cese de la gestión y la elevación. Los puntos representan los datos modelados y el color a que elevación media corresponden. La línea de puntos representa la elevación media del conjunto de las parcelas.  $R^2$  marginal = 0.18,  $R^2$  condicional = 0.93

El modelo lineal general mixto que trata de aclarar el efecto de las variables seleccionadas sobre los cambios anuales relativos de biomasa viva (%), junto con sus interacciones está en desarrollo y será presentado en la conferencia. Sin embargo, podemos dilucidar el sentido de dichos efectos en base a los modelos aditivos generalizados mixtos generados (Figura 3).

Los grados de libertad estimados de los suavizadores superiores a 1 indican efectos no-lineales de la variable explicativa, tal y como se puede observar por la forma de la curva. Los valores superiores a 1 en el axis Y representan un efecto positivo. (Figura 3). La riqueza de especies (b) y el balance hídrico (d) son las únicas variables que tienen una relación lineal sobre el cambio relativo de biomasa viva anual. Según dichos gráficos, la riqueza de especies en el rodal aumenta la tasa de acumulación de biomasa. Sin embargo, cuanto más positivo es el balance hídrico, menor es el cambio e incluso es pérdida para valores muy altos. El efecto del índice de Gini (a) es negativo en valores a partir de 0.7, lo cual representa un rodal con una distribución del dap muy heterogénea o irregular. El efecto de la temperatura media anual durante la época de crecimiento (c) es positivo hasta un punto de inflexión en torno a los 11 °C. A partir de ese límite, una temperatura más calida ocasiona una reducción en la tasa de acumulación de biomasa, e incluso pérdida. La orientación de la parcela (e) no muestra efecto alguno sobre el cambio relativo de biomasa viva anual. Por otro lado, el tiempo desde el cese de la gestión muestra un efecto complejo. Cuanto menos tiempo ha transcurrido desde el cese, más positivo es el cambio en la biomasa. Pero dicho efecto positivo se reduce hasta que en valores superiores a 60 años el efecto se vuelve negativo. Es decir, a mayor tiempo desde el cese de la gestión, menor será la tasa de cambio e incluso dicho cambio será negativo.



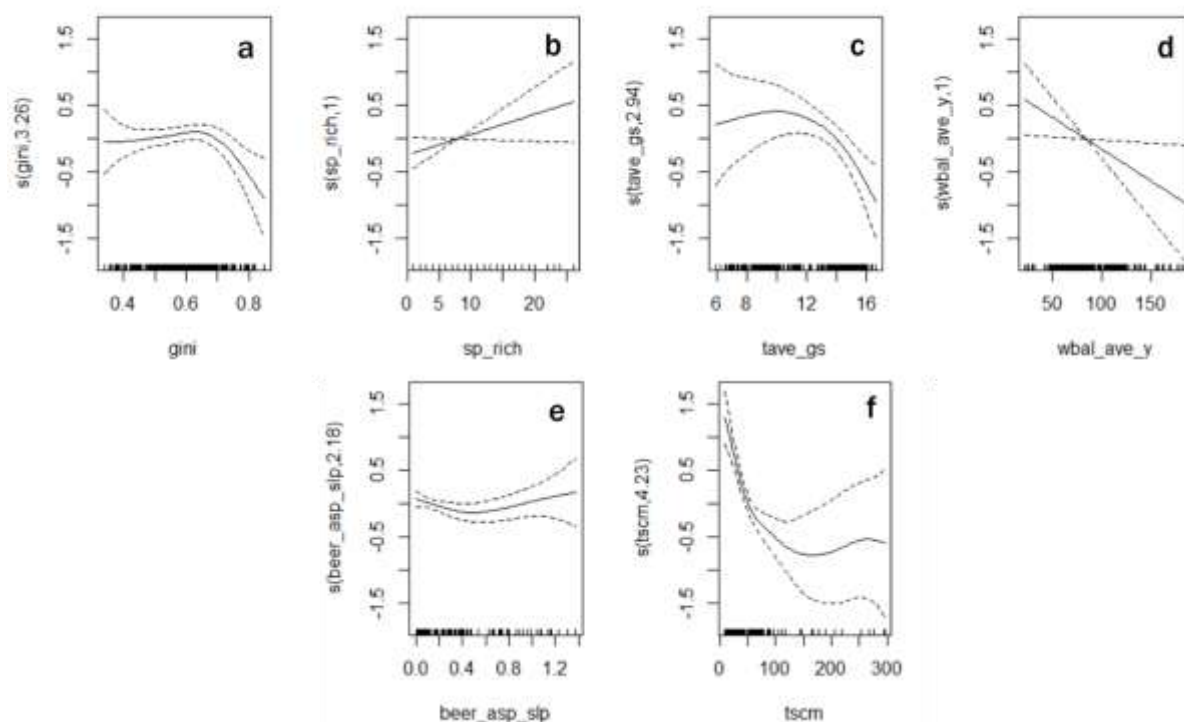


Figura 3. Efecto del índice de Gini (a), riqueza de especies (b), temperatura anual media durante la época de crecimiento (c), balance hídrico anual (d), aspecto transformado (e) y tiempo desde el cese de la gestión (f) sobre cambio relativo de biomasa viva anual.

## 5. Discusión

La mayoría de parcelas permanentes se encuentran en reservas en las que la gestión cesó hace menos de 150 años. Desde que el monitoreo empezó y en ausencia de disturbios naturales de alta intensidad, han acumulado biomasa viva paulatinamente y todavía no han llegado al punto de inflexión teorizado (HALPIN & LORIMER, 2016). En la Figura 2 podemos apreciar el efecto del cese de la gestión sobre la biomasa viva total ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) en diferentes elevaciones. Los resultados indican que los rodales situados en elevaciones más bajas acumulan más biomasa que el resto, probablemente al encontrarse en zonas más productivas. Por ejemplo, los rodales del parque nacional se encuentran a más de 1,900 m s.n.m. en zonas de baja productividad. A su vez, representan bosques de pino cembra y pino de montaña, los cuales crecen naturalmente más despacio y no alcanzan niveles de biomasa tan altos como otros tipos de bosques.

Se observa una desaceleración en la ratio de acumulación de biomasa, es decir, niveles inferiores de cambio relativo de biomasa viva anual (%), a medida que aumenta el tiempo desde el cese de la gestión (Figura 3 f). Tal es el caso de la reserva forestal Bonfol anteriormente mencionada. Una explicación a este fenómeno es que el rodal se ha aproximado a la cantidad máxima de biomasa que puede almacenar, la cual está dictada por las condiciones ambientales del lugar. Al haber alcanzado dicho límite, se espera que fluctúe sobre él e incluso que pierda biomasa debido a los procesos ontogénicos ligados al ciclo forestal. Cabe mencionar que dicho límite o “capacidad de carga” no es un valor estático, sino que también cambiará de acuerdo a las condiciones del medio.

El efecto positivo de la riqueza de especies sobre la acumulación de biomasa puede ser debido a una mayor eficiencia en el uso de recursos limitados, ya que diferentes especies tienen diferentes requerimientos lo que favorece una explotación más eficiente del medio. En cambio, el efecto negativo del balance hídrico sorprende ya que esperábamos encontrar la relación opuesta, es decir, tasas positivas y altas en períodos con un balance hídrico positivo y tasas más bajas e incluso negativas en la situación contraria.

El índice de Gini toma valores del 0 al 1, representando una situación en la que el diámetro de todos los árboles medidos es el mismo (valor 0) a otro extremo en el cual la dispersión es máxima presentando una distribución binomial (valor 1) (VALBUENA ET AL., 2013). La figura 3a indica un efecto negativo en el cambio relativo de biomasa viva anual cuanto más desigual es la distribución de diámetros en el bosque. Dicha situación se da en rodales maduros que contienen varias cohortes y están próximos a alcanzar el pico teorizado de la biomasa que pueden acumular, y por tanto la tasa de cambio o almacenamiento es muy reducida e incluso negativa (pérdida).

El efecto inesperado e incongruente del balance hídrico muestra la dificultad para capturar los factores más importantes que determinan los cambios en la ratio de acumulación o pérdida de biomasa. Debido a la ausencia de datos no se ha podido incluir la necromasa en el análisis. En los nuevos inventarios sí que se está incluyendo en las mediciones y se espera que sea un factor clave para entender el desarrollo de la biomasa en bosques sin explotar.

## 6. Conclusiones

Tras el cese de su explotación y en ausencia de disturbios naturales de alta intensidad, las reservas forestales han continuado almacenando biomasa paulatinamente. En la mayoría de los casos, debido a un tiempo desde el cese de la gestión relativamente corto en relación al ciclo forestal, las reservas no han llegado a la capacidad máxima de biomasa viva que pueden almacenar.

En el contexto actual de cambio climático, establecer reservas en las que no se permita la explotación del bosque se presenta como una alternativa rápida para capturar carbono. Sin embargo, su capacidad de almacenamiento tiene un límite. Es fundamental encontrar un buen equilibrio entre el almacenamiento de carbono mediante el fomento de los productos madereros, por un lado, y el fomento de la transición de los bosques a estadios maduros.

Se observa un patrón según rangos de elevación, tanto en la cantidad total de biomasa viva que se ha acumulado como en el efecto que determinados factores tienen sobre la tasa de cambio. Dicha tendencia va a ser consecuentemente examinada.

Estos resultados tienen que interpretarse con cautela ya que son provisionales. Los resultados finales serán presentados durante la conferencia. Incluir los factores abióticos y bióticos descritos en un único modelo lineal general mixto permitirá dilucidar de una forma más clara los cambios que ha habido en la tasa de acumulación o pérdida de biomasa viva.

## 7. Agradecimientos

Este estudio se está realizando gracias a la inestimable labor de todos los técnicos que a lo largo de más de 60 años han contribuido al monitoreo de las reservas forestales suizas. La investigación se realiza en el marco del proyecto de doctorando de Jokín Idoate Lacasia, financiada por Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Swiss Federal Institute of Technology ETH Zurich y Federal Office for the Environment FOEN.

## 8. Bibliografía

BADALAMENTI, E.; BATTIPAGLIA, G.; GRISTINA, L.; NOVARA, A.; RÜHL, J.; SALA, G.; SAPIENZA, L.; VALENTINI, R.; LA MANTIA, T.; 2019. Carbon stock increases up to old growth forest along a secondary succession in Mediterranean island ecosystems. *PLoS One*, 14(7), e0220194.

BEERS, T. W.; DRESS, P. E.; WENSEL, L. C.; 1966. Notes and Observations: Aspect Transformation in Site Productivity Research. *J. For.*, 64(10), 691–692.

BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E.; 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. In *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer New York.

DAI, L.; JIA, J.; YU, D.; LEWIS, B. J.; ZHOU, L.; ZHOU, W.; ZHAO, W.; JIANG, L.; 2013. Effects of climate change on biomass carbon sequestration in old-growth forest ecosystems on Changbai Mountain in Northeast China. *For. Ecol. Manage.*, 300(6), 106–116.

EUROPARC-ESPAÑA; 2017. *Old-growth forests: characteristics and conservation value* (Issue December).

FORRESTER, D. I.; TACHAUER, I. H. H.; ANNIGHOEFER, P.; BARBEITO, I.; PRETZSCH, H.; RUIZ-PEINADO, R.; STARK, H.; VACCHIANO, G.; ZLATANOV, T.; CHAKRABORTY, T.; SAHA, S.; SILESHI, G. W.; 2017. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *For. Ecol. Manage.*, 396, 160–175.

GLATTHORN, J.; PICHLER, V.; HAUCK, M.; LEUSCHNER, C.; 2017. Effects of forest management on stand leaf area: Comparing beech production and primeval forests in Slovakia. *For. Ecol. Manage.*, 389, 76–85.

HALPIN, C. R.; LORIMER, C. G.; 2016. Long-term trends in biomass and tree demography in northern hardwoods: An integrated field and simulation study. *Ecol. Monogr.*, 86(1), 78–93.

HÜLSMANN, L.; BUGMANN, H.; CAILLERET, M.; BRANG, P.; 2018. How to kill a tree: Empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. *Ecol. Appl.*, 28(2), 522–540.  
IPCC; 2000. *Intergovernmental Panel on Climate Change Special Report: land use, land use change, and forestry*. Robert T. Watson, Ian R. Noble, Bert Bolin, N. H. Ravindranath, David J. Verardo and David J. Dokken (eds).

LEXERØD, N. L.; EID, T.; 2006. An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *For. Ecol. Manage.*, 222(1–3), 17–28.

MATHYS, A. S.; BRANG, P.; STILLHARD, J.; BUGMANN, H.; HÖBI, M. L.; 2021. Long-term tree species population dynamics in Swiss forest reserves influenced by forest structure and climate. *For. Ecol. Manage.*, 481.

MEYER, P.; NAGEL, R.; FELDMANN, E.; 2021. Limited sink but large storage: Biomass dynamics in naturally developing beech (*Fagus sylvatica*) and oak (*Quercus robur*, *Quercus petraea*) forests of north-western Germany. *J. Ecol.*, 109(10), 3602–3616.

PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; ARROYO, L.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, T. J.; LAURANCE, W. F.; LEWIS, S. L.; LLOYD, J.; MALHI, Y.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D. A.; NÚÑEZ VARGAS, P.; SILVA, J. N. M.; TERBORGH, J.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R.; ALEXIADES, M.; ALMEIDA, S.; BROWN, S.; CHAVE, J.; ... VINCETI, B.; 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 359(1443), 381–407.

- BEGUERÍA, S.; VICENTE-SERRANO, S.M.; 2017. SPEI: Calculation of the Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index. R package version 1.7. <https://CRAN.R-project.org/package=SPEI>
- SABATINI, F. M.; BURRASCANO, S.; KEETON, W. S.; LEVERS, C.; LINDNER, M.; PÖTZSCHNER, F.; VERKERK, P. J.; BAUHUS, J.; BUCHWALD, E.; CHASKOVSKY, O.; DEBAIVE, N.; HORVÁTH, F.; GARBARINO, M.; GRIGORIADIS, N.; LOMBARDI, F.; MARQUES DUARTE, I.; MEYER, P.; MIDTENG, R.; MIKAC, S.; ... KUEMMERLE, T.; 2018. Where are Europe's last primary forests? *Divers. Distrib.*, 24(10), 1426–1439.
- SEEDRE, M.; JANDA, P.; TROTSIUK, V.; HEDWALL, P. O.; MORRISSEY, R. C.; MIKOLÁŠ, M.; BAČE, R.; ČADA, V.; SVOBODA, M.; 2020. Biomass carbon accumulation patterns throughout stand development in primary uneven-aged forest driven by mixed-severity natural disturbances. *For. Ecol. Manage.*, 455(October 2019), 117676.
- SOMMERFELD, A.; SENF, C.; BUMA, B.; D'AMATO, A. W.; DESPRÉS, T.; DÍAZ-HORMAZÁBAL, I.; FRAVER, S.; FRELICH, L. E.; GUTIÉRREZ, Á. G.; HART, S. J.; HARVEY, B. J.; HE, H. S.; HLÁSNY, T.; HOLZ, A.; KITZBERGER, T.; KULAKOWSKI, D.; LINDENMAYER, D.; MORI, A. S.; MÜLLER, J.; ... SEIDL, R.; 2018. Patterns and drivers of recent disturbances across the temperate forest biome. *Nat. Commun.*, 9(1).
- THORNTON, P. E.; RUNNING, S. W.; WHITE, M. A.; 1997. Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. *J. Hydrol.*, 190(3–4), 214–251.
- VALBUENA, R.; PACKALEN, P.; MEHTÄTALO, L.; GARCÍA-ABRIL, A.; MALTAMO, M.; 2013. Characterizing forest structural types and shelterwood dynamics from Lorenz-based indicators predicted by airborne laser scanning. *Can. J. For. Res.*, 43(11), 1063–1074.
- TROTSIUK, V.; STILLHARD, J.; FORRESTER, D.; 2021. bmet: European tree biomass estimation. R package version 0.0.1. <https://github.com/jstillh/biomass-package.git>
- WEI, T.; SIMKO, V.; 2021. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). Available from <https://github.com/taiyun/corrplot>
- WOOD, S.N.; 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73(1):3-3