

Adaptación de un modelo de claros para el estudio de la dinámica de un bosque estacional en los llanos occidentales de Venezuela

Adaptation of a gap model to the study of the dynamics of a seasonal forest in the western plains of Venezuela

HIRMA RAMÍREZ ANGULO¹,
MIGUEL ACEVEDO²,
MICHELE ATAROFF³
y ARMANDO TORRES LEZAMA¹

Recibido: 20-05-10 / Aceptado: 05-11-10

- 1 Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal, Grupo de Investigación BIODÉSUS, Mérida, Venezuela, Facultad de Ingeniería, Centro de Simulación y Modelos. E-mail: rhirma@ula.ve
- 2 University of North Texas, Department of Electrical Engineering and Department of Geography, Denton, Texas, EE.UU., Universidad de Los Andes, Facultad de Ingeniería, Centro de Simulación y Modelos
- 3 Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecología, Mérida, Venezuela

Resumen

Con la información básica de mediciones sucesivas en parcelas permanentes en un bosque tropical con inundaciones estacionales, específicamente el bosque de Caparo, estado Barinas, se estimaron los valores para la parametrización del modelo FACET, una extensión del modelo de claros ZELIG. Mucho del esfuerzo en este modelo se había focalizado en el balance de agua en el suelo como una restricción primaria sobre los bosques. Sin embargo, el modelo no consideraba estrés por anegamiento; por ello se desarrolló una nueva respuesta de las especies arbóreas para contabilizar el rango de tolerancia a este estrés. Dado el número elevado de especies (89), se optó por seleccionar las más representativas utilizando un índice de valor de importancia (IV200), que relaciona el área basal relativa y la densidad relativa. Para establecer las especies a incluir se consideraron aquellas con mayores IV200 en orden decreciente hasta alcanzar un acumulado de 75%. El resto de especies se agruparon de acuerdo con los requerimientos de luz y la altura máxima que pueden alcanzar los individuos, considerando las palmas como un grupo separado. Los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies muestran un ajuste muy bueno, respecto a lo observado en las parcelas permanentes, tanto en banco como en bajío, no así en sub-banco. En cuanto a los distintos parámetros globales se observa que, en general, en banco y sub-banco están dentro de lo esperado, mas no en bajío donde el área basal es menor que la observada.

Palabras clave: bosque estacional, Caparo, modelo FACET, simulación, Venezuela.

Abstract

With the basic information of successive measurements on permanent plots in a tropical forest with seasonal flooding, specifically the Caparo forest, Barinas state, parameter values are estimated for the FACET model, an extension of the gap model ZELIG. Much of the effort in this model had focused on the water balance in the soil as a primary constraint on forests. However, the model did not consider waterlogging stress, so in this paper a new tree species response is developed to account for the range of tolerance to this stress. Given the large number of species (89), the most representative species were selected by using the Importance Value Index (IV200), which relates the relative basal area and relative density. The species included were those with higher IV200 in descending order to reach a cumulative 75%. The remaining species were grouped according to light requirements and maximum tree height, considering the palms as a separate group. The results obtained in the simulation of the species basal area show a very good fit with respect to those observed in permanent plots in both levees and depressions, but not in transition areas. As for the various global parameters the results shows that, in general, are within expectations for levees and transition areas, but not in depressions where the basal area is lower than observed.

Key words: seasonal forest, Caparo, FACET model, simulation, Venezuela.

1. Introducción

Muchos de los esfuerzos iniciales para entender procesos ecosistémicos a escala de paisaje, reconocieron la importancia fundamental de los efectos del terreno y del patrón de uso de la tierra. En el caso de este estudio la posición fisiográfica ejerce una gran influencia sobre la dinámica del agua en el suelo, dando lugar a porciones inundadas durante algunas épocas del año, lo cual a su vez tiene implicaciones sobre los procesos biológicos.

El anegamiento temporal o continuo de los suelos es muy común como resultado del desbordamiento de ríos, caños y altas precipitaciones. Aunque la mayoría de las plantas leñosas están pobremente adaptadas para crecer y sobrevivir en suelos inundados, algunas pueden adaptarse morfológica y fisiológicamente para ello. Como regla general, la mayoría de las plantas sucumben más rápidamente por inundación que por la pérdida de humedad del suelo (Larcher, 1995).

La aireación pobre del suelo, asociada a la inundación, induce una serie de cambios fisiológicos en los árboles que afectan adversamente el crecimiento. La absorción de minerales requiere de la energía liberada en la respiración; porque su captura se reduce por la falta de oxígeno en estos suelos. Además, afecta indirectamente la nutrición mineral inhibiendo la actividad de los organismos del suelo envueltos en la nitrificación. Asimismo, la inundación causa un descenso en la tasa de descomposición de la materia orgánica, pues la actividad anaeróbica es menos diversa y consume materia orgánica a una tasa mucho más baja, pudiendo ser la mitad de la de suelos no inundados (Kozłowski, 1979; Kozłowski *et al.*, 1991).

Los modelos de simulación han sido desarrollados desde la década de los 1970s para estudiar la dinámica de los ecosistemas forestales en la zona templada, pero poco aplicados en los bosques neotropicales (Doyle, 1981; Fernández-Grey, 1995; Ramírez, 1995; Baldoceña, 1996; Delgado, 2000; Kammesheidt *et al.*, 2001; Abbott-Wood, 2002).

Las aplicaciones del modelo de claros ZELIG (Urban, 1993) han mostrado resultados prometedores, al igual que algunos intentos recientes con FACET, una extensión de ZELIG, el cual se describe más adelante. Específicamente, en Venezuela, donde se cuenta con una serie de parcelas permanentes establecidas y monitoreadas por el Institu-

to de Investigaciones para el Desarrollo Forestal de la Universidad de Los Andes, se parametrizó el modelo ZELIG para estudiar la dinámica de un bosque seco y otro húmedo (Fernández, 1995; Ramírez, 1995; Ramírez *et al.*, 1997). Asimismo, estos datos se usaron para parametrizar el modelo FACET, (Delgado, 2000; Ramírez *et al.*, 1997; Ramírez *et al.*, 2006).

No obstante, se han detectado algunos elementos que no son considerados en estos modelos y que podrían hacer que los mismos se adapten mejor a bosques tropicales; específicamente: **1.** El estrés por deficiencia temporal de oxígeno en el suelo, el cual es una condición común en el área de los llanos occidentales, donde los sitios más bajos (bajíos) se inundan en la época de lluvias; **2.** Las relaciones alométricas deberían reflejar mejor la arquitectura de árboles tropicales.

En una aplicación previa del modelo FACET en la zona de estudio (Ramírez *et al.*, 2006) se encontró que en la posición de bajío, los resultados obtenidos con la ejecución del modelo muestran valores muy superiores a los observados. Esto puede deberse a la inadecuada representación de la dinámica hídrica dentro del modelo, el cual restringe el crecimiento por sequía, pero no considera la condición de anegamiento.

Con el fin de mejorar el poder de predicción de ZELIG y FACET en bosques inundables o en condiciones de saturación prolongada de agua en el suelo, se han propuesto modificaciones a la rutina de la dinámica de agua en el suelo y la consideración de la influencia de estos factores en el crecimiento de las especies arbóreas y, por ende, en la dinámica del bosque. Este trabajo tiene como objetivo modificar y adaptar un modelo de claros para simular la dinámica de un bosque tropical con inundaciones estacionales, específicamente en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, Venezuela.

2. Materiales y métodos

2.1 Sitio de estudio

La Unidad Experimental se ubica en el extremo noroeste de la Reserva Forestal de Caparo, que se encuentra al suroeste del estado Barinas, y tiene una superficie de 7.900 ha. La altitud promedio de la

Unidad es de 140 m sobre el nivel del mar, con una topografía es plana (Torres, 1975).

La precipitación media anual es de 1.750 mm, con un marcado periodo de sequía de tres a cuatro meses. La temperatura media anual es de 24,6°C (Franco, 1982). El área se encuentra enclavada en una llanura aluvial, donde la sedimentación de varios ríos y arroyos formó varias unidades fisiográficas: bancos arenosos, zonas de transición (sub-bancos) con una textura limosa y depresiones (bajíos) donde predomina una textura arcillosa. La disponibilidad de nutrientes es buena respecto a otras áreas tropicales debido al material aluvial (Franco, 1982). El régimen de precipitaciones y la baja permeabilidad de los suelos genera inundaciones muy extendidas pero en su mayoría de poca profundidad (Franco, 1982). La precipitación, los suelos y la topografía conforman una trilogía de factores que moldean el comportamiento hídrico de la zona y determina las condiciones para el desarrollo de la vegetación. Para un área dada, las fuentes de agua están determinadas por la precipitación y aporte de los cauces. Estos, unidos al relieve, han influenciado la distribución de los suelos. El efecto combinado de esos factores determina la formación y permanencia de la vegetación actual (Figura 1) (Torres *et al.*, 2001).

La Reserva se ubica en una zona transicional entre las zonas de vida, según Holdridge, Bosque Seco Tropical y Bosque Húmedo Tropical (Ewel *et al.*, 1968; Veillon, 1985). Huber y Alarcón (1988), los clasifican como Bosques tropófilos piemontanos semidecíduos. La mayoría de los bosques de los llanos occidentales serían comunidades jóvenes, secundarias, de más de un siglo, que se desarrollaron después de que las llanuras fueron sometidas al fuego para el establecimiento de ganado durante el periodo colonial y luego despobladas y abandonadas como consecuencia de la guerra de la independencia (Veillon, 1977). En los estudios con aerofotografías se consiguió que las manchas de bosque muy alto y gran diversidad, estaban localizadas en áreas del bajo llano inundable, con predominancia de bajíos, que por esta razón habrían sobrevivido al fuego (Torres *et al.*, 2001).

Los bosques de Caparo fueron explotados selectivamente por *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla* en la década de los 1950. A partir de los 1980, se inició el manejo de esta área y se incrementó el número de especies comercializadas, pero la intensidad de aprovechamiento siguió siendo baja, extrayéndose, en promedio, cuatro árboles por hectárea y 18 m³/ha de volumen rollizo en pie (D'Jesús *et al.*, 2001).

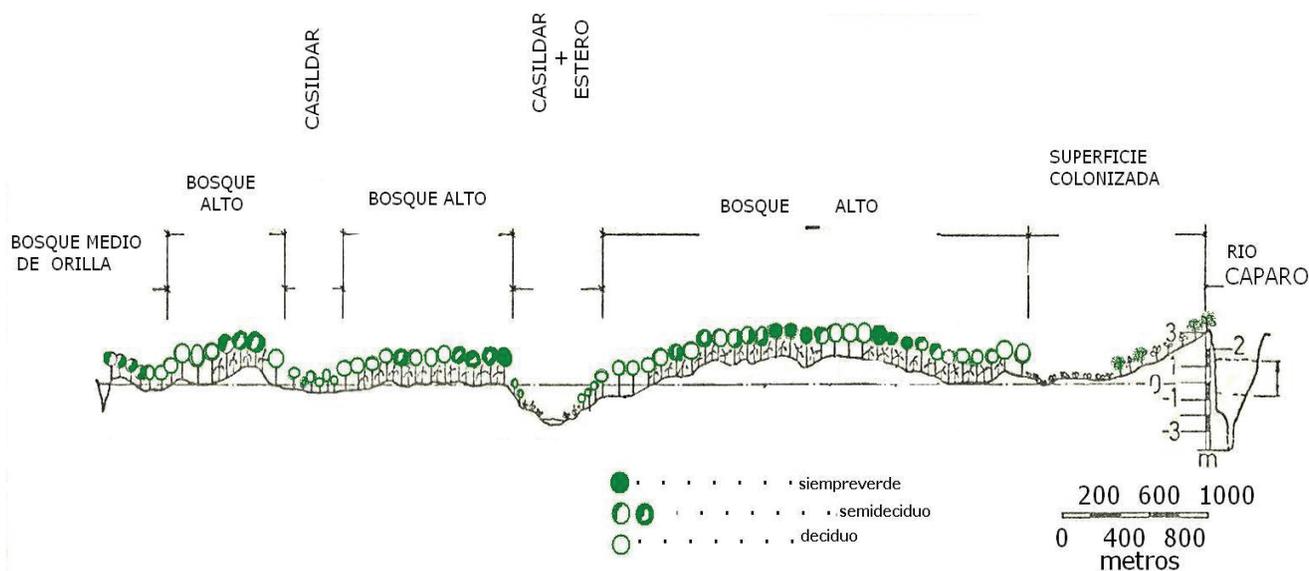


Figura 1. Variedad de bosques presentes en la transecta río Caparo-Caño Anarú en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Fuente: Modificado de Franco (1982).

2.2 Fuente de Datos del modelo

En la Unidad Experimental se establecieron, a partir de 1989, 40 parcelas permanentes en áreas no intervenidas recientemente y explotadas selectivamente, que han sido medidas en forma continua desde entonces. Mayores detalles sobre las parcelas se puede obtener en Ramírez *et al.* (2009). Con la información básica obtenida a través de las mediciones sucesivas se estimaron las tasas de crecimiento de las diferentes especies y grupos. Con los registros de inventarios ejecutados en el área se hicieron ajustes a la forma del árbol para cada una de las especies y grupos calculando proporción de altura total, altura de copa y altura de fuste, con la finalidad de mejorar el cálculo de la altura total y altura de fuste, así como del área foliar.

2.3 Modelo FACET

FACET es un modelo de claros que simula un sitio como una rejilla de celdas del tamaño de un claro. Cada celda corresponde a una parcela convencional de un modelo de claros, estas pueden interactuar de forma tal que los árboles pueden sombrear o ser sombreados por sus vecinos, la zona de interacción depende de la altura de los árboles y la latitud (ángulo solar). Esa rejilla puede sustentarse en un mapa de elevación y de suelos, asignándosele un tipo a cada celda. Las aplicaciones típicas simulan rejillas desde 10 x 10 a 50 x 50 celdas, correspondiendo a rodales de ~1-20 ha. FACET es llamado así porque las variables climáticas (temperatura y precipitación) pueden ser ajustadas internamente por elevación y topografía usando gradientes altitudinales de precipitación y temperatura estimados con base en datos locales o regionales. La radiación es predicha por un sub-modelo o ajustada a partir de datos empíricos. La unidad funcional es la cara de la pendiente, que es definida en el modelo como una rejilla de pendiente, aspecto y elevación homogéneos (Urban *et al.*, 1999).

FACET requiere como datos de entrada la latitud, temperatura media mensual mínima y máxima, la precipitación mensual y la variabilidad interanual (Cosby *et al.*, 1984 citados por Urban y Miller, 1996; Urban *et al.*, 2000) y cambios altitudinales de estas dos últimas (Acevedo *et al.*, 2001).

Mucho del esfuerzo se ha focalizado en el balance de agua en el suelo como una restricción pri-

maria sobre los bosques directamente e indirectamente, a través de su efecto sobre el régimen de fuego. El modelo simula el balance de agua como la diferencia entre demanda y suministro, considerando las salidas por drenaje, escorrentía, evapotranspiración. La primera depende de la radiación y temperatura, usando un estimado de evapotranspiración potencial de Priestley-Taylor (Bonan *et al.*, 1990), por lo que varía con la elevación y posición topográfica (radiación relativa). El suministro de agua depende de la entrada (precipitación mas nieve) y almacenamiento de la misma. El dosel forestal influye sobre el balance por la intercepción y el efecto de la distribución en profundidad de la transpiración; por lo que el balance hídrico responde a restricciones estáticas (*in situ*) como topografía y suelo, así como las dinámicas que podrían esperarse por cambios bajo escenarios de cambio climático, especialmente temperatura y precipitación (Urban y Miller, 1996).

El agua en el suelo es determinada por un marcador acumulado de días secos por capa, considerando día seco aquel en el que el contenido de agua está en o por debajo del punto de marchitez. El marcador se integra en la capa superior y es utilizado para restringir el establecimiento de plántulas; un segundo índice integrado para todas las capas restringe el crecimiento de los árboles establecidos.

Como la mayoría de los modelos de claros, FACET simula el proceso de establecimiento de plántulas, crecimiento diamétrico y mortalidad para cada uno de los individuos arbóreos. Para la simulación de esos procesos se aplica una lógica común de especificar el potencial máximo que puede alcanzar un árbol y reducirlo para reflejar las condiciones ambientales. Se usan funciones multiplicadoras simples para describir esas respuestas ambientales (Urban *et al.*, 1999). Para la calibración del modelo se siguió el procedimiento indicado en el cuadro 1 y se usaron los datos del sitio especificados en el mismo cuadro.

2.4 Selección de las especies y grupos funcionales

Los bosques tropicales en general presentan un alto número de especies arbóreas, lo que implica que muchas de ellas son raras. En el área en estudio encontramos 89 especies en una superficie

Cuadro 1. Calibración de los parámetros de FACET considerados en el archivo de entrada ESPECIES y de los parámetros de FACET considerados en el archivo de entrada SITIO

ESPECIES		
Parámetro	Fuente	Método
Edad máxima	Estimados aproximados a partir de la literatura	
D máximo y H máxima	Datos de las parcelas y otros inventarios realizados en la zona	
Tasa de crecimiento		Estimada a partir de la curva dD/dt vs. D con el valor máximo de D medido en las parcelas de crecimiento
Morfología de la especie	Estimado según la fenología de la especie: caducifolio, sub-siempreverde y siempreverde	
Grados días de crecimiento mínimo y máximo	Se usará un límite amplio por que este factor no juega un papel importante en este ecosistema	
Tolerancia a la sombra	Valor relativo asignado de acuerdo a la pertenencia a un grupo funcional	
Tolerancia a la sequía	Valor relativo asignado de acuerdo a la fenología	
Tolerancia al anegamiento	Valor relativo asignado de acuerdo a la literatura (Franco 1982, Kammesheidt 1994)	
Tolerancia al estrés por nutrientes	Se asignarán valores según de acuerdo a la literatura (Franco 1982, Kammesheidt 1994)	
Semillas	Valor relativo de capacidad de dispersión asignado de acuerdo a la pertenencia a un grupo funcional	
SITIO		
Parámetro	Fuente	
Suelos	Datos de la literatura (Franco 1982). Perfiles con profundidad mínima de 120 cm y máxima 180 cm, con descripciones detalladas de las propiedades físicas y químicas	
Clima (Temperatura, precipitación, radiación solar)	Datos mensuales provenientes de la Estación meteorológica de Caparo y comparación con la Estación Santa Bárbara de Barinas	

total de 21,5 ha de bosque no explotado, la especie más abundante (*Pouteria reticulata*) representa un 8,44% del total, junto a las tres siguientes (*Attalea butyracea*, *Inga oerstediana* y *Spondias mombin*) alcanzan más del 25% de la abundancia total, mientras que 38 especies tienen menos de 10 individuos y representan solo un 5% de la abundancia total (Ramírez *et al.*, 2009).

Dado el elevado número de especies se optó por seleccionar las que se incluirían en el modelo utilizando un índice de valor de importancia denominado IV200, representativo de la composición del bosque, pues combina dos elementos muy definitorios de la misma como son el área basal y la densidad (Urban, 1993). Para escoger las especies se consideraron aquellas con mayores IV200 en orden decreciente hasta alcanzar un IV200 acumulado de 75%. Debido a que se encontraron algunas variaciones entre posiciones fisiográficas se

incluyeron las especies con un acumulado mínimo en cada posición de por lo menos 60% (Cuadro 2).

El resto de las especies se agruparon de acuerdo con dos criterios que conjugan los requerimientos de luz y el crecimiento representado por la altura máxima que pueden alcanzar los individuos, característica que incluye su capacidad para crear claros. Se consideraron tres clases de altura: altura máxima menor de 15 m, entre 15 y 30 m y mayor de 30 m. En lo relativo a tolerancia a la sombra, se consideraron tres grupos: intolerantes, tolerantes medias y tolerantes, considerando la información reportada por Kammesheidt (2000), quien clasificó la mayoría de las especies del área (82% de las encontradas en los muestreos) de acuerdo con el punto de compensación de luz; el resto de las especies se clasificó según el criterio de expertos. Esta combinación resultó en nueve grupos funcionales, considerando las palmas como un grupo separado.

Cuadro 2. Especies seleccionadas para la parametrización del modelo, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo.

Especie	Grupo funcional	IV 200							
		Banco	Acum. Banco	Sub-banco	Acum. Sub-banco	Bajío	Acum. Bajío	Promedio	Promedio Acum.
<i>Attalea butyracea</i>	Palma	12,28	12,36	18,04	18,04	13,17	13,17	14,50	14,50
<i>Brosimum alicastrum</i>	TG	5,95	18,31	3,31	21,35	2,63	15,80	3,96	18,46
<i>Cecropia peltata</i>	PM	6,70	25,01	2,58	23,93	2,17	17,96	3,82	22,28
<i>Coccoloba padiformis</i>	TM	5,95	30,96	1,56	25,49	2,12	20,08	3,21	25,49
<i>Cordia thaisiana</i>	TG	1,66	32,62	4,11	29,60	2,84	22,93	2,87	28,36
<i>Ficus insipida</i>	TG	1,95	34,57	0,64	30,24	0,97	23,90	1,19	29,55
<i>Fissicalyx fendleri</i>	IG	5,00	39,57	1,21	31,45	1,02	24,92	2,41	31,96
<i>Inga oerstediana</i>	PM	0,17	39,74	3,00	34,45	5,82	30,74	3,00	34,96
<i>Lonchocarpus pictus</i>	IG	2,02	41,75	1,63	36,08	1,86	32,61	1,84	36,80
<i>Luehea seemannii</i>	IM	0,45	42,20	1,37	37,45	2,11	34,71	1,31	38,11
<i>Pachira quinata</i>	IG	9,07	51,27	5,93	43,38	5,46	40,18	6,82	44,93
<i>Pouteria reticulata</i>	TG	0,00	51,27	11,46	54,84	10,89	51,07	7,45	52,38
<i>Protium crenatum</i>	TG	4,56	55,83	1,13	55,97	0,44	51,51	2,04	54,42
<i>Sapium stylare</i>	IG	1,04	56,87	3,71	59,68	3,55	55,05	2,77	57,19
<i>Spondias mombin</i>	IG	12,36	69,23	4,42	64,10	8,06	63,11	8,28	65,47
<i>Syagrus sancona</i>	Palma	5,02	74,25	2,46	66,56	1,59	64,70	3,02	68,49
<i>Terminalia amazonia</i>	IG	2,09	76,34	3,40	69,96	3,47	68,17	2,99	71,48
<i>Zanthoxylum culantrillo</i>	IM	5,01	81,35	3,44	73,40	1,00	69,17	3,15	74,63
Resto de Intolerantes grandes	IG	0,89	82,24	3,71	77,11	4,95	74,12	3,18	77,82
Resto de Intolerantes medianas	IM	3,37	85,60	5,92	83,03	5,12	79,24	4,80	82,62
Resto de Intolerantes pequeñas	IP	1,65	87,25	0,11	83,14	0,63	79,88	0,80	83,42
Resto de Pioneras medianas	PM	1,37	88,62	1,43	84,57	0,85	80,73	1,22	84,64
Resto de Pioneras pequeñas	PP	0,84	89,46	0,79	85,36	0,57	81,30	0,73	85,37
Resto de Tolerantes grandes	TG	2,13	91,59	4,35	89,72	4,90	86,21	3,79	89,16
Resto de Tolerantes medianas	TM	6,70	98,29	8,26	97,97	7,41	93,61	7,46	96,62
Resto de Tolerantes pequeñas	TP	1,71	100	2,03	100	6,39	100	3,38	100

2.5 Relaciones alométricas

Los modelos de base individual usan una relación no lineal entre la altura total del árbol y su diámetro a la altura de pecho; con ésta se estima la altura a medida que el diámetro cambia de acuerdo con la ecuación diferencial que define la dinámica del crecimiento diamétrico. FACET utiliza una relación exponencial que es función de la altura máxima (H_{max}) que pueden alcanzar los árboles; el coeficiente de la exponencial expresado en m^{-1} (b_2), y un exponente adimensional que controla la curvatura (b_3) (Delgado *et al.*, 2005).

Los coeficientes alométricos se estimaron por regresión lineal aplicada a la transformación logarítmica de la relación alométrica de la ecuación que se describe en Delgado *et al.* (2005) y Ramírez *et al.* (2006). Para ello, se compiló para cada una de las especies y grupos la información de altura total y

diámetro que se encuentran reportados a partir de 10 cm de diámetro.

2.6 Cálculo de las tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento (G) se obtuvieron del ajuste de curvas de crecimiento por categoría diamétrica para cada una de las especies y grupos, con base en las mediciones sucesivas en las parcelas permanentes. Se tomaron los valores máximos puesto que el modelo parte de tasas óptimas, aun cuando se debe aclarar que no necesariamente las tasas máximas observadas son iguales a las óptimas.

Se utilizó un programa elaborado en el paquete estadístico R para el cálculo de las tasas de crecimiento de acuerdo con la categoría diamétrica en que se encuentre, y genera un archivo de salida con dichas tasas, que junto con un archivo

contentivo de los parámetros relativos a coeficientes alométricos, diámetro a la altura de pecho (D) y altura máxima, es procesado con otra rutina para calcular la tasa de crecimiento potencial, según la fórmula usada por FACET.

Las tolerancias térmicas se refieren a los valores de temperatura entre los que ocurre la estación de crecimiento. En el caso de los bosques tropicales no existen limitaciones en este sentido, por lo que se estableció un solo valor para todas las especies, con base en los resultados obtenidos por Ramírez (1995) para el Bosque El Caimital. Al ajustar el programa de soporte Weather de ZELIG, éste da un indicador de 7671,4 grados-día de crecimiento con una desviación estándar de 71,8, por lo que se asumió los valores de 5.000 y 10.000, de forma tal de asegurar que las especies no sufran estrés térmico. El número de grados-día es un acumulado para un año de la temperatura media diaria estimada para el área de estudio.

2.7 Cambios en el modelo para simular anegamiento

El modelo FACET no consideraba estrés por anegamiento, lo cual representa una debilidad en la representación de la dinámica hídrica en los suelos de los llanos occidentales venezolanos, que pasan una parte del año en condición de inundación. La respuesta de las especies a saturación del suelo es importante, debido a que algunas son menos tolerantes a exceso de humedad en el suelo o suelo inundado, por ello se desarrolló una nueva respuesta de las especies para contabilizar este rango de tolerancia (Acevedo, 2006).

Para construir una función de respuesta se desarrolló un factor de exceso de agua en el suelo que fue programado en la dinámica hídrica en el suelo de FACET, con base en la misma lógica del factor de sequía de ZELIG V. FACET 2.4. De donde, para la respuesta de las especies al exceso de agua en FACET, se ha usado una proporción de días húmedos en el suelo durante la estación de crecimiento. Estos son definidos como aquellos días cuando el agua en el suelo está a saturación (Acevedo, 2006).

Para la misma precipitación, la humedad del suelo puede variar a través del paisaje o área de estudio debido a la posición topográfica. Por ejemplo, el suelo de un rodal localizado a bajas elevaciones y terreno plano puede tener más humedad que un

rodal a mayores elevaciones o un terreno escarpado (inclinado). Así, un factor importante es la cantidad de flujo recibido de otras áreas del paisaje (Acevedo, 2006).

El agua adicional como escorrentía desde la parte superior de la pendiente es determinada por un valor establecido en el archivo de entrada SITIIO. El coeficiente de escorrentía caracteriza el tipo de terreno en términos de cuanta agua puede escurrir, lo cual es función de la cobertura vegetal, el suelo y las condiciones de humedad del área anterior a la de captación. En esta versión se asume un coeficiente de escorrentía aguas arriba promedio (Acevedo, 2006).

2.8 Dinámica de agua en el suelo en FACET: factor sequía y factor saturación

Para cada parcela de la fila tope de FACET el caudal adicional es calculado a partir de la ecuación (Ecuación 1) y agregado a la precipitación que alcanza la superficie (después de descontar la intercepción del dosel) como se muestra en la ecuación (Ecuación 2) (Acevedo, 2006).

$$q_{on} = \frac{Q_{on}}{n_c} = \frac{r \times (C/100) \times Ac \times n_c \times \sqrt{Ap}}{n_c} \quad (\text{Ec.1})$$

Donde:

Q_{on} = cantidad adicional de agua

r = precipitación

C = coeficiente de escorrentía

Ac = área de captación

n_c = número de celdas

Ap = área de la parcela

Por lo tanto internamente FACET calcula q_{on} de la ecuación (Ecuación 1) usando las entradas C y Ac y esta cantidad es una entrada de agua incrementada a cada parcela de la fila cima:

$$q_{plot} = r + q_{on} - ri \quad (\text{Ec.2})$$

En la ecuación 2, ri contabiliza la intercepción.

Esta entrada de agua se infiltra cada día a una tasa que depende del tipo de suelo y la cantidad de agua de ese día en el mismo. La tasa de infiltración es acompañada con una nueva función de escorrentía en la rutina existente en el código de FACET. Una vez que el suelo se satura, el agua restante escurre y llega a ser caudal para la parcela aguas

abajo. Este caudal de agua se añade a la cantidad no-interceptada de la lluvia para la parcela, y una porción de este total puede infiltrarse; el restante se hace escorrentía y, por lo tanto, caudal adicional para la próxima parcela aguas abajo. El proceso se repite hasta la escorrentía en la última fila, convirtiéndose en la escorrentía total de la columna (Figura 2) (Acevedo, 2006).

La dinámica del agua en el suelo es interpolada en FACET de los valores mensuales dividiendo cada mes entre *nts* intervalos. Actualmente *nts*=30 o 31 dependiendo del mes, esto significa que el paso de tiempo de simulación del agua en el suelo es un día. La cantidad de lluvia del mes es dividida en cantidades iguales para cada etapa de tiempo de agua en el suelo. El agua en el suelo es rastreada por capa con la variable *swi* para la capa *ith* (Acevedo, 2006).

La nueva tasa de infiltración en FACET usa dos parámetros en el suelo: tasa de infiltración seca *I_d* y tasa de infiltración en suelo húmedo *I_w*. Estos son ingresados luego a la fracción de flujo rápido. En el código son convertidos a las unidades de dinámica de agua en el suelo en FACET multiplicando por 24. La tasa de infiltración real es decidida con base en el déficit. Este es calculado para cada nivel como la diferencia entre capacidad de campo y contenido de humedad. El déficit de la columna de suelo total es calculado sumándolos todos. Si el acumulado es cero (*D_w*=0) entonces todas las capas de suelo están a capacidad de campo y la infiltración se coloca

igual a la saturación o tasa de infiltración húmedo *I_w*. Para déficit diferente de cero (*D_w*>0) la tasa de infiltración alcanza la máxima dada por la tasa de infiltración en suelo seco *I_d* cuando el déficit mas la *I_w* excede la *I_d* de otro modo la tasa de infiltración incrementa con el déficit (Acevedo, 2006).

2.9 Respuesta de las Especies a días secos y anegados

El factor proporción de días secos (o saturados) en FACET se calcula acumulando los días secos (saturados) en la estación de crecimiento respecto al número total de días en esa estación. En FACET se emplea una función gaussiana calculada con base en la preferencia de las especies a días secos o saturados, es decir:

$$Md = \exp\left(\frac{-2dd}{ddt}\right)^2 / 2$$

$$Mw = \exp\left(\frac{-2dw}{dwt}\right)^2 / 2$$

(Ec.3)

Donde:

- dd, dw* = proporción de días secos y saturados en la estación de crecimiento (en el intervalo [0,1]);
- ddt, dwt* = tolerancias a días secos y saturados;
- Md, Mw* = multiplicador (también en el rango [0,1]) para la respuesta de las especies a días secos y saturados, respectivamente. Finalmente el multiplicador total es el producto *MdMw* que representa la respuesta total a la humedad del suelo.

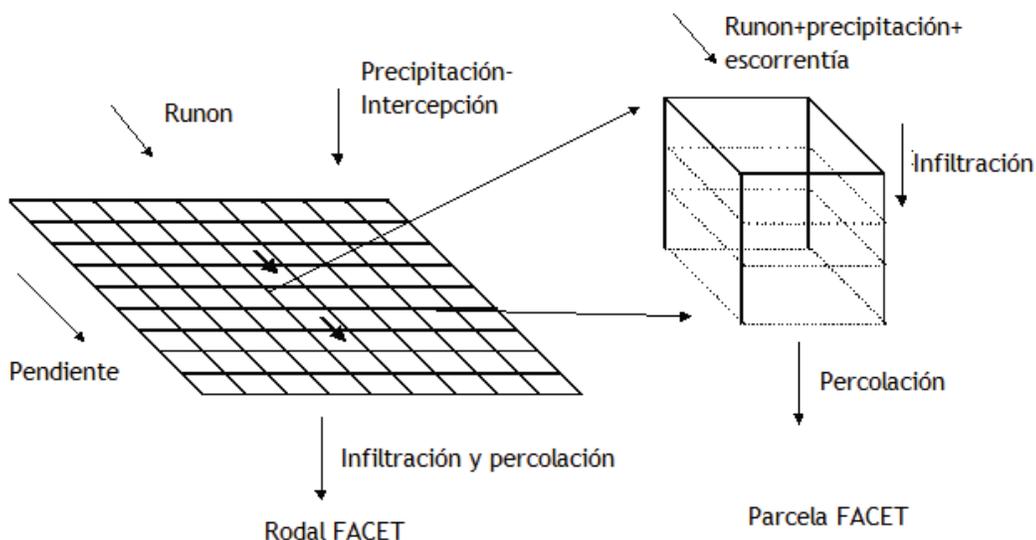


Figura 2. Infiltración y percolación. Fuente: Acevedo (2006).

2.10 Calibración del modelo

Una vez obtenidos los valores para los parámetros requeridos por el modelo, se conformaron los cinco archivos de entrada necesarios para su ejecución: ENT, CONTROL, SITIO y ESPECIES.

El archivo ENT contiene los valores de entrada del modelo que incluyen los nombres de los archivos de entrada, la posición fisiográfica, elevación (m), pendiente (%), aspecto en grados, tipo de suelo, acumulación de flujo (# celdas), tamaño de celda (m), coeficiente de escorrentía (%), área de la parcelas (m²), altura del dosel (m), precipitación anual (cm), daño por huracán (no usado para Caparo). En el archivo CONTROL el usuario especifica las opciones para la simulación, incluyendo modo de las corridas (interacción con los otros individuos en lo relativo a sombreado), dimensiones de las celdas (cantidad de columnas y filas), años de simulación e intervalo de los archivos de salida. El modelo se ejecutó en modo interactivo entre celdas, partiendo de suelo desnudo, con una matriz de 10 x 10 m y un período de simulación de 210 años, intentando reconstruir las condiciones actuales, correspondientes a un bosque no explotado.

El archivo SITIO contiene los parámetros del mismo, incluye la localidad, datos de suelo y clima (Figura 3). Los datos de suelo correspondientes para cada posición fisiográfica se tomaron de Franco (1982). El perfil es especificado en términos de profundidad, capacidad de campo y punto de marchitez (todo expresado en cm) para cada capa. La fertilidad del suelo es medida como la máxima producción anual de madera (Mg C ha/año) y toma valores desde < 5 a 25 (fertilidad ilimitada). El archivo también contiene información sobre temperatura y precipitación mensual y su desviación estándar interanual. Además incluye valores de radiación solar, y temperatura máxima y mínima del mes más cálido.

El archivo ESPECIES contiene los valores para los parámetros estimados para cada grupo de especies (Figura 4). En lo relativo a edad máxima se estableció con base en referencias y dependiendo del grupo funcional. En el caso de tolerancia a la sombra se estableció de acuerdo con el grupo funcional. Para la tolerancia a sequía y anegamiento se estableció de acuerdo a la posición fisiográfica en la cual la especie se encuentra. Las demás tolerancias ambientales se establecieron de acuerdo con

la información disponible en referencias bibliográficas. Los límites de temperatura son estimados como grados-día de crecimiento mínimos (ddmin) y máximos (ddmax) sobre una base de 5,56 °C. Los valores para respuesta a los nutrientes y tasa de establecimiento de plántulas se establecieron de acuerdo al grupo al cual pertenece cada una de las especies. El modelo usa algunas relaciones alométricas que son determinadas por la caducifolia del árbol, que están codificados como 2=siempreverde, 9= caducifolia. La tasa de establecimiento de plántulas (*seed*) es un valor relativo entre las especies. La capacidad de rebrote y brote es especificada por el número de brotes que se espera sobrevivan y lleguen a ser árboles grandes (*nppt*) y por el diámetro máximo para el cual se podrían esperar brotes (*sdmax*). En la simulación estos dos últimos valores se asumieron como cero (0) por no poseer suficiente información al respecto.

Se calibraron los diferentes parámetros correspondientes a las tolerancias ambientales dentro de los valores adecuados según información de campo y bibliográfica, una vez conseguidos los valores adecuados, se procedió a correr el modelo para 290 años adicionales con el fin de observar la dinámica del bosque en estudio. El ajuste de la parametrización preliminar se estableció comparando los datos de la simulación con los de las parcelas permanentes, fundamentalmente en lo que respecta a índice de valor, área basal y densidad.

El modelo genera varios archivos de salida, entre ellos están *z.print* con informaciones a nivel de parcela; *z.tracer* con informaciones sobre el área basal para cada especie para cada año de simulación; y *z.log* con el diagnóstico total, encontrando mayores detalles en Ramírez *et al.* (2006).

2.11 Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad puede revelar cuáles parámetros del modelo son más sensibles (Jørgensen y Bendricchio, 2001). Cambios pequeños en esos parámetros producen grandes variaciones en los resultados, por lo que un análisis de sensibilidad muestra cuáles son los parámetros claves en el modelo. Los parámetros evaluados fueron uno demográfico: el crecimiento y dos tolerancias: sequía y anegamiento.

El análisis de sensibilidad se realiza variando parámetros en el modelo por una pequeña canti-

U.E. Caparo	* Localidad											
7.4 70.7	* Latitud, Longitud											
7	* Número de tipos de suelo											
8	14.00	0.10	25.00	0.00	1.00	af/am	número de niveles en el perfil, fertilidad, tasa de percolación rápida tasa de infiltración en suelo seco tasa de infiltración en suelo saturado coeficiente de escurrimiento tipo de suelo.					
10.00	1.67	0.71	10.00									
.												
.												
10	9.00	0.10	12.00	3.00	1.00	F/am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	4.15	1.77	5.00									
.												
9	14.00	0.10	12.00	0.00	1.00	FA/F-am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	3.52	1.43	5.00									
.												
10	9.50	0.10	0.40	0.10	1.00	FA/F-am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	3.34	1.53	1.00									
.												
7	15.00	0.00	0.40	0.00	1.00	A/am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	4.00	2.38	40.00									
.												
9	9.50	0.10	5.00	1.00	1.00	aF/FA	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	1.58	0.57	30.00									
.												
9	9.50	0.10	0.40	0.10	1.00	F/FA	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	2.18	0.73	3.00									
.												
.												
140.00												
18.1	18.6	21.1	20.0	20.9	19.1	20.1	19.2	19.3	21.5	20.3	17.6	* Temperatura mínima media por mes
34.0	35.5	34.4	34.3	30.7	31.0	29.5	31.9	31.9	33.2	33.4	32.8	* Temperatura máxima media por mes
0.3	0.3	0.2	0.8	0.4	0.6	0.1	0.3	0.1	0.2	0.2	1.1	* Desviación estándar de la temperatura
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	* Sesgo de la temperatura
1.1	1.0	3.8	11.5	18.3	27.6	26.2	20.7	20.7	19.8	12.1	3.5	* Precipitación en cm
1.3	1.2	4.4	8.4	8.5	11.1	6.4	8.0	6.7	7.3	5.1	3.0	* Desviación estándar de la precipitación
5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	* Cambio altitudinal de la temperatura mínima
5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	* Cambio altitudinal de la temperatura máxima
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	* Cambio altitudinal de la precipitación
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	* Cambio altitudinal de la precipitación
1	* Switch para activar el cambio altitudinal de prec. (1)											
1	1.0	1.0	* Datos de radiación (2). Fracción de radiación									
382.0	399.0	390.0	356.0	358.0	365.0	379.0	390.0	405.0	378.0	363.0	351.0	* Radiación
1.00	* Factor de advección											
900	950	* Frecuencia de huracanes (-)										
(.) Con estos valores no ocurrirá entre 600 y 700 años												

Figura 3. Archivo Sitio para el modelo.

dad fija (e.g. 10% del valor nominal) (Urban, 2010). Se evaluaron los cambios en los parámetros seleccionados en las salidas relacionadas con IV para cada una de las especies, en área basal y densidad total para cuatro años: 50, 100, 150 y 200. Luego se determinó la sensibilidad $S(P, v)$, del parámetro P para la variable resultante v, usando el método propuesto por Jørgensen y Bendoricchio (2001), por medio de la ecuación (Ecuación 4):

$$S(P, v) = \frac{\partial v / v}{\partial P / P} \quad \text{Ec. 4}$$

Donde:

$\partial v / v$ = cambio relativo en la variable resultante v

$\partial P / P$ = cambio relativo del parámetro P. Como el cambio

que se realizó fue de 10%, si se obtiene un valor $S=1$ significa que el cambio relativo en la variable resultante es equivalente al cambio en el parámetro.

3. Resultados y discusión

3.1 Relaciones alométricas

Para las especies se encontraron coeficientes de determinación (R^2) altos ($> 0,80$) en todos los casos, lo que sugiere una elevada explicación de la relación entre las variables altura total y D. Para los grupos funcionales, conformados por las especies restantes, los valores de R^2 encontrados también son altos,

0.050 0.001 7 Parámetros umbral de mortalidad por estrés: gf, dinc, nogro																				
24 Parámetros de las especies para Caparo																				
ATbuty	Attalea butyracea	Sb-BJ		a																
150	75	30	-0.0196	1.200	7253	9	0.66	5000	10000	2	0.40	0.35	0.80	0.84	2	3	0	0	5	1
BRalic	Brosimum alicastrum	Bc		b																
500	150	40	-0.0154	0.700	4609	2	0.58	5000	10000	3	0.35	0.30	0.10	0.10	2	3	0	0	5	2
CEpelt	Cecropia peltata	Indif		c																
80	60	30	-0.0408	1.200	7369	2	0.35	5000	10000	1	0.32	0.27	0.54	0.54	3	5	0	0	5	1
COpadi	Coccoloba padiformis	Indif-Bc		d																
400	80	30	-0.0259	1.100	8320	9	0.46	5000	10000	2	0.31	0.27	0.34	0.34	2	2	0	0	5	2
COthai	Cordia thaisiana	Sb		e																
500	150	40	-0.0226	1.200	7075	2	0.72	5000	10000	3	0.30	0.27	0.39	0.39	1	2	0	0	5	1
Flinsi	Ficus insipida	Indif-Sb		f																
500	120	40	-0.0080	0.700	9610	9	0.61	5000	10000	2	0.30	0.27	0.22	0.34	1	2	0	0	5	2
Flfend	Fissicalyx fendleri	Indif-Bc		g																
500	100	40	-0.0385	1.200	6510	2	0.63	5000	10000	2	0.20	0.20	0.34	0.34	0	2	0	0	5	2
INoers	Inga oerstedia	Sbc-Bj		h																
80	90	30	-0.0253	1.000	9048	2	0.57	5000	10000	2	0.30	0.28	0.34	0.37	0	2	0	0	5	1
PAquin	Pachira quinata	Indif		i																
500	250	45	-0.0105	1.000	6588	2	0.58	5000	10000	2	0.45	0.42	0.37	0.39	2	3	0	0	5	1
POreti	Pouteria reticulata	Sb-BJ-SB		j																
500	250	40	-0.0122	1.000	3648	9	0.53	5000	10000	2	0.30	0.30	0.80	0.83	2	2	0	0	5	2
PRcren	Protium crenatum	Bc		k																
500	200	35	-0.0156	0.800	7067	9	0.65	5000	10000	3	0.45	0.41	0.10	0.16	1	4	0	0	5	2
SAstty	Sapium stylare	Indif-Bj		l																
500	150	40	-0.0198	0.900	7688	2	0.63	5000	10000	2	0.28	0.27	0.32	0.35	2	3	0	0	5	4
SPmomb	Spondias mombin	Bc		m																
500	120	40	-0.0139	1.100	5959	2	0.63	5000	10000	2	0.44	0.41	0.40	0.40	2	3	0	0	5	2
SYSanc	Syagrus sancona	Indif		n																
200	75	30	-0.0468	1.000	2665	9	0.81	5000	10000	3	0.36	0.36	0.28	0.31	2	2	0	0	5	1
TEamaz	Terminalia amazonia	Bj-SB		o																
500	250	45	-0.0144	0.900	3894	2	0.68	5000	10000	2	0.43	0.40	0.90	0.95	1	3	0	0	5	3
ZAcula	Zanthoxylum culantrillo	Sb-Bc		p																
400	120	30	-0.0353	1.200	3418	2	0.59	5000	10000	2	0.36	0.36	0.38	0.41	2	3	0	0	5	2
INTgra	Intermedias grandes	Indif		q																
500	250	45	-0.0147	1.100	4013	2	0.65	5000	10000	3	0.41	0.38	0.80	0.81	1	3	0	0	5	2
INTmed	Intermedias medianas	Indif		r																
300	100	30	-0.0316	1.200	5137	2	0.65	5000	10000	3	0.41	0.38	0.80	0.86	1	3	0	0	5	1
INTpeq	Intermedias pequeñas	Indif		s																
200	50	15	-0.0665	1.200	3830	2	0.41	5000	10000	3	0.29	0.28	0.60	0.60	2	3	0	0	5	1
PIOmed	Pioneras medianas	Indif		t																
80	80	30	-0.0297	1.100	5280	2	0.59	5000	10000	1	0.28	0.27	0.60	0.60	3	4	0	0	5	3
PIOpeq	Pioneras pequeñas	Indif		u																
50	40	15	-0.0869	1.200	4852	2	0.55	5000	10000	1	0.28	0.28	0.60	0.60	3	5	0	0	5	1
TOLgra	Tolerantes grandes	Indif		v																
500	120	35	-0.0199	1.100	6653	2	0.61	5000	10000	3	0.32	0.31	0.55	0.57	1	2	0	0	5	2
TOLmed	Tolerantes medianas	Indif		w																
400	100	30	-0.0248	1.200	2667	2	0.57	5000	10000	3	0.40	0.35	0.80	0.89	1	3	0	0	5	3
TOLpeq	Tolerantes pequeñas	Indif		x																
80	40	15	-0.0700	1.200	1974	2	0.54	5000	10000	5	0.25	0.25	0.60	0.60	3	3	0	0	5	3

Figura 4. Archivo Especies del modelo.

* Edad máxima, DAP máximo, Altura máxima, Coeficiente alométrico b_2 , Coeficiente alométrico b_3 , Tasa de crecimiento (g), Caducifolia, Coeficiente alometría HTotal-Hfuste, Límites de temperatura estimados como grados-día de crecimiento mínimos (ddmin) y máximos (ddmax), Tolerancia a la sombra, Límites mínimos y máximos de tolerancia a la sequía, Límites mínimos y máximos de tolerancia a la saturación, Respuesta a los nutrientes, Tasa de establecimiento de plántulas, Capacidad de rebrote y brote, Diámetro de rebrote, Tolerancia a huracanes, Tipo de bosque a que pertenece.

en general por encima de 0,75, con el menor valor para las tolerantes medias medianas (0,77).

3.2 Tasas de crecimiento anual

En general, las tasas de crecimiento son mayores en la posición de bajo (Ramírez *et al.*, 2009) Así mismo, y como es de esperarse, los mayores valores los muestran las pioneras, lo cual es característico de este grupo funcional, que tiene una velocidad de crecimiento mayor, ya que sus tasas de fotosíntesis y respiración son relativamente elevadas (Bonafant *et al.*, 2000). Las tolerantes intermedias presentan valores intermedios, este grupo, como señala Martínez-Ramos (1985), corresponde a árboles que crecen favorecidos por los claros pequeños o con condiciones medias de luz, con tasas intermedias de crecimiento, menores a las máximas de las pioneras y mayores a las de las tolerantes.

3.3 Ajuste del modelo

Para evaluar el comportamiento del modelo, se comparó para cada una de las especies y grupos funcionales la densidad y el área basal, así como el IV para 200 y 500 años sin manejo respecto a datos de campo. En los primeros 200 años observamos una gran variación en densidad y área basal, hasta que se alcanzaron valores similares a los observados en campo. En general, para banco y bajo, en los primeros periodos se encontró que el mayor IV corresponde al grupo de las pioneras, que va decreciendo en el tiempo y dando paso a especies correspondientes a tolerantes intermedias, hasta llegar a un rodal dominado por tolerantes y tolerantes intermedias grandes.

Debe tomarse en cuenta que las tasas demográficas usadas para la parametrización del modelo fueron medidas sobre un periodo de tiempo relativamente corto. Si se considera la longevidad de los árboles y las bajas tasas de los procesos, cambios notables en la composición del bosque pueden esperarse solo después de un largo periodo de tiempo. Por tanto, la estructura y composición debe estar relacionada con tasas demográficas del pasado mientras que los cambios en las tasas demográficas actuales llevarán a cambios en la estructura y composición en el futuro. Por ahora solo podemos usar los datos disponibles para parametrizar el modelo, lo cual dará proyecciones sobre el

futuro del bosque bajo la premisa de que las tasas demográficas en bosques no perturbados no cambiarán significativamente en el futuro cercano (Arets *et al.*, 2005).

3.3.1 Banco

Los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies, muestran un ajuste muy bueno respecto a lo observado en las parcelas permanentes (Figura 5a). En cuanto a los distintos parámetros se encontró que están dentro de lo esperado. Para el año 200, el área basal total estimada por el modelo es de 25,76 m²/ha (Figura 6a) mientras el valor promedio observado en campo es de 25,69 m²/ha para individuos >10 cm de D, con un mínimo de 14,97 y un máximo de 32,63 m²/ha. El valor simulado está dentro del rango que estimó Vincent (1970) para este tipo de bosque y dentro del hallado por Kammesheidt (1998) de 16,8-66,0 m²/ha.

Respecto a la biomasa maderable total, el modelo estima 281,87 Mg/ha para el año 200 (Figura 6b), inferior a lo reportado por Vitousek y Stanford (1986) para algunas zonas tropicales que presentan moderada a baja fertilidad de suelos como los de Panamá (316 Mg/ha); en los bosques amazónicos brasileños (405 Mg/ha); en el estado Amazonas de Venezuela de (335 Mg/ha) y dentro del intervalo de 300 a 1000 Mg/ha reportado por Wadsworth (2000), para bosques tropicales húmedos de tierras bajas. En cuanto al número de árboles mayores a 10 cm de D, se encontraron en el bosque, para el año 200, 326 arb/ha (min= 292, max= 380 arb/ha) mientras el valor simulado es de 374,25 arb/ha (Figura 6c).

Al simular la dinámica del bosque en la posición de banco para un periodo de 500 años se encontró que *Pachira quinata*, *Spondias mombin* y *Brosimum alicastrum* dominan el área, acumulando un 84% del área basal total. Las dos primeras corresponden al grupo de tolerantes medias y la tercera al grupo de tolerantes, todas con más de 30 m de altura total, lo que se corresponde a la composición esperada para un bosque no intervenido por un largo periodo.

3.3.2 Sub-Banco

En la posición fisiográfica sub-banco se observa que los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies, muestran un ajuste menor que lo encontrado en las otras posiciones fisiográficas (Figura 5b). Al observar los valores si-

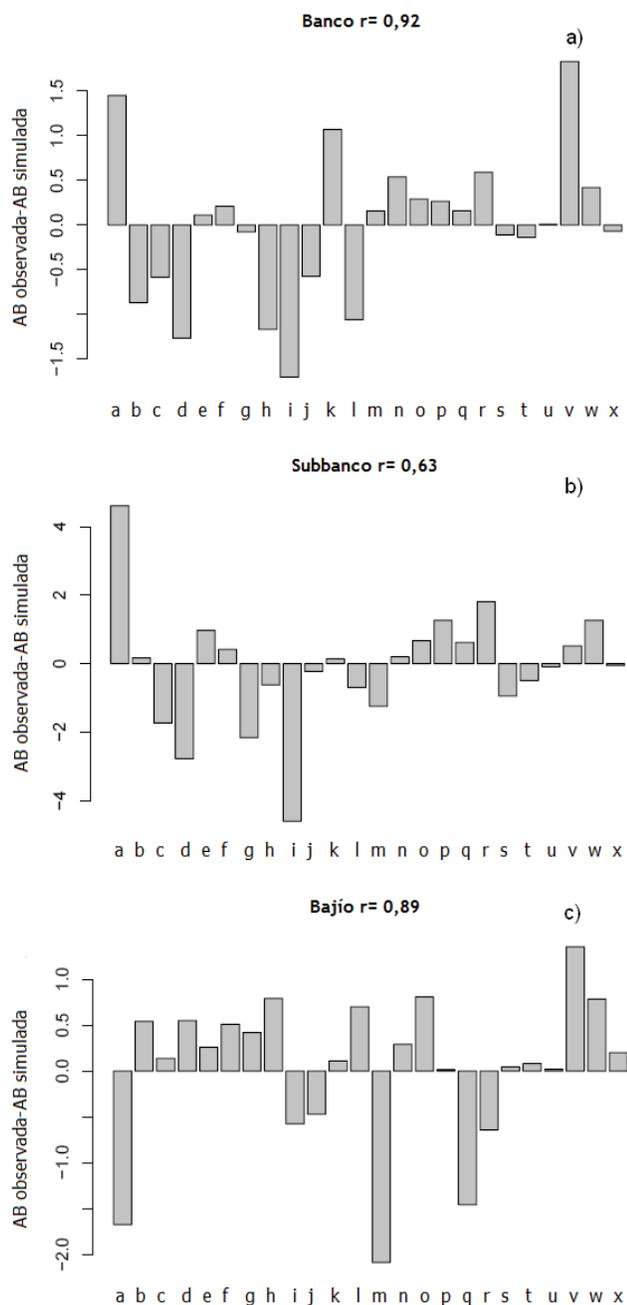


Figura 5. Comparación del área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica: a) banco; b) sub-banco; c) bajío. (a) *Attalea butyracea*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Cecropia peltata*, (d) *Coccoloba padiformis*, (e) *Cordia thaisiana*, (f) *Ficus insipida*, (g) *Fissicalyx fendleri*, (h) *Inga oerstediana*, (i) *Pachira quinata*, (j) *Pouteria reticulata*, (k) *Protium crenatum*, (l) *Sapium stylare*, (m) *Spondias mombin*, (n) *Syagrus sancona*, (o) *Terminalia amazonia*, (p) *Zanthoxylum culantrillo*, (q) Tolerantes medias grandes, (r) Tolerantes medias medianas, (s) Tolerantes medias pequeñas, (t) Pioneras medianas, (u) Pioneras pequeñas, (v) Tolerantes grandes, (w) Tolerantes medianas, (x) Tolerantes pequeñas.

mulados para el año 2000, para el área basal total el modelo estima 30,79 (Figura 7a), mientras que el observado es de 28,95 m²/ha, para individuos > 10 cm de D, con un mínimo de 18,04 m²/ha y un máximo de 40,03 m²/ha. En lo que respecta a la biomasa maderable el modelo estima 338,86 Mg/ha (Figura 7b), dentro del intervalo de 300 a 1000 Mg/ha reportado por Wadsworth (2000), para bosques tropicales húmedos de tierras bajas. El valor simulado para la densidad de individuos con D mayor a 10 cm (430,25 ind/ha), aunque entre los límites, es mayor que el promedio observado (301,97 ind/ha, min= 194,55 y max= 432 ind/ha) (Figura 7c).

Al simular la dinámica forestal en sub-banco para un periodo de 500 años se encontró que *P. quinata*, *S. mombin*, *Pouteria reticulata*, *Sapium stylare*, tolerantes medias pequeñas y tolerantes pequeñas acumulan un 74% del área basal total. Estas especies son tolerantes medias o con mayor capacidad de soportar alta humedad.

3.3.3 Bajío

En la posición fisiográfica bajío se observa que los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies, se ajustan bastante bien a los valores observados (Figura 5c). Sin embargo, el área basal total simulada es inferior a la observada. Los resultados de la simulación para el año 200 reflejan un área basal total de 22,61 m²/ha; inferior a la observada en las parcelas con un promedio de 23,81 m²/ha, para los individuos > 10 cm D pero entre los límites (min= 17,8 y max= 33,10 m²/ha) (Figura 8a). Respecto a la biomasa maderable total, el modelo estima 226,44 Mg/ha (Figura 8b) superior en 1/3 al encontrado por Bello (1996) de 158 Mg/ha ± 62 para un bosque similar.

En relación a la densidad de árboles mayores a 10 cm de D, aunque el promedio en las parcelas es de 263 arb/ha (min= 204, max= 429 ha⁻¹), el modelo estima 468,75 arb/ha (Figura 8c). Se observa, además, una gran variabilidad en el comportamiento de los valores, el cual puede deberse a las condiciones particulares de esta posición fisiográfica, caracterizada por periodos de inundación anual.

En la simulación de la dinámica del bosque en bajío para un periodo de 500 años, las tolerantes intermedias grandes *P. reticulata*, *Terminalia amazonia* y *Attalea butyracea* dominan el área con un área basal acumulada de 76%.

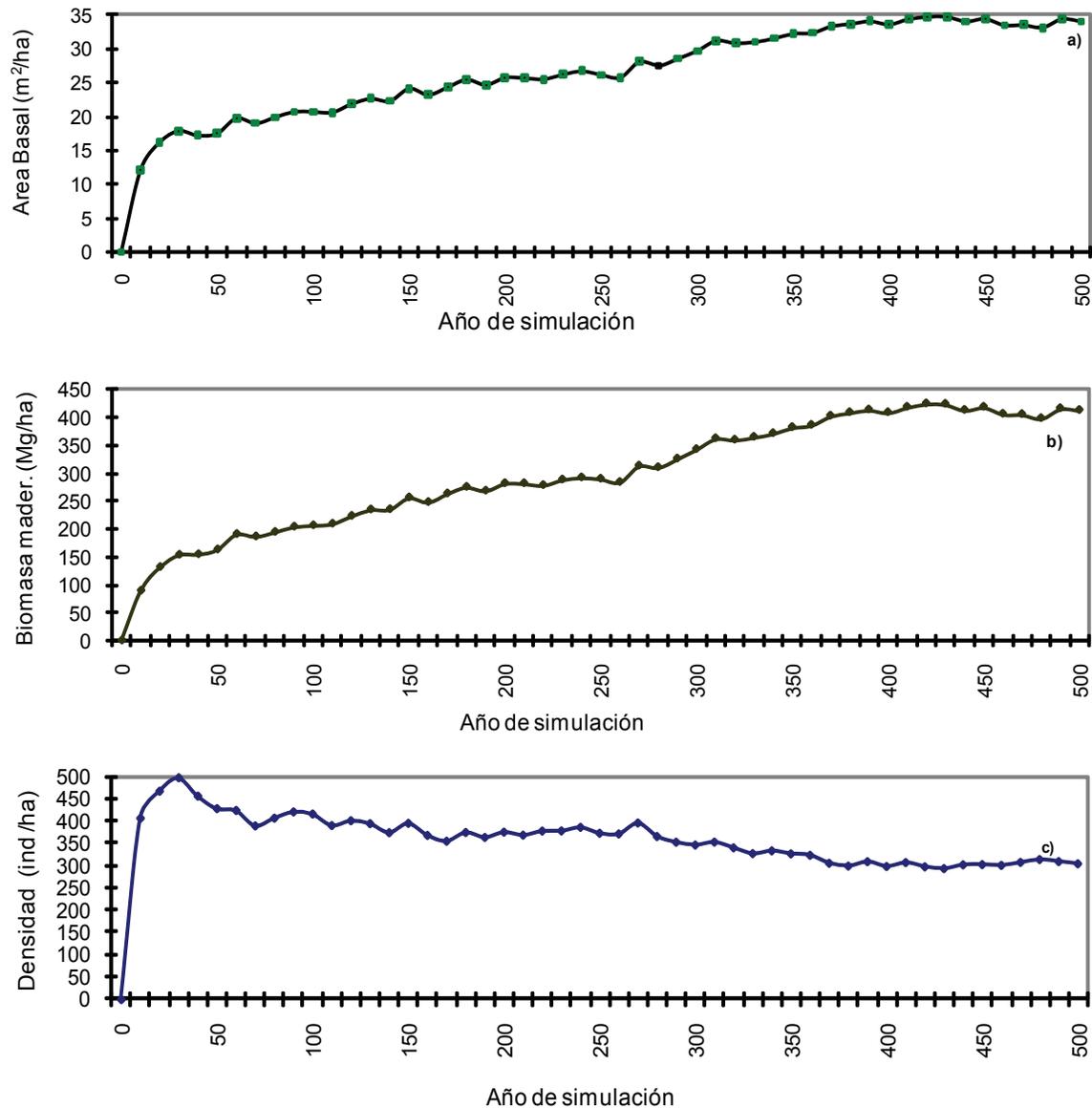


Figura 6. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de DAP (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en banco.

3.4 Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad mostró que en la posición de banco los parámetros más sensibles son la tolerancia a la sequía y la tasa de crecimiento a partir del año 100 de simulación, mientras que cambios en las tasas de días saturados producen pocos cambios. En el caso de la tolerancia a la sequía y la tasa de crecimiento, se observa que su incremento produce mayores cambios en el año de simulación 200, con su mayor incidencia en las variables área basal y biomasa maderable; la varia-

ción fue más visible cuando se disminuyó en 10% la tasa (Figura 9).

En la posición de sub-banco el único parámetro que produjo cambios fue la tasa de crecimiento, cuando se disminuyó en 10% se incrementó la densidad pero en el año 50 y en la biomasa y el área basal en el año 200 (Figura 10).

En el bajo todos los cambios en los parámetros produjeron cambios en las tres características analizadas, más resaltantes a partir del año 100. Las disminuciones en los tres parámetros produjeron cambios hasta de un orden de 4 en la biomasa

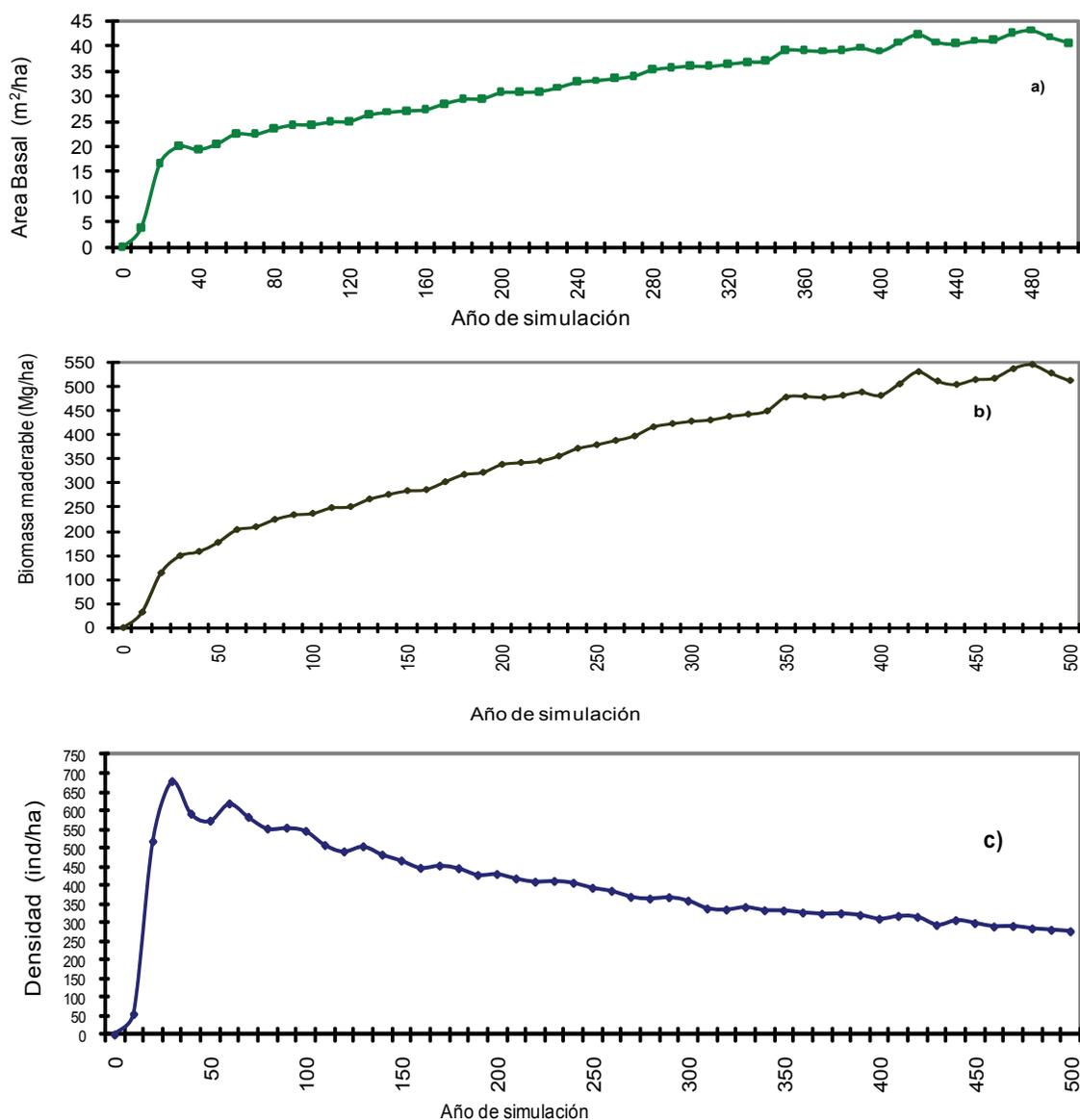


Figura 7. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de D (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en sub-banco.

maderable y el área basal. El incremento en la tasa de crecimiento produjo variaciones muy pequeñas (Figura 11).

En general, se observa que para el incremento en la tasa de crecimiento los valores de sensibilidad se sitúan entre 0 y -1, lo que significa que el pequeño cambio realizado se refleja en una magnitud similar en las variables de salida evaluadas. Sólo en bajo se observan valores que no exceden el 2 y en banco a partir del año 150 se observa una respuesta en área basal y biomasa.

Al comparar los cambios respecto a los diferentes periodos de simulación utilizados, se observa que en sub-banco y bajo hay una tendencia a incrementar los valores de sensibilidad a medida que se avanza en el tiempo. En el banco la tendencia no es tan clara.

Se puede concluir que el modelo es más sensible a cambios en las tolerancias a días secos y saturados, que son justamente los parámetros para los que se hicieron las adaptaciones del modelo FACET y dos de los elementos que determinan la dinámica de los bosques de la zona en estudio.

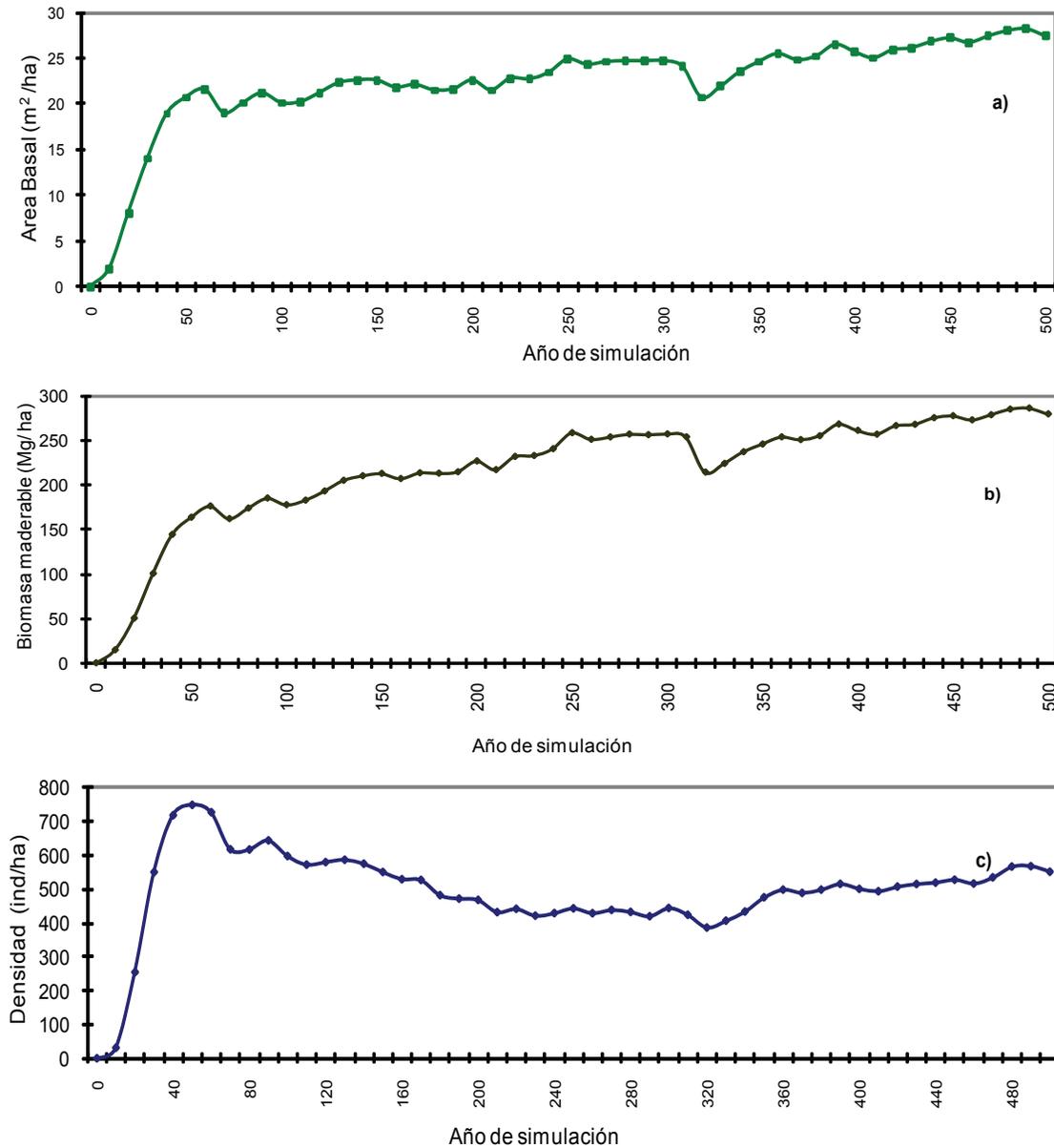


Figura 8. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de DAP (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en la condición de bajo.

4. Conclusiones

Una vez realizadas las modificaciones en la dinámica hídrica del modelo FACET se logró simular la dinámica de un bosque tropical con inundaciones estacionales, específicamente el bosque de Caparo, caracterizado por la presencia de tres posiciones fisiográficas banco, sub-banco y bajo. El ajuste, no obstante, varió con la posición. En banco y sub-banco los resultados obtenidos en la simulación de los distintos parámetros muestran un ajuste muy

bueno respecto a lo observado en las parcelas permanentes. Por el contrario en bajo el ajuste es menor.

Al simular la dinámica del bosque para un período de 500 años se encontró que se corresponde a la composición esperada para un bosque no intervenido por un largo período. En los primeros 200 años observamos una gran variación en densidad y área basal, hasta que se alcanzaron valores similares a los observados en campo. En general, para banco y bajo, en los primeros periodos se en-

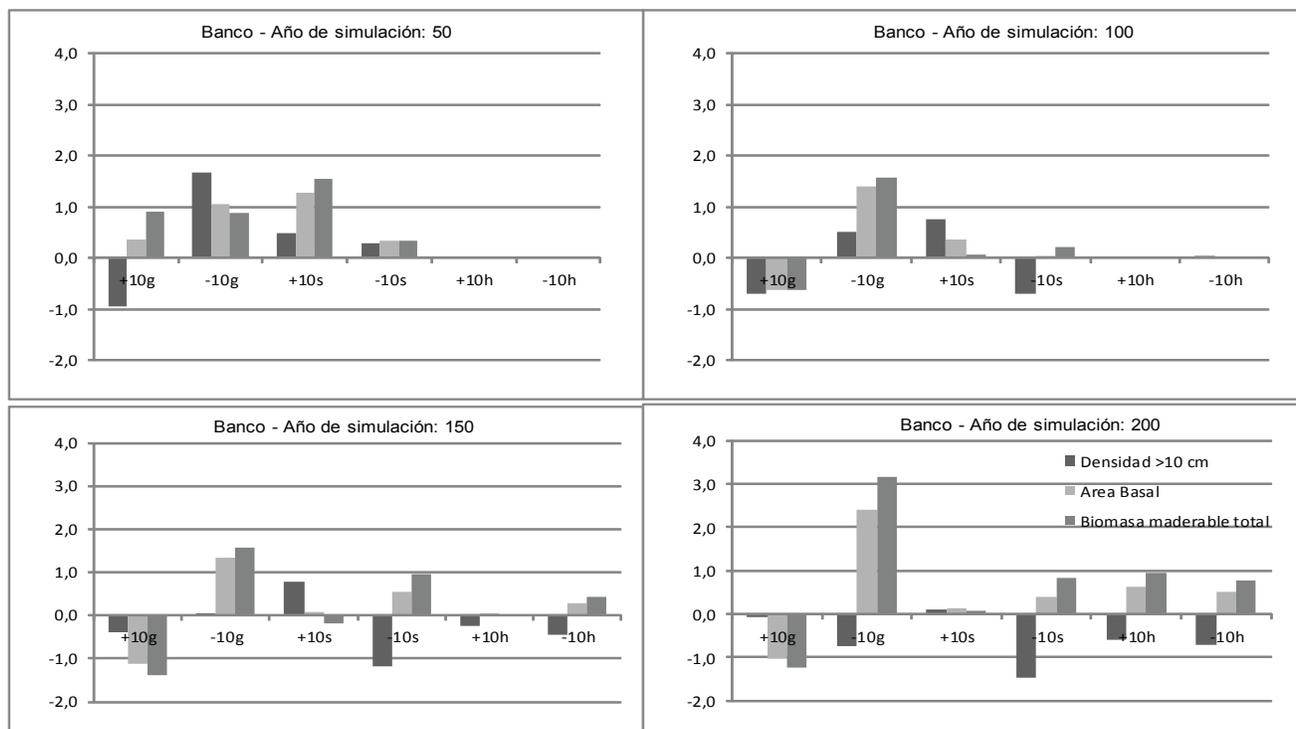


Figura 9. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica banco.

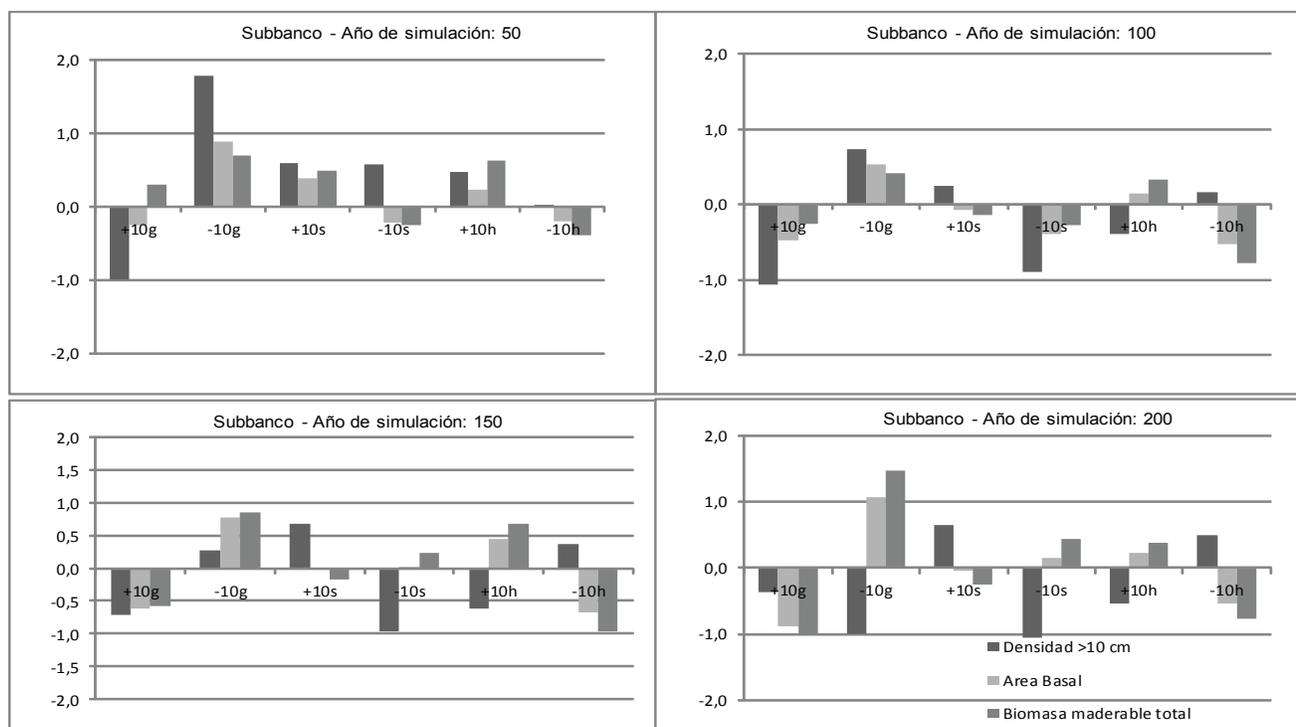


Figura 10. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica subbanco.

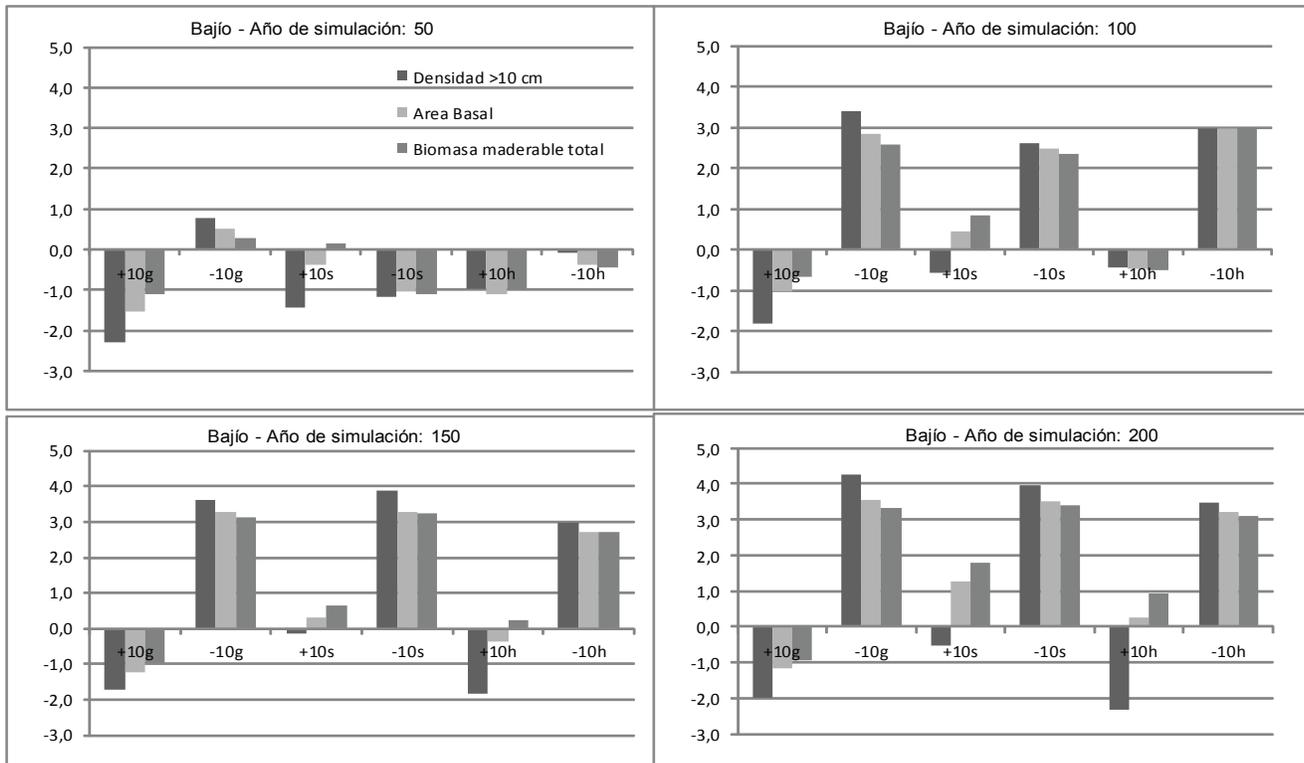


Figura 11. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica bajo.

contró que el mayor IV corresponde al grupo de las pioneras, que va decreciendo en el tiempo y dando paso a especies correspondientes a tolerantes intermedias, hasta llegar a un rodal dominado por tolerantes y tolerantes intermedias grandes.

El análisis de sensibilidad mostró que el modelo es más sensible a cambios en las tolerancias a días secos y saturados, que son justamente los parámetros para los que se hicieron las adaptaciones del modelo FACET y uno de los elementos que determinan la dinámica de los bosques de la zona en estudio.

La capacidad del FACET modificado para simular la heterogeneidad de los rodales con cierta resolución permite su utilización para simular las consecuencias de la explotación forestal.

5. Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al financiamiento del Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes a través del proyecto FO-624-06-01-B.

6. Referencias bibliográficas

- ABBOTT-WOOD, C. 2002. Landscape forest modeling of the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Trabajo de grado. Maestría en Environmental Science. University of North Texas. Denton, USA. 158 p.
- ACEVEDO, M.F. 2006. FACETA: an individual-based model for forest landscape simulation. USER's Guide V 1.0.0. Department of Geography & Institute of Applied Sciences. University of North Texas. Denton, Texas. (mimeo).
- ACEVEDO, M.F., S. PAMARTI, M. ABLAN, D.L. URBAN y A. MIKLER. 2001. Modeling forest landscapes: parameter estimation from gap models over heterogeneous terrain. *Simulation* 77: 53-68.
- ARETS, E.J.M.M., B. (L.H.) van ULFT, P. D. PHILLIPS, P. van der HOUT, R.J. ZAGT y P. R. van GARDINGEN. 2005. A spatially explicit individual-based tree dynamics model for a tropical rain forest community in central Guyana. In: *Long-term Responses of Populations and Communities of Trees to Selective Logging in Tropical Rain Forests in Guyana*. E.J.M.M. Arets (ed). Tropenbos-Guyana Series 13. Tropenbos-Guyana Programme, Georgetown, Guyana. pp 57-96.

- BALDOCEDA, R. 1996. Aplicación de un modelo de simulación para predecir la respuesta de un bosque tropical al aprovechamiento: Un caso de los Llanos Occidentales Venezolanos. Trabajo de grado. Maestría en Gestión de Recursos Naturales Renovables y Medio Ambiente. Cidiat, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 145 p.
- BELLO, N. 1996. Relación entre la productividad del bosque y el contenido de nitrógeno y la textura del suelo en varias zonas de vida de Venezuela. Trabajo de grado. Maestría en Manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 72 p.
- BONAL, D., D. SABATIER, P. MONTPIED, D. TREMEAUX y J. M. GUEHL. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124:454-468.
- BONAN, G. B., H. H. SHUGART y D. URBAN. 1990. The sensitivity of some high-latitude boreal forests to climatic parameters. *Climatic Change* 16: 9-29.
- D'JESUS, A., A. TORRES L. y H. RAMÍREZ. 2001. Consecuencias de la explotación maderera sobre el crecimiento y el rendimiento sostenible de un bosque húmedo deciduo en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 45(2): 133-143.
- DELGADO, L. 2000. Modelos de simulación a diferentes escalas de la dinámica del bosque tropical. Reserva Forestal Imataca. Sector Central. Trabajo de grado. Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad Nacional Experimental de Guayana. Puerto Ordaz, Venezuela. 179 p.
- DELGADO, L., M.F. ACEVEDO, H. CASTELLANOS, H. RAMÍREZ y J. SERRANO. 2005. Relaciones alométricas y patrones de crecimiento para especies de árboles de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia* 30: 275-283.
- DOYLE, T. W. 1981. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rainforest: an application of a tropical forest succession model. In: *Forest Succession: concepts and applications*. West D. C., Shugart H. H. y D. B. Botkin (eds.) Springer-Verlag. New York. USA. 517 p.
- EWEL, J.J., A. MADRIZ y J. TOSSI. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, Venezuela. 216 p.
- FERNÁNDEZ-GRAY, Y. 1995. Aplicación de modelos de base individual a bosques tropicales americanos: un caso de la Guayana venezolana. Trabajo de grado. Maestría en Ecología Tropical. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 179 p.
- FRANCO, W. 1982. Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, estado Barinas. Instituto de Silvicultura, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 183 p.
- HUBER, O. y C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. Marnr. Caracas, Venezuela.
- JORGENSEN, S. E. y G. BENDORICCHIO. 2001. *Fundamentals of ecological modelling*. Third Edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. 389 p.
- KAMMESHEIDT, L. 1998. Stand structure and spatial pattern of commercial species in logged and unlogged Venezuelan forest. *Forest Ecology and Management* 109: 163-174.
- KAMMESHEIDT, L. 2000. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecologica* 21: 37-48.
- KAMMESHEIDT, L., P. KÖHLER y A. HUTH. 2001. Sustainable timber harvesting in Venezuela: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 38: 756-770.
- KOZLOWSKI, T.T. 1979. *Tree Growth and environmental stresses*. University of Washington Press, Seattle, USA. 194 p.
- KOZLOWSKI, T.T., P.J. KRAMER y S.G. PALLARDY. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra. 657 p.
- LARCHER, W. 1995. *Physiological plant ecology*. Tercera edición. Springer, Berlin, Alemania. 506 p.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Vol. II. Editorial Alambra Mexicana. México, México. 191-240 pp.
- RAMÍREZ, H. 1995. Aplicación de un modelo de simulación de base individual a la dinámica del bosque tropical: un caso de los llanos occidentales venezolanos. Trabajo de grado. Maestría en Manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 64 p.
- RAMÍREZ, H., A. TORRES y M. ACEVEDO. 1997. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los llanos occidentales venezolanos. *Ecotrópicos* 10: 9-20.
- RAMÍREZ, H., M. ABLAN, A. TORRES y M. ACEVEDO. 2006. Simulación de la dinámica de un bosque tropical en los llanos occidentales de Venezuela. *Interciencia* 31: 101-109.
- RAMÍREZ, H., M. ACEVEDO, M. ATAROFF y A. TORRES. 2009. Crecimiento diamétrico de especies arbóreas

- en un bosque estacional de los llanos occidentales de Venezuela. *Ecotrópicos* 22(2): 46-63.
- TORRES, A. 1975. Ensayo de especies latifoliadas en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, edo. Barinas, Venezuela. Trabajo de grado. Maestría en manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 206 p.
- TORRES, A., L. RODRÍGUEZ P., J. LEÓN, M. QUIJADA, R. ROJAS, M. PLONCZAK, H. RAMÍREZ, L. LUGO, S. REYES, J. GUEVARA y O. CARRERO. 2001. Visión estratégica de la Estación de Investigación Caparo. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 73 p.
- URBAN, D.L. 2010. Landscape Dynamics. Prelude: On Ecological Models. En línea: <http://www.nicholas.duke.edu/landscape/> [Consultado el: 22/04/2010].
- URBAN D. L. 1993. A User's Guide to ZELIG version 2. Department of Forest Sciences. Colorado State University. Fort Collins, Co, USA. 77 p.
- URBAN, D.L. y C. MILLER. 1996. *Modeling sierran forests: capabilities and prospectus for gap models*. Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress, vol. III, Assessments and scientific basis for management options. Davis: University of California, Centers for Water and Wildland Resources. 12 p.
- URBAN, D.L., M.F. ACEVEDO y S.L. GARMAN. 1999. Scaling fine-scale processes to large-scale patterns using models derived from models: Meta-models. In: *Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications*. D.J. Mladenoff y W.L. Baker (eds.). Cambridge University Press. Cambridge, New York, EEUU. 70-98 pp.
- URBAN, D.L., C. MILLER, P.N. HALPIN y N.L. STEPHENSON. 2000. Forest gradient response in Sierran Landscapes: the Physical Template. *Landscape Ecology* 15: 603-620.
- VEILLON, J. P. 1977. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1950 hasta 1975. In: *Conservación de los Bosques Húmedos de Venezuela*. L.S. Hamilton (ed.). Sierra Club-Consejo de Bienestar Rural. Caracas, Venezueal. 67-112 pp.
- VEILLON, J.P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29: 5-20.
- VINCENT, L. 1970. Estudio sobre la tipificación del bosque con fines de manejo de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Trabajo de grado. Maestría en Manejo de Bosques. Cefap, Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 255 p.
- VITOUSEK, P.M. y R.L. STANFORD Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- WADSWORTH, F. 2000. Producción Forestal para América Tropical. Departamento de Agricultura de los EE.UU. Servicio Forestal. Manual de Agricultura. Washington DC, EEUU. 563 p.