

REVISION SOBRE MODELOS DE SIMULACION
EN BOSQUES NATURALES

Aleide Linares M. ¹

RESUMEN

El bosque natural es un sistema unitario (componentes, flujos e interrelaciones), que puede estar enmarcado dentro de un modelo, el cual puede determinar algún aspecto de interés del bosque en un momento dado. Las técnicas de modelaje requieren de grandes cantidades de datos y un modelo que sea adecuado al sistema bosque en estudio. Esto se ha logrado a través de diferentes modelos de simulación, que se han clasificado según dos enfoques diferentes: Los modelos de crecimiento usados para determinar el rendimiento y producción del bosque y dictar pautas al manejo. Los modelos de dinámica de crecimiento usados para dar detalles sobre los procesos ecológicos que definen la dinámica del desarrollo y el comportamiento del bosque, y se dividen en: modelos de sucesión forestal y modelos de procesos. Los modelos de sucesión forestal se basan en la creación de claros en el bosque por la acción de los disturbios, lo que genera los estadios sucesionales. Estos modelos han sido muy exitosos y de amplia aplicación. Los modelos de procesos son creados para simular los procesos biológicos, físicos y químicos que ocurren en el árbol o en el bosque y han sido poco utilizados en el manejo forestal.

Palabras clave: Modelos de simulación, bosque natural, crecimiento, sucesión forestal, dinámica de bosques.

¹ Aleide Linares M. Ingeniero Forestal, M. Sc. Manejo de Bosques. Doctorante en Ecología Tropical.

REVIEW OF THE SIMULATION MODELS
OF THE NATURAL FOREST

Aleide Linares M.

ABSTRACT

The natural forest is a unitary system (components, flow and interrelations) that can be framed within a model which can determine some interesting aspect of the forest in a given moment. The modeling techniques require big amounts of data and a model adequate to the system of the studied forest. This has been achieved through different simulation models which have been classified according to two different approaches: The growth models used to determine the forest yield and production and to dictate guidelines to the management. The growing dynamics models used to give details about the ecological processes that define the development techniques and the forest behaviour, and they are divided in: forest succession models and processes models. The forest succession models are based in the creation of gaps in the forest through the disturbances action which generates succeeding stages. These models have been very successful and widely applied. The processes models are created to simulate the biological, physical and chemical processes that occur in the tree or the forest and have been of little use in the forestry management.

Key words: simulation models, natural forest, growth, succession, dynamics.

REVISTA FORESTAL LATINOAMERICANA 27/2.000

REVISION SOBRE MODELOS DE SIMULACION
EN BOSQUES NATURALES

Aleide Linares M.

1. INTRODUCCION

En el campo forestal se tiene una larga trayectoria en el uso de métodos y modelos cuantitativos, especialmente para determinar crecimiento y producción de los bosques que están bajo manejo, con el objeto de tomar decisiones en la administración y gerencia del recurso forestal. Es así como se ha hecho necesario e importante el uso de herramientas como: modelos de simulación e investigación y análisis de sistemas para complementar e integrar toda la información y, así, optimizar la planificación.

La incorporación de las computadoras en la planificación forestal, es un formidable paso para procesar grandes cantidades de datos, tan variables y complejos como lo es el bosque en sí mismo. La implementación y uso de modelos para analizar toda esta complejidad ha aumentado la confiabilidad y precisión de la información. Un modelo encierra ecuaciones matemáticas, valores numéricos y la lógica necesaria para conectar la información en una ruta con sentido, en códigos requeridos por el computador para su procesamiento (Vanclay, 1995).

Los modelos de simulación no resuelven los problemas reales, simplemente especifican las soluciones potenciales (Hoganson y Burk, 1997) y, además, presentan la ventaja de ser manipulados de diferentes maneras, donde el problema real se transforma en un problema estructurado para su posterior procesamiento y análisis. Es evidente, que en ecosistemas tan complejos como los bosques naturales los modelos cuantitativos sean tan necesarios, fundamentalmente si los bosques están bajo un régimen de manejo, donde se busca conocer el volumen de madera a extraer, ciclos de corta, impactos de la explotación, tratamientos silvícolas y los diferentes procesos en que esta envuelto el sistema.

Hace aproximadamente 200 años se crearon las tablas de rendimiento y producción forestal. Fue en la década del 60 que se reportaron los primeros modelos de crecimiento y rendimiento (Buckman, 1962; Clutter, 1962, citados por Vanclay, 1995), pero fue Leslie (1945) quien dio los primeros pasos para darle un tratamiento matemático a las poblaciones naturales, lo cual ha sido mejorado para especies arbóreas por Hartshorn (1975). En cuanto a la dinámica del bosque fue Horn (1975; 1976), que formuló modelos partiendo de los procesos Markovianos. Este avance generó la creación de nuevos modelos de simulación para bosques naturales (Botkin et al., 1972; Levin y Paine, 1974; Shugart y West, 1980; Vanclay, 1989; Urban et al., 1991; Bossel, 1991; Bossel y Krieger, 1991; Acevedo et al., 1995a, 1995b).

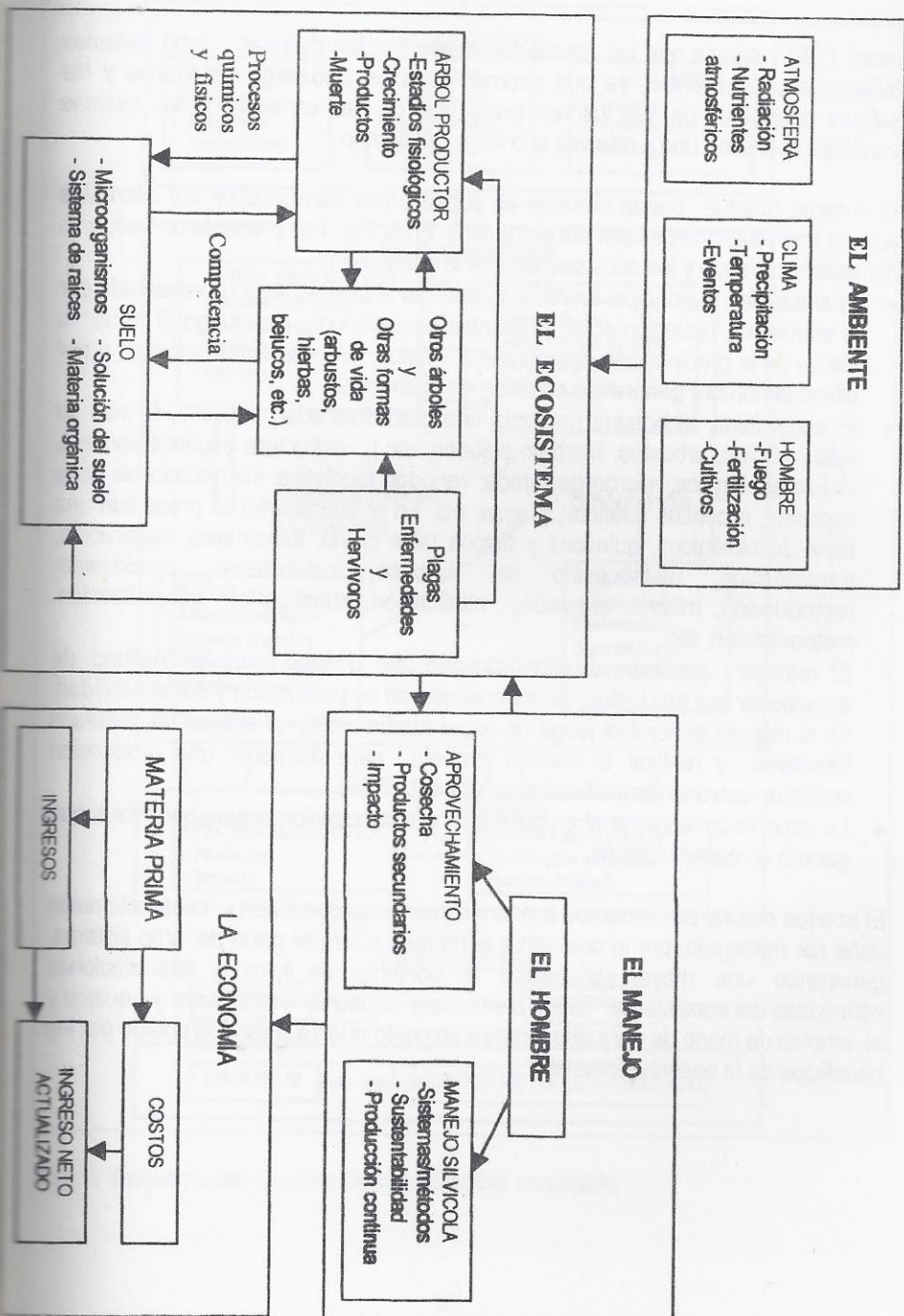
En el presente trabajo se hará una revisión de algunos modelos de simulación en bosques naturales, tomando como punto de partida el bosque como un sistema natural dividido en subsistemas, cuyas variables de estado cambian significativamente a través del tiempo. Algunas de ellas, la biomasa aprovechable (la madera) y la estimación del crecimiento y producción han tenido especial interés en el pasado. En la actualidad se trata de estructurar y modelar mayor cantidad de variables para conocer mejor al bosque. Se han desarrollado una gran cantidad de modelos de simulación para los bosques naturales que se analizarán bajo dos enfoques diferentes:

- modelos de crecimiento y producción del bosque, usados para la planificación y toma de decisiones en el manejo forestal,
- modelos de dinámica de crecimiento, que dan detalles de los procesos ecológicos que envuelven la dinámica y desarrollo del bosque.

Muchos investigadores han tratado de modelar el bosque haciendo énfasis sólo en uno de estos enfoques, con lo cual se ha generado información incompleta, pues los modelos de crecimiento no reflejan los cambios continuos tanto en el bosque como en el manejo y los modelos de dinámica no aportan información aceptable para la toma de decisiones (Mohren y Burkhart, 1994). Así, al hacerse la revisión de los modelos se podrá determinar si el sistema Bosque esta siendo modelado en su conjunto o sólo parte de él.

2. EL BOSQUE NATURAL COMO SISTEMA

El bosque natural es un sistema unitario, capaz de autorregularse, donde existen interrelaciones entre los seres vivos y su entorno ambiental, se caracteriza por tener una determinada extensión espacial (Larcher, 1977). Presenta flujos energéticos y transferencia de materia orgánica e inorgánica y una producción primaria muy alta, particularmente los bosques tropicales (Sarmiento, 1984).



Jerez (1992) señala que las masas forestales pueden definirse como sistemas dinámicos y recurrentes, ya que ocurren cambios a lo largo del tiempo y las salidas dependen de los valores presentes de las variables y las mismas variables aparecen una y otra vez a lo largo del tiempo.

El sistema Bosque puede dividirse en subsistemas para analizar los diferentes flujos e interrelaciones existentes entre ellos. En la Fig. 1 se presenta un esquema del sistema bosque y los subsistemas que lo componen:

- *El ambiente:* la principal entrada de energía al bosque esta representada por la atmósfera, radiación solar, nutrientes atmosféricos, etc.; luego el clima, a través de la precipitación, temperatura, vientos, eventos climáticos, etc.; y por ultimo el hombre generando cambios en el ambiente.
- *El ecosistema:* el bosque presenta una gran diversidad florística, formas de vida (árboles, arbustos, hierbas, bejucos, etc.), estructura espacial variable, nichos ecológicos, microorganismos, variedad faunística, interrelaciones entre especies, procesos edáficos, plagas, etc. En el ecosistema se presentan una serie de biológicos, químicos y físicos tales como: fotosíntesis, respiración, translocación, metabolismo del carbono, catabolismo, crecimiento, reproducción, muerte, sucesión, nitrificación, humificación, mineralización, meteorización, etc.
- *El manejo:* gerencia y administración del bosque, con la finalidad de aprovechar sus productos, sin menoscabo de su producción y sustentabilidad. En el manejo el hombre juega un papel fundamental, al extraer los recursos forestales y realizar el manejo silvícola para mantener una producción continua con una rentabilidad alta (Vincent, 1993).
- *La economía:* engloba el proceso económico, relación costos-beneficios que genera el manejo forestal.

El bosque natural con recursos económicamente aprovechables necesariamente debe ser manejado, por lo cual entra el hombre a formar parte del gran sistema, generando una mayor variabilidad al conjunto de flujos e interrelaciones intrínsecas del ecosistema. Unido a esto está el uso de maquinarias y equipos y el empleo de mano de obra que acarrea un costo que va a ser solventado por los beneficios de la cosecha forestal.

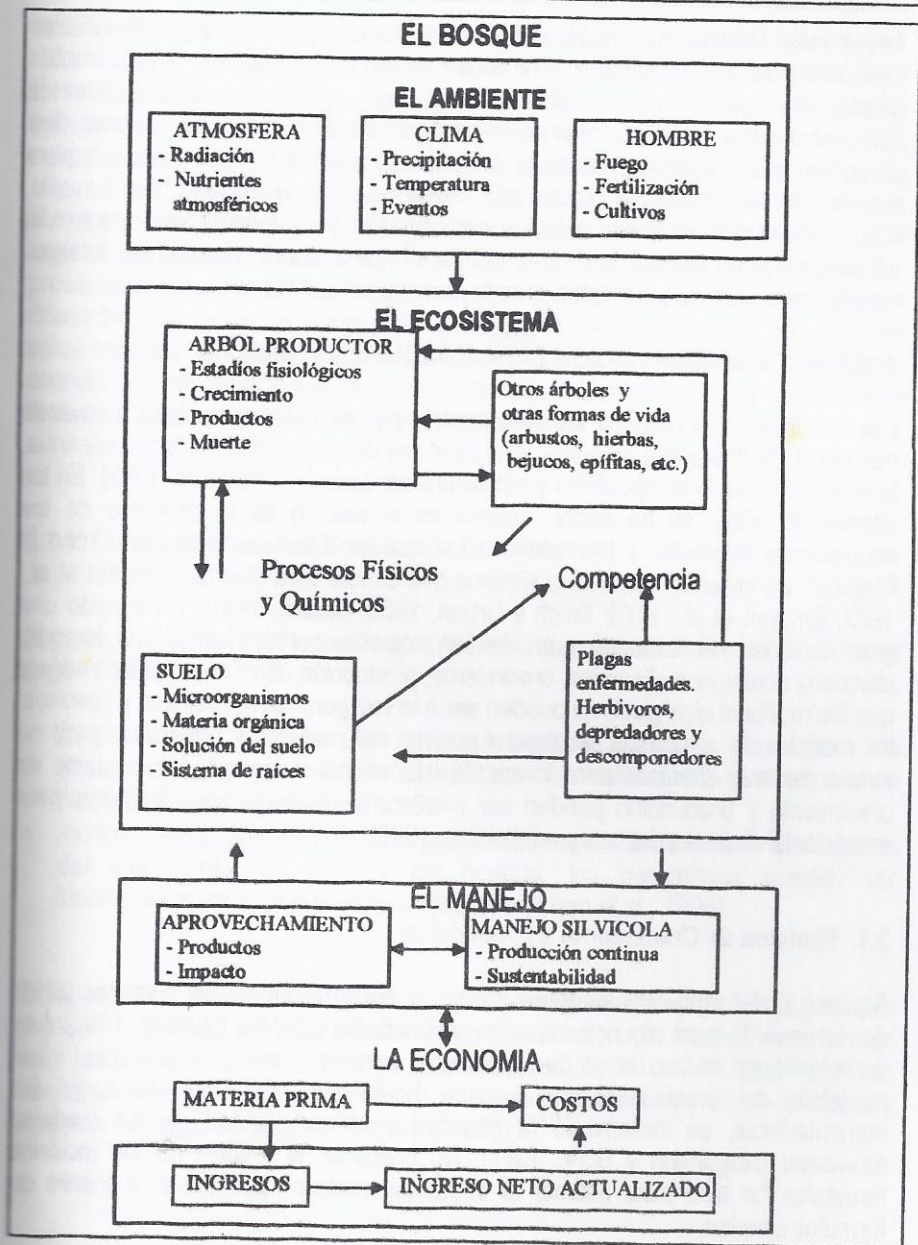


Fig. 1: Esquema del Sistema Bosque Tropical manejado.

Todos estos subsistemas están conformados por una gran cantidad de variables y procesos con interrelaciones entre ellos y dentro de los mismos, lo cual implica una enorme complejidad en todo el sistema Bosque. Esta complejidad demanda una descripción detallada de las diferentes herramientas que pueden ser utilizadas: métodos para predecir la dinámica sucesional forestal, modelos para estudiar la dinámica de crecimiento, estabilidad y elasticidad del bosque, sistemas/métodos silvícolas adecuados, métodos para evaluar el impacto del aprovechamiento forestal, instrumentos para la planificación del manejo forestal, modelos económicos para determinar la rentabilidad del manejo, etc.

3. MODELOS DE SIMULACION PARA BOSQUES NATURALES

Los ecosistemas forestales se caracterizan por su gran dinamismo, formando mosaicos de diferentes especies, con patrones de renovación en forma continua, lo cual influye en la composición y estructura del bosque (Whitmore, 1982). En los últimos 30 años, se ha hecho énfasis en el estudio de la dinámica de los ecosistemas forestales y los mecanismos que controlan su crecimiento, con la finalidad de crear un modelo o sistema que simule esta dinámica (Botkin et al., 1972; Shugart et al., 1973; Smith y Urban, 1988; Bossel, 1991). Ha surgido una gran variedad de modelos que simulan algunas características del bosque, procesos ecológicos, dinámica, crecimiento, producción, etc. Levins (1966) señala que los modelos biológicos no pueden ser a la vez generales, realistas y precisos; los modelos de procesos ecológicos pueden ser realistas y generales, pero no suficientemente precisos para tomar decisiones en el manejo; los modelos de crecimiento y producción pueden ser precisos y realistas, pero limitados para entender la dinámica del bosque (Vanclay, 1995).

3.1. Modelos de Crecimiento y Producción

A principio del siglo XIX, surge en Europa la construcción de las primeras tablas de rendimiento para algunas especies arbóreas importantes (Vuokila, 1965). Las características de las tablas de rendimiento persiste como un status quo en el modelaje del crecimiento del bosque hasta los años 50. Al surgir las computadoras, se incrementó la cantidad y la complejidad de los modelos forestales (Hoganson y Burk, 1997). No obstante, el énfasis de los modelos forestales ha sido para estimar la cuota de madera permisible, a través de fórmulas simples.

Los modelos de crecimiento y producción se han considerado como la continuación de las tablas de rendimiento. Las mediciones de campo de variables como: altura, diámetro y densidad, permitieron elaborar modelos de producción

con detalles sobre la estructura espacial del bosque y de árboles individuales. Con el pasar del tiempo se fueron desarrollando modelos de todo el rodal forestal, modelos de clases diamétricas o de edad y modelos de árboles individuales, los cuales reportan información sobre volumen de los fustes, estructura del rodal, rendimientos en una condición particular, evaluación de alternativas silvícolas y toma de decisiones en el manejo forestal (Mohren y Burkhart, 1994; Vanclay, 1995). El desarrollo de estos modelos requiere el registro de grandes cantidades de datos, por largos períodos de tiempo, provenientes de parcelas permanentes, que cubren gran variedad de sitios y diferentes regímenes de manejo. Sin embargo, la principal dificultad en el uso de estos modelos es que no permiten predecir cambios en las tasas de crecimiento cuando ocurren variaciones en las condiciones ambientales, ni dan detalle sobre la dinámica del bosque (Mohren y Burkhart, 1994).

3.1.1. Clasificación de los Modelos de Crecimiento

Hoganson y Burk (1997) clasifican a los modelos de crecimiento y producción según su objetivo (Fig. 2) en:

- *modelos predictivos*: simulan el crecimiento a través de ecuaciones de procesos biológicos y ajustes estadísticos, con información proveniente de parcelas permanentes (García, 1994).
- *modelos explicativos*: se construyen considerando los mecanismos básicos del crecimiento del árbol y del bosque, los parámetros pueden ser identificados por experimentos simples (Perttunen et al., 1996).

Estos modelos se han desarrollado desde niveles pequeños (árbol) hasta niveles grandes (paisajes); los más usados en la planificación del manejo forestal han sido los modelos predictivos. Los modelos predictivos se han clasificado en modelos de rodal, modelos de clases o tamaños, modelos de árbol individual y modelos de grupo de árboles (Vanclay, 1995).

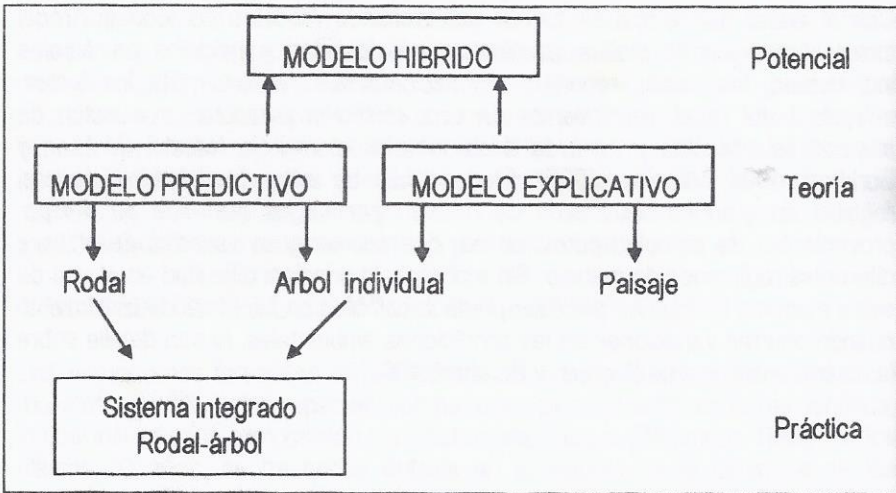


Figura 2: Clasificación de los modelos de crecimiento según su objetivo. Fuente: Hoganson y Burk (1997)

Modelos de Rodal

Estos modelos reportan los parámetros para todo el rodal o una parte importante del mismo, como total de árboles, área basal y volumen, con el objetivo de predecir el desarrollo de la masa forestal en conjunto. Jerez (1992) señala que algunos investigadores (Clutter, 1963; Schumacher y Coile, 1964; Pienaar y Turnbull, 1973) han trabajado empleando regresión múltiple o ecuaciones diferenciales para estimar y predecir la tasa de crecimiento y producción de los rodales, con resultados satisfactorios.

En los modelos de rodal el rendimiento del bosque puede ser tabulado por edad, sitio o densidad del rodal, para una o varias especies arbóreas. Las estimaciones de crecimiento y producción asumen cierto régimen de manejo con proyecciones futuras.

Larsen (1994), propone los modelos de crecimiento dinámico, como un complemento de los modelos de crecimiento del rodal; que sirven para explorar los cambios en la estructura del bosque bajo condiciones naturales con o sin disturbio o bajo tratamientos silvícolas. Son una herramienta útil para implementar sistemas silvícolas y se adapta a las condiciones del bosque y a los objetivos del

silvicultor. Las ecuaciones utilizadas son bastante simples y de fácil calibración para nuevas áreas y nuevas especies.

En la Fig. 3 se presentan los componentes de este modelo. Se utiliza un conjunto de datos provenientes del bosque a modelar y se les da entrada a los registros de las variables (diámetro, altura, medidas de la copa, variabilidad espacial, etc.).

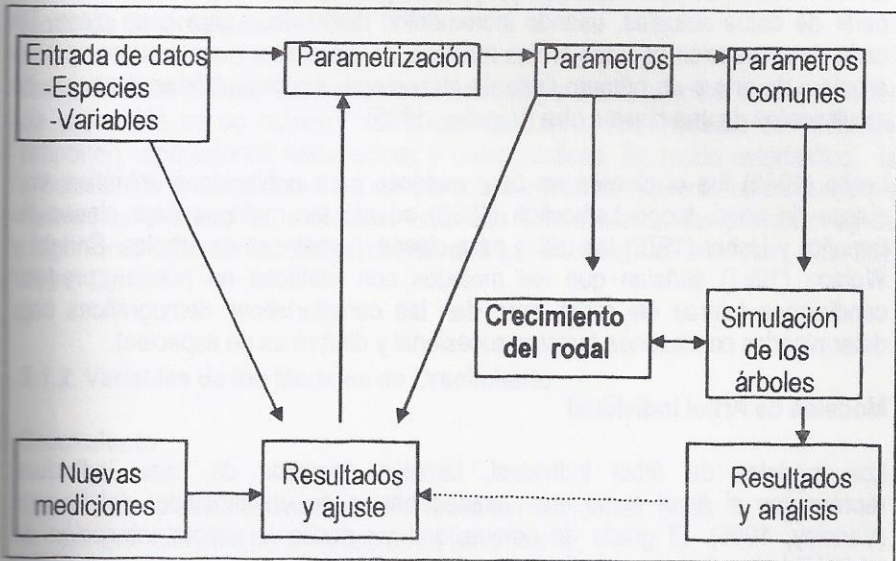


Figura 3: Esquema de la interacción entre los componentes de un modelo de crecimiento dinámico. Fuente: Larsen (1994).

El módulo de parametrización usa la información de los parámetros calculados para el rodal. La parte de resultado y análisis está enmarcada dentro de un paquete estadístico. Los parámetros pueden ser ajustados a partir de nuevas mediciones, con mayor exactitud. Este proceso se puede repetir por largos periodos de tiempo (ciclo de vida, ciclo de corta, tratamientos silvícolas, etc.). Este proceso se puede repetir por largos periodos de tiempo (ciclo de vida, ciclo de corta, tratamientos silvícolas, etc.)

Modelos de Clases

Estos modelos trabajan con diferentes tipos de clases: cohortes, grupos de árboles, edades, tamaños, diámetros, etc., consideran el rodal en términos de número de árboles por unidad de área y por la clase seleccionada. Los modelos

de clases han sido muy populares para los bosques tropicales. El modelo GHAFOSIM, para el bosque de Ghana (Alder, 1990) usó 13 clases diamétricas para cada grupo de especies, con categorías de sombra y luz para cada clase. El movimiento entre clases y la mortalidad fue estimado directamente de los datos obtenidos de las parcelas permanentes.

En los modelos se usan tablas de proyección para predecir la producción futura a partir de datos actuales, usando incrementos diamétricos para cada clase. La tabla de proyección se basa en las matrices de transición, pues asumen que un árbol va de uno a un número finito de clases con una probabilidad conocida de movimientos de una clase a otra (Vanclay, 1995).

Leslie (1945) fue el pionero en usar matrices para poblaciones animales, con clases de edad, luego Lefkovitch (1965) adaptó las matrices para clases de tamaño y Usher (1972) las utilizó para clases diamétricas de árboles. Enright y Watson (1991) señalan que los métodos con matrices no pueden predecir condiciones futuras del rodal, pero dan las características demográficas bajo determinadas condiciones (estatus sucesional y dinámicas de especies).

Modelos de Arbol Individual

Los modelos de árbol individual, también llamados de base individual, representan el árbol como una unidad básica de un simulador del bosque (Vanclay, 1995). El grado de complejidad va desde la simple tabulación de probabilidades de que un individuo sea reemplazado por otro, hasta los modelos extremadamente detallados que incluyen geometría tridimensional de diferentes especies con diferentes tamaños (Shugart y West, 1980). Este tipo de modelo ha sido muy utilizado para proyectar el crecimiento y rendimiento en rodales mixtos; también ha tenido éxito en ecología, tomando las historias de vida cada individuo en una comunidad e integrando esos comportamientos individuales para simular el del ecosistema (Haight y Monserud, 1990; Horn et al., 1989).

Estos modelos se han dividido en dos categorías: espacialmente dependientes y espacialmente independientes. Los modelos espacialmente dependientes son poco relevantes para los bosques tropicales, actúan sobre dos dimensiones de competencia, donde los atributos iniciales del árbol y del rodal son generados según la ubicación de cada árbol. El crecimiento se simula en función del tamaño del árbol, la calidad de sitio y la competencia con sus vecinos. Proporcionan información detallada sobre la estructura del rodal y simulan procesos biológicos y tratamientos silvícolas (Jerez, 1992).

Los modelos espacialmente independientes simulan el crecimiento del árbol, como una función del tamaño actual y de las variables del rodal. Usualmente describen el rodal a través de los datos de árboles individuales referidos a los componentes básicos: ingreso, crecimiento de sobrevivientes y mortalidad, pero sin especificaciones de la ubicación del árbol. Ofrecen una eficiente alternativa para predecir la producción forestal (Ramírez, 1995; Vanclay, 1995).

Modelos de Grupo de Arboles

Estos modelos simulan un conjunto de árboles para una cohorte, donde el factor de expansión es un número real mayor que cero. Los modelos son flexibles proponen operaciones estocásticas y determinísticas. En modo estocástico, la predicción de probabilidades es comparada a través de números aleatorios, para determinar el futuro de la cohorte. En modo determinístico, las predicciones de crecimiento representan proporciones que se incrementan en 1 cm (Vanclay, 1991; 1994).

3.1.2. Variables de los Modelos de Crecimiento

Crecimiento

El crecimiento se ha estimado de diferentes formas (Jerez, 1992):

- extrapolaciones a partir de tablas de rendimiento,
- proyección en base a ecuaciones diferenciales, en las cuales la tasa de crecimiento se expresa como una función de la edad, calidad de sitio y densidad, por ejemplo la ecuación logística o la ecuación de Chapman-Richards (Richards, 1959; Shifley y Brand, 1984),
- ecuaciones de regresión, cuyo poder descriptivo del crecimiento se deriva de la correlación observada entre una variable respuesta (usualmente el incremento diamétrico) y ciertas variables independientes: edad, índice de competencia, índice de sitio, etc.,
- matriz de transición de probabilidades (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965; Usher; 1966; 1972), en donde los árboles se agrupan según clases de edad o tamaño y se determina la probabilidad de paso de una clase a otra en periodos fijos.

Los modelos de crecimiento predicen el incremento y tamaño futuro del diámetro del fuste o del área basal. No hay una ecuación específica para el crecimiento del árbol, eso va a depender de la especie, condiciones del sitio, densidad, tamaño de los individuos, aspectos genéticos, etc., sin embargo, la ecuación de von Bertalanffy (1957, citado por Vanclay, 1995) se ha generalizado para el

incremento diamétrico, a partir de ella se han hecho muchas modificaciones para determinar el crecimiento.

El modelo PROGNOSIS (Wykkof, 1990, citado por Vanclay, 1995) asume el incremento diamétrico como:

$$\log(\Delta D) = S + C + \beta_1 \log(D) + \beta_2 D^2$$

donde D es el diámetro a la altura de pecho, S es función de la pendiente, aspectos ambientales y relieve y C es función del radio de la copa, competencia y tamaño relativo del árbol.

Mortalidad

Monserud (1976) y Hamilton (1986), citados por Vanclay (1995) sugieren que es inapropiado estimar la mortalidad relativa usando funciones lineales y proponen una función logística:

$$P = e^{f(x)} / (1 + e^{f(x)})$$

donde P es la probabilidad de sobrevivir y f(x) es una función del diámetro, altura, edad, copa, defectos y área basal y la mortalidad esta dada por: $M = 1 - P$

Vanclay (1995) señala que las probabilidades de muerte pueden ser implementadas determinística o estocásticamente. Un número aleatorio puede ser utilizado para resolver la suerte de un árbol. La mortalidad ocasionada por el aprovechamiento forestal o por los tratamientos silvícolas puede ser calculada como una probabilidad de muerte, igualmente el deterioro causado por la explotación sobre la vegetación, el suelo, el área basal, etc., a través de la siguiente:

$$P = (1 + e^{f(x)})^{-1}$$

donde f(x) es una función de las variables a evaluar (mortalidad, deterioro o tratamientos silvícolas).

Regeneración

La regeneración se ha dividido en dos etapas (Vanclay, 1995):

- regeneración inicial, donde se evalúan las plantas menores de 1 m de altura,
- regeneración avanzada, para árboles desde 1 m hasta 3 m de altura o hasta 10 cm de diámetro.

Para tales regeneraciones se han creado diferentes tipos de modelos los cuales pueden ser estáticos o dinámicos:

- el modelo estático asume una cantidad constante de regeneración para cada período de tiempo o como un incremento que se acumula en las clases superiores,
- el modelo dinámico ajusta la regeneración de acuerdo a las condiciones del bosque.

Producción Forestal

Los modelos de crecimiento calculan la producción para rodales individuales bajo varios regímenes, lo cual involucra la escala espacial y temporal de la producción forestal. Para los bosques tropicales la producción se basa en el tiempo de paso del crecimiento de una clase de tamaño a otra. En los bosques no coetáneos se usa el ciclo de corta, el cual se proyecta para predecir el volumen aprovechable (Vanclay, 1995)

3.2. Modelos de Dinámica del Bosque

En los últimos 30 años se ha desarrollado una gran variedad de modelos que simulan la dinámica de crecimiento del bosque natural. Bossel (1991) los ha clasificado como:

- modelos explicativos: se basan en el hecho de que los modelos reales están compuestos por variables de estado (biomasa, pool de nutrientes, etc.) encadenadas por procesos (tasas de cambio de las variables de estado; asimilación, respiración, absorción de nutrientes, etc.) en un sistema estructurado que puede contener procesos de retroalimentación. El comportamiento dinámico de estos sistemas esta determinado por a) las influencias exógenas sobre sí mismo, y b) la autodinámica resultante de la propia estructura del sistema, lo cual al principio puede no estar relacionada con las entradas exógenas.

- modelos estadísticos descriptivos: se basan en tres supuestos: a) el enfoque estadístico funciona satisfactoriamente y están bien estructurados metodológicamente, b) se conoce poco del funcionamiento interno del sistema real (el bosque natural), y c) los sistemas biológicos reales (ecosistemas) son demasiado complejos cuando se han tratado de describir con modelos de simulación.

En la actualidad, los argumentos de los modelos descriptivos se han superado, ya que se cuenta con bastante información de los procesos fisiológicos de las especies del bosque, y con computadoras más rápidas y mayor poder para construir y procesar modelos complejos. A partir de este razonamiento un número significativo de modelos se ha creado (Cuadro 1) con la finalidad de representar los procesos de crecimiento y la dinámica de desarrollo de los bosques naturales, bajo dos contextos diferentes:

- la dinámica sucesional, determinada por los procesos de competencia interespecífica y cambios en la estructura espacial y temporal de la vegetación, debido a la acción de los disturbios que generan claros en el bosque (Botkin et al., 1972; Shugart, 1984; Solomon, 1986; Smith y Urban, 1988)
- la dinámica de crecimiento, determinada por los procesos fisiológicos a nivel del árbol y los procesos biológicos, químicos y físicos a nivel del ecosistema (Bossel, 1986; Bossel y Schäffer, 1989; Bossel et al., 1991; Running y Coughlan, 1988)

3.2.1. Modelos de Sucesión Forestal

Acevedo (1980) señala que la corriente del pensamiento ecológico percibe las poblaciones y comunidades como ecosistemas sometidos a disturbios repetitivos. La forma del disturbio y la estructura dinámica que generan los procesos transitorios han sido estudiados de diferentes maneras (Caswell, 1978; Levin, 1978; Paine, 1979); pero ha sido el modelo de Horn (1975) quien ha captado la esencia de la dinámica de los bosques a través de los procesos de Markov, como el reemplazo probabilístico de las diferentes especies en los espacios recién abiertos y el comportamiento asintótico del crecimiento de los árboles.

El modelo Markoviano propuesto por Horn puede explicar los eventos *relativamente predecibles de la sucesión como resultado de los procesos de muerte y colonización de cada especie*, en el cual se presta más atención a los procesos subyacentes (competencia) que a las propiedades emergentes de la comunidad. Los modelos Markovianos han sido usados para analizar la dinámica del bosque simplificando el efecto de las condiciones ambientales sobre la demografía y el crecimiento (Usher, 1992)

3.2.1.1. Clasificación de los Modelos de Sucesión Forestal

En la actualidad prevalecen dos maneras para modelar la sucesión y dinámica del bosque: los modelos de claros y los modelos de transición (Acevedo et al., 1995a; 1995b).

Modelos de Claros

Los modelos de claros se basan en el concepto de que un bosque es un mosaico de parches, con un árbol del dosel dominando cada parche. Al morir este árbol se forma un claro y el microambiente del bosque cambia y llega más luz al sotobosque. Comienzan a variar los factores abióticos (temperatura, humedad del suelo, tasa de mineralización) y una cohorte de plántulas se establece conjuntamente con árboles que han estado suprimidos y ahora son liberados. Estos árboles compiten y uno de ellos comienza a dominar el dosel. Cuando este árbol muere el ciclo se repite (Whitmore, 1982).

JABOWA (Botkin et al., 1972) fue el primero de los modelos de claros, desarrollado para simular la dinámica del bosque y las interrelaciones de competencia entre los árboles individuales en una unidad espacial específica.

Cuadro 1: Modelos de Simulación de Dinámica Forestal		
MODELOS	TIPO DE BOSQUE Y REGION	
REFERENCIA		
JABOWA	Madera dura del Norte (N. Hampshire)	Botkin et al., 1972
FORET	Madera dura (Tennessee)	Shugart y West, 1977
FORMIS	Planicies inundables (Mississippi)	Tharp, 1978
FORAR	Pino (Arkansas)	Mielke et al., 1978
SWAMP	Planicies inundables (Arkansas)	Phipps, 1979
BRIND	Eucalipto (Australia)	Shugart y Noble, 1981
KIAMBRAM	Bosque subtropical (Australia)	Shugart et al., 1981
FORICO	Bosque tropical (Puerto Rico)	Doyle et al., 1982
FORNITE	Madera dura del Norte (N. Hampshire)	Aber y Melillo, 1982
FORNUT	Madera dura (Carolina del Norte)	Weinstein et al., 1982
CLIMACS	Coníferas (Oregon)	Dale y Hemstrom, 1984
SILVA	Coníferas (Oregon)	Kercher y Axelrod, 1984
FORFLO	Planicies inundab. (Carolina Sur)	Pearlstine et al., 1985
FORENA	Bosques deciduos (Norte América)	Pastor y Post, 1986
FORCAT	B. deciduos (Cumberland Plateau)	Waldrop et al., 1986
FORECE	Bosques del Sur y Centro de Europa	Kienast, 1987
FOREAL	Abetos (Carolina del Norte)	Busing y Clebsch, 1987
FORSKA	Coníferas (Suecia)	Leemans y Prentice, 1987
FORENZ	Bosques mixtos (New Zealand)	DeVelice, 1988
OUTENIQUA	B. subtropical (Sur Africa)	van Daalen y Shugart, 1981
ZELIG	Madera dura (Tennessee)	Smith y Urban, 1988
LOKI	Coníferas (Alaska, Canada)	Bonan, 1989

FIRESUM	Coníferas (Montana)	Keane et al., 1989
STEPPE	Pastizales semiaridos (Colorado)	Coffin y Lauenroth, 1989
TREEDYN	Acacias-Abetos (China- Alemania)	Bossel et al., 1989
OVALIS	Madera dura (Virginia)	Harrison y Shugart, 1990
TROPFOR	Bosque tropical	Poels y Bijker, 1990
JABOWA-II	Revisión del modelo original	Botkin, 1991
SPACE	Madera dura (Carolina del Norte)	Busing, 1991
BOS	Bosques mixtos (The Netherlands)	Mohren, 1991
FORMIX	Dipterocarpaceas (Malasia)	Bossel y Krieger, 1991
FORBORS	Bosques boreales (Circunpolar)	Shugar et al., 1992
MOSAIC	Paisajes boscosos (Oregon)	Acevedo et al., 1995a

Fuentes: Bossel et al., 1991; Bossel y Krieger, 1991; Poels y Bijker, 1990; Urban y Shugart, 1992; Acevedo et al., 1995a

Los modelos de claros han derivado de los de base individual y simulan el establecimiento, crecimiento y mortalidad de los individuos arbóreos de una parcela tipo, la cual corresponde en tamaño a la misma escala de un claro del dosel. Los procesos demográficos de las especies (regeneración, crecimiento y muerte), los cuales varían entre especies y tamaños, por tanto los modelos de claros son útiles para simular la dinámica de los bosques con diferentes especies y edades y para explorar teorías acerca de los patrones de la dinámica forestal a una escala de tiempo (Horn et al., 1989; Urban y Shugart, 1992).

Los modelos de claros usan relaciones funcionales para simular el establecimiento, crecimiento y sobrevivencia de los árboles. consideran los factores específicos de cada especie, tales como: mecanismos de dispersión, período de latencia, condiciones de luz, materia orgánica, nutrientes del suelo y evaluación del sitio. El crecimiento en diámetro del árbol es una curva logística definida en función del tamaño del árbol, clima, luz aprovechable, humedad del suelo y competencia. La sucesión natural de la recolonización del claro es modelada por un proceso estocástico de reemplazo árbol por árbol (método Monte Carlo). Bajo condiciones óptimas, el crecimiento anual del árbol es proporcional a la cantidad de luz solar recibida. La distribución de luz aprovechable a través del perfil vertical del bosque es una función exponencial negativa del área de la hoja y de la distribución de la luz. El estadio de crecimiento es determinístico y predecible mientras que la mortalidad y la regeneración son estocásticas (Shugart y West, 1979; Doyle, et al., 1982; Shugart y Urban, 1989; Ramírez, 1995).

Estos modelos son un medio útil para probar hipótesis ecológicas en términos de la interacción clima-vegetación (Shugart, 1984). Han sido usados para reconstruir bosques del cuaternario prehistórico, para proyectar posibles consecuencias de los cambios climáticos futuros y examinar la sensibilidad de los bosques a esos cambios (Bonan, et al., 1990).

Lo más importante de los modelos de claros ha sido fundamentalmente su aplicación tan amplia y el éxito de sus formulaciones simples que pueden ser parametrizadas rápidamente. En los Cuadros 2 y 3 se resumen los parámetros y ecuaciones comúnmente utilizadas en los modelos de claros o de base individual.

Modelos de Transición

Un modelo de transición deriva de un modelo de claros, ya que se definen estados con base en las especies, los roles funcionales y la estructura vertical. La dinámica del bosque es determinada por la simulación de la conducta promedio

de una serie de parcelas. La extracción de las características principales de la regeneración y muerte para definir los grupos o roles funcionales, va de acuerdo a los requerimientos de la regeneración en cuanto a la apertura del dosel y la capacidad de los árboles muertos de crear claros. Esto permite generar un modelo simplificado de la dinámica del bosque en términos de probabilidades de transición entre los grupos funcionales (Acevedo et al., 1995a).

El uso adecuado de los procesos Markovianos y las ecuaciones diferenciales para modelar la sucesión forestal tiene sus limitaciones, pues la historia de la vegetación no puede ser descrita por el estado actual de la misma, los tiempos no homogéneos de la matriz de transición dificultan el modelaje y la definición de estados discretos como un continuo es arbitrario. No obstante, la capacidad predictiva y de exploración de los modelos de Markov es ventajosa. El potencial para expandir la descripción de los estados, incluyendo el ambiente y los factores abióticos y el aparato teórico de los procesos Markovianos para calcular la dinámica estocástica son cada vez mejor explotados en los modelos de transición (Acevedo et al., 1995a).

Los modelos de transición simulan la dinámica del paisaje a través de proporciones cambiantes de tipos de coberturas dentro de cada celda (unidades, ecotopos) por cálculos repetitivos en cada paso de tiempo. El modelo puede interrelacionarse con información de factores ambientales proveniente de algún sistema de información geográfico, para ajustar los parámetros de la simulación.

3.2.1.2. Características de los Modelos de Sucesión Forestal

VARIABLES DE ESTADO

Las variables de estado de los modelos de claros abarca el conjunto de todos los árboles de una parcela. Cada árbol es etiquetado por especie, tamaño (altura, diámetro) y vigor (crecimiento reciente).

A través de relaciones alométricas con el diámetro, cada individuo puede estar asociado con una altura, área foliar y biomasa del leño; estos atributos son usados para definir el ambiente competitivo de la parcela. La competencia entre individuos es explícita pero indirecta. Los árboles no interactúan con los otros directamente, así cada árbol contribuye con el valor ambiental de la parcela y esta información afecta a los otros árboles. De este modo, la competencia funciona a través del lazo árbol-parcela-árbol, ocurriendo, así, la interacción árbol-árbol (Urban y Shugart, 1992).

Cuadro 2: Parámetros de las especies y del sitio necesarios para un modelo de base individual (Urban y Shugart, 1992).

Parámetros del sitio y unidades:	
T, VT (°C)	Temperaturas medias mensuales y desviación estándar interanual.
R, VR (cm)	Precipitaciones medias mensuales y desviación estándar interanual.
FC, WP (cm)	Humedad del suelo a capacidad de campo y punto de marchitez (estimado a partir de la textura y profundidad del suelo).
SF (Mg/ha/año)	Fertilidad del suelo, producción máxima de biomasa aérea (aproximada a partir de otros estudios)
Parámetros de las especies y unidades:	
Amax (año)	Edad máxima típicamente alcanzada por la especie.
Dmax (cm)	Diámetro máximo a la altura de pecho.
Hmax (cm)	Altura máxima.
G (escalar)	Tasa de crecimiento constante.
Ddmin (5,56°C base)	Grados día-mínimo.
Ddmax (5,56°C base)	Grados día-máximo.
L (rango)	Clase de tolerancia a la sombra.
M (rango)	Respuesta de humedad en el suelo.
N (rango)	Respuesta a los nutrientes.
Semilla (rango)	Tasa de establecimiento (en relación a otras especies).

Cuadro 3: Formulaciones comunes en un modelo de base individual (Urban y Shugart, 1992).

Relaciones alométricas:	
- Altura	$H=137+b_2D-b_3D^2$
donde	$b_2=2(H_{max}-137)/D_{max}$
	$b_3=(H_{max}-137)/D_{max}^2$
- Area foliar	$L=0,16094D^{2,129}$
- Biomasa leñosa	$B=0,1193D^{2,393}$
Crecimiento diamétrico:	
	$d[D^2H]/dt=rL(1-DH/D_{max}H_{max})$
asume	$L=cD^2$ y $G=rc$,
sustituyendo	$dD/dt=GD(1-DH/D_{max}H_{max})/(274+3b_2D-4b_3D^2)$
Respuesta ambiental:	
- Extinción de luz	$Q_h=Q_0 \exp(-kL(h'))$
- Resp. a la luz	$r(Q_h)=c_1(1-\exp(-c_2(Q_h-c_3)))$
- Nutrientes	$r(F)=c_1+c_2F-c_3F^2$
- Hum. del suelo	$r(M)=((M^*-M)/M^*)^4$
- Temperatura	$r(T)=4(T-T_{min})(T_{max}-T)/(T_{max}-T_{min})^2$
Mortalidad:	
-Relacionada edad	$m=4,605/A_{max}$
-Relacionada estrés	$m=0,369$

Símbolos: D=diámetro a la altura de pecho(cm); H= altura (cm); A= edad (años); Q= radiación incidente (h= altura y h'= altura >1m); G= tasa escalar de crecimiento; F= fertilidad relativa del suelo; M= índice de humedad del suelo; M*= máxima humedad tolerable; T= índice de temperatura. Los subíndices min y max son valores mínimos y máximos para la especie; K, c, y b son valores constantes.

Estructura de los Modelos

En los modelos de claros el tamaño de la parcela está definido por la zona de un árbol dominante del dosel o por el claro creado por un árbol cuando muere y cae. La parcela es considerada homogénea horizontalmente, pero la heterogeneidad vertical es simulada en términos de la altura de los árboles, por la influencia o sombra de cada árbol sobre los más pequeños de la parcela, a su vez cada árbol es influenciado por los más grandes (Urban y Shugart, 1992).

Procesos Demográficos

Los procesos demográficos computarizados para los modelos de claros son como un proceso potencial esperado bajo condiciones óptimas. El ambiente es definido en términos de luz aprovechable, humedad y fertilidad del suelo y temperatura. Los modelos de claros incorporan los procesos demográficos y los factores ambientales que los afectan, por lo cual resultan muy apropiados para estudiar la dinámica de los bosques tropicales (Ramírez, 1995)

- **Establecimiento de plantas:** es un proceso estocástico, con una probabilidad de establecimiento condicionada por el ambiente de la parcela. En cada año de simulación, la selección de las especies es determinada por la comparación de sus tolerancias ambientales (punto de compensación de luz, límites de tolerancia térmica) con las condiciones ambientales de las parcelas. Los individuos de las especies elegidas son establecidos al azar cada año con diámetros iniciales de 2 cm. La mayoría de los modelos de base individual no simulan explícitamente los detalles de la germinación de las plántulas y de la sobrevivencia inicial. A veces se incluye la propagación por estacas, se simulan las epífitas y el hábito estrangulador de algunas especies (Shugart et al., 1980; Urban y Shugart, 1992).
- **Crecimiento diamétrico:** la ecuación es una curva logística definida por parámetros específicos de las especies, la derivada de esta curva señala el incremento anual esperado para el árbol de una especie y tamaño dados. Las restricciones ambientales reducen el incremento potencial, el cual se refleja a través de funciones escalares que son específicas para cada especie (Fernández, 1995).
- **Mortalidad:** es un proceso estocástico y puede provenir de dos fuentes. La primera considera que en un ambiente constante la mortalidad depende de la longevidad esperada por la especie. Se asume que aproximadamente el 1% de los individuos puede sobrevivir a su edad máxima. La suposición de que la mortalidad es constante con la edad produce una probabilidad anual en el orden de 1-2%. La segunda fuente es la pérdida de vigor, entendida cuando un árbol no alcanza el umbral mínimo de crecimiento (Urban y Shugart, 1992).

En los modelos de transición el establecimiento de plantas y la mortalidad es realizada en términos de probabilidades de transición entre diferentes grupos funcionales de especies. El crecimiento y la tasa de envejecimiento son explicadas por el tiempo de demora fijo o distribuido asociado con las transiciones (Acevedo et al., 1995a).

Aspectos Ambientales

La mayoría de los modelos de claros simulan las restricciones de disponibilidad de radiación solar, humedad del suelo, fertilidad o disponibilidad de nutrientes y temperatura. La disponibilidad de luz es calculada en términos de porcentaje de radiación incidente y atenuación en el dosel, como una exponencial negativa de acuerdo a la ley de Beer-Lambert (Botkin et al., 1972). La radiación solar disponible, para cada árbol es determinada por la sumatoria de todas las áreas foliares de los árboles más altos de las parcelas. La competencia por luz es asimétrica, siendo la intensidad de la simetría determinada por el coeficiente de extinción de la ley de Beer.

La humedad del suelo es determinada por un índice de sequía, el cual se basa en un balance hídrico de registros mensuales de un tiempo determinado.

La temperatura afecta a los árboles directamente por los límites térmicos de crecimiento e indirectamente por su efecto sobre la evapotranspiración potencial. La variación interanual en grados-día y humedad del suelo son simulados mediante la generación de variaciones pseudo-aleatorias de los valores mensuales de temperatura y precipitación, de los registros climáticos a largo plazo del bosque en estudio (Urban y Shugart, 1992).

El efecto de los nutrientes varía ampliamente entre los modelos. En los modelos JABOWA y FORET, la restricción por calidad de suelo fue definida como una condición de borde en los niveles de biomasa de la parcela. En la versión más reciente del modelo ZELIG se simula en detalle la descomposición de la hojarasca y los efectos de los nutrientes en el crecimiento del árbol, el cual actúa de modo cualitativamente diferente como una restricción tasa-limitante (Fernández, 1995; Urban, 1993).

En la mayoría de los modelos de claros, los árboles son afectados por el contenido de agua en el suelo y por la temperatura, pero ellos no influyen sobre estas condiciones ambientales.

En los modelos de transición, tipo MOSAIC, la interacción de las variables ambientales incluye el efecto de la pendiente en relación con la radiación solar, el

efecto de la elevación en relación con la temperatura y el efecto del terreno sobre la hidrología (Acevedo et al., 1995a).

3.2.2. Modelos de Procesos

La dinámica de los procesos que ocurren en el bosque está en función de las características de sus componentes en una escala de tiempo. Esta escala va desde minutos (procesos estomáticos), a horas (dinámica del agua en el suelo), a días (dinámica de nutrientes, fenología), a meses (incremento en volumen), a años (crecimiento del árbol, senescencia) a décadas (sucesión forestal) y a centurias (respuesta del bosque a cambios climáticos).

Los modelos de procesos determinan en cual de estas escalas se hará mayor énfasis, para ello se requiere una descripción del proceso, y el grado de detalle y el nivel de información dependerá del grado de exigencia de la investigación (Bossel, 1991).

El árbol modelado se divide en subsistemas donde ocurren diferentes procesos ecofisiológicos y otros procesos externos a él. Los procesos ecofisiológicos como fotosíntesis, respiración, asimilación, translocación, etc., son especificados por los flujos entre las variables estado (tallo, hojas, frutos, raíces, nutrientes, etc.,) y las variables de control de los modelos. Las variables estado se describen por sistemas de ecuaciones diferenciales dentro de rutinas de integración numérica (Schäfer y Krieger, 1994).

El modelo TREEDYN (Bossel, et al., 1991; Bossel, 1997) es un modelo de procesos, que determina el crecimiento del árbol, la dinámica del carbono y nitrógeno en especies individuales o en bosques no coetáneos. Describe el sistema suelo-árbol por un conjunto de ecuaciones diferenciales no lineales para las variables estado, tales como: número del árbol, diámetro base, altura, biomasa de madera, biomasa de hojas, biomasa de raíces finas, biomasa de frutos, asimilación, carbono y nitrógeno en la hojarasca, en la materia orgánica y en el suelo y nitrógeno aprovechable.

El modelo incluye formulaciones de todos los procesos ecofisiológicos relevantes: radiación como una función del ciclo estacional y del tiempo diario, incidencia de luz en el dosel y fotoproducción del dosel como una función de la latitud, periodo estacional y tiempo diario, respiración de todas las partes del árbol, incremento de la biomasa, fijación del nitrógeno, mineralización, humificación y lavado y efectos de la temperatura sobre la respiración.

Procesos Ecofisiológicos

A continuación se presentan los diferentes procesos que comúnmente se simulan en los modelos de procesos (Bossel, 1991):

- Geometría de la Radiación Solar: la posición del sol como una función de la latitud o de la estación en conexión con los datos específicos del sitio y la radiación fotoactiva.
- Incidencia de la luz: la descripción de la entrada de luz a la estructura del dosel del bosque para determinar el punto de compensación de la hoja y el índice de área foliar y así estimar la productividad y el balance de energía en el crecimiento de los árboles (Krieger et al., 1988).
- Competencia por luz: la competencia por luz maneja la dinámica del rodal. En bosques con muchas especies, esto controla el avance relativo de unas especies sobre otras y, por lo tanto, de la dinámica sucesional.
- Fotosíntesis: la dependencia no lineal de la fotoproductividad de las hojas, de la inclinación de la luz y de los cambios de niveles de luz durante el día y en los ciclos estacionales, no permiten una aproximación simple de este proceso, lo cual requiere un conocimiento detallado del mismo.
- Dinámica de crecimiento: el crecimiento dado por la tasa neta de asimilación con una fuerte dependencia de la radiación, estructura del dosel, agua, nutrientes, etc. El crecimiento del árbol está representado por ecuaciones diferenciales de las variables de estado más importantes (biomasa del tronco, hojas y raíces finas). La inclusión de las tasas de respiración y productividad podría dar una descripción precisa de la dinámica del árbol desde el estadio de plantilla hasta la senescencia.
- Efectos del agua y los nutrientes: la deficiencia de nutrientes y agua generan un estrés hídrico en los árboles y una disminución en el crecimiento. En el modelo el estrés se representa en forma agregada como un parámetro anual.
- Competencia de raíces: poco se conoce de la competencia de las raíces por agua y nutrientes por lo tanto en el modelo se asume como un efecto poco significativo en la dinámica del bosque.
- Efectos de los claros: en algunos modelos de procesos como el FORMIX (Schäfer et al., 1992) se ha determinado el efecto de los claros sobre la evapotranspiración, mineralización, competencia e incidencia de la luz solar.
- Relación raíz-tallo y el modelo pipe: algunos procesos como la distribución de la asimilación, respiración y crecimiento de raíces finas pueden ser parametrizados usando evidencias indirectas, como la teoría del modelo pipe, el balance raíz-tallo y la jerarquía de asignación de recursos.
- Balance asimilación-respiración: el crecimiento del bosque, también es el resultado neto de un delicado balance entre la asimilación y la respiración, el

cual es importante determinar en situaciones de estrés o contaminación del bosque.

- Fenología y efectos estacionales: el efecto de la sequía, heladas, nieve, vientos, etc., a través del tiempo es un aspecto importante en el crecimiento y en los estadios fenológicos. Así, la producción en el dosel va depender de parámetros no lineales y del tiempo estacional.
- Parámetros específicos de las especies: existen parámetros cruciales en algunas sub-especies, resultado de procesos co-evolutivos, que son determinantes en la dinámica de algunos bosques.
- Parámetros específicos del sitio: algunos parámetros del sitio cambian continuamente, como: agua en el suelo y mineralización del nitrógeno, los cuales forman parte directa de la retroalimentación de la dinámica del bosque.

4. EVALUACION Y VALIDACION DE LOS MODELOS

La evaluación de los modelos debe ser realizada por tres procedimientos (Shugart y West, 1980):

- Verificación de los procesos: el modelo puede ser evaluado a través de un conjunto de observaciones consistentes,
- Validación de los procesos: con observaciones independientes al modelo, y
- Aplicación de los procesos: los resultados del modelo serán juzgados por su utilidad.

La validación del modelo debe incluir evaluaciones cualitativas y cuantitativas. La cualitativas deben abarcar una valuación crítica de la lógica del modelo y del realismo teórico y biológico. Las cuantitativas deben comprender pruebas estadísticas y comparaciones de las observaciones con las predicciones, independiente del uso que se dé al modelo. La evaluación del modelo requiere distintos planteamientos y criterios inter relacionados, que se examinarían en términos relativos y sus valores predictivos estarían siempre abiertos a un cuestionamiento (Skovsgaard, et al., 1997).

5. UTILIDAD DE LOS MODELOS

Es claro que para un sistema de larga vida como son los Bosques naturales, los modelos cuantitativos son indispensables para el análisis y predicción de los efectos del manejo y los impactos de los disturbios por explotación, cambios climáticos o contaminación. Tanto los modelos de crecimiento y producción como los modelos de dinámica forestal, aportan datos importantes y cruciales al conocimiento de los ecosistemas boscosos.

Los modelos de crecimiento proveen información sobre la dinámica de crecimiento, pero no intentan informar sobre los procesos fundamentales de esta dinámica. La información está limitada a las exigencias del manejo forestal, el cual es un subsistema complejo, que requiere una alta confiabilidad, por estar asociado a costos y beneficios económicos. Por lo tanto, los modelos deben ser cuidadosamente diseñados, para ser aplicados correctamente en el manejo.

En la actualidad, algunos intentan integrar los amplios conocimientos biológicos a los modelos de crecimiento, como soporte para la toma de decisiones y la planificación forestal. Esto es debido a la demanda por mejorar la calidad del manejo. Los modelos biológicos en combinación con los modelos de crecimiento puede ser una poderosa herramienta para resolver problemas fundamentales en el campo forestal.

No obstante, hay que considerar las dificultades para realizar investigaciones sobre el crecimiento y la dinámica de desarrollo de los bosques naturales, particularmente en los bosques tropicales, que presentan gran variedad de especies con diferentes edades.

Muchos modelos de procesos se enfocan hacia las especies individuales, pero día a día se formulan nuevos modelos para rodales mixtos y bosques tropicales. Considerando que estos modelos requieren de gran número de variables de estado y muchos procesos ecofisiológicos multiplicado por los estratos del bosque y las especies que los conforman, hacen poco prácticos estos modelos para el manejo forestal (Mohren y Burkhardt, 1994).

Los modelos de sucesión forestal con formulación más simple y falta de mecanismos detallados de los procesos biológicos, limitados a una retroalimentación de relaciones entre la altura, competencia por luz, donde el crecimiento es dado como una función del tiempo, modificada por la competencia, pueden ser mas realista y generales para la planificación del manejo. El desarrollo de estos modelos han permitido estimaciones de la dinámica forestal para grandes períodos de tiempo, en grandes superficies, en regiones bajo manejo o con problemas de contaminación, el estudio de la estabilidad y dinámica de bosques tropicales y el desarrollo del ecosistema como paisaje. Todo esto dado por la integración de los modelos de simulación a los sistemas de información geográficos.

En consecuencia, se debe invertir en nuevas tecnologías que mejoren la simulación de los bosques naturales, lo cual va a mejorar el manejo y por lo tanto va a garantizar su sustentabilidad y permanencia. Los costos asociados a la

tecnología generará una ganancia en la investigación forestal y de sistemas, en el manejo forestal y en el valor agregado de muchas de las áreas forestales.

6. APLICACION EN VENEZUELA

En los bosques de Venezuela ha habido algunas experiencias con modelos de simulación en bosque natural:

1. El modelo matricial aplicado por Uzcátegui (1993) en el Area Experimental de la Reserva Forestal de Caparo. Consiste en la representación de un bosque mixto, disetáneo, a través de un proceso de etapas múltiples, donde se especifica la matriz de estado que describe el sistema en un momento determinado, para estimar la evolución del bosque en el tiempo. El modelo fue diseñado por Vincent (1992) para determinar la estimación mínima confiable de la abundancia efectiva del muestreo silvicultural, a partir de la contribución de cada elemento florístico y diamétrico en el proceso de definición de regeneración deseable (Vincent, 1993).

El modelo está concebido para proyectar el desarrollo del bosque, tomando sólo los diámetros mínimos de cortabilidad y el volumen meta y para simular diferentes alternativas silvícolas de definición de regeneración deseable. Uzcátegui (1993) señala que las principales limitaciones del modelo son: la poca información sobre la dinámica del bosque tropical y algunas características intrínsecas del modelo, como: sólo depende del componente florístico y diamétrico, no toma en cuenta los estratos ecológicos, ni la autoecología de las especies, etc.

2. Los modelos de claros o base individual, aplicados por Fernández (1995) en la Reserva Forestal de Imataca y Ramírez (1995) en el Bosque Universitario El Caimital. Ambos trabajos se realizaron con el modelo ZELIG para especies y grupos de especies, adaptándolo a la información obtenida para cada área en estudio, tanto de los procesos demográficos de las especies como del efecto de las condiciones ambientales sobre las mismas.

Al igual que el modelo matricial, el principal problema fue la falta de información, lo cual influyó en el cálculo de los coeficientes alométricos entre la altura y el diámetro. Además, el modelo ZELIG fue diseñado para bosques templados, con características diferentes a los bosques tropicales en cuanto a: formas de vida, coeficientes mórnicos, ciclaje de nutrientes, estrés hídrico, estrés nutricional, tipos de suelos, autoecología de las especies, etc.; por lo tanto, se considera necesario realizar los ajustes correspondientes, para modelar con mayor exactitud el bosque tropical.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. Alder, D. 1990. Ghafosin: A projection system for natural forest growth and yield in Ghana. Forestry Department, Ghana and U. K. Overseas Develop. Admin.
2. Acevedo, M. F. 1980. Dinámica sucesional de bosques tropicales: modelos matemáticos y teoría de sistemas. Facultad de Ingeniería de Sistemas. Universidad de los Andes. Mérida.
3. Acevedo, M. F., Urban, D. L. y Ablan, M. 1995a. Transition and gaps models of forest dynamics. *Ecological Applications*. 5(4):1040-1055.
4. Acevedo, M. F., Urban, D. L. y Shugart, H. H. 1995b. Models of forest dynamics based on roles of tree species. *Ecol. Modelling*. (en prensa).
5. Bonan, G. B., Shugart, H. H. y Urban, D. L. 1990. The sensitivity of some high-latitude boreal forest to climatic parameters. *Climatic Change*. 16:9-29.
6. Bossel, H. 1986. Dynamics of forest dieback: systems analysis and simulation. *Ecol. Modelling*. 34:259-288.
7. Bossel, H. 1991. Modelling forest dynamics: Moving from description to explanation. *For. Ecol. Manage.* 42:129-142.
8. Bossel, H. 1997. TREEDYN3 - Forest simulation model. Internet.
9. Bossel, H. y Krieger, H. 1991. Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecol. Modelling*. 59:37-71
10. Bossel, H., Krieger, H., Schäfer, H. y Trost, N. 1991. Simulation of forest stand dynamics, using real-structure process models. *For. Ecol. Manage.* 42:3-21
11. Bossel, H. y Schäfer, H. 1989. Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics. *Ecol. Modelling*. 48:221-265.
12. Botkin, D. B., Janak, J. F. y Wallis, J. R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecological*. 60:849-873.
13. Caswell, H. 1978. Predator-mediated coexistence: A nonequilibrium model. *Am. Naturalist*. 112:127-154.
14. Doyle, T. W., Shugart, H. H. y West, D. C. 1982. FORICO: gap dynamics model of lower montanerain forest in Puerto Rico. Oak Ridge National Laboratory, Department of Energy. Tennessee.
15. Enright, N. J. y Watson, A.D. 1991. A matrix population model analysis for the tropical tree. *Aust. J. Ecol.* 16:507-520.
16. Fernández, Y. 1995. Aplicación de modelos de base individual a bosques tropicales americanos: un caso de la Guayana Venezolana. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Universidad de los Andes. Mérida.
17. García, O. 1994. The state-space approach in growth modelling. *Can. J. For. Res.* 24: 1894-1903.

18. Haight, R. G. y Monserud, R. A. 1990. Optimizing any-aged management of mixed-species stand. 1. Performance of a coordinate-search process. *Can. J. For. Res.* 20:15-25.
19. Hamilton, D. A. 1986. A logistic model of mortality in thinned and unthinned mixed conifers stands of northern Idaho. *For. Sci.* 32:989-1000.
20. Hartshorn, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. Springer Verlag, Berlin.
21. Hoganson, H. M. y Burk, T. E. 1997. Models as tools for forest management planning. *Commonw. For. Rev.* 76(1):11-17.
22. Horn, H. 1975. Forest succession. *Sci. Am.* 232:90-98.
23. Horn, H. 1976. Succession. En: May, R. (ed.). *Theoretical ecology: principles and applications*. Saunders, Philadelphia.
24. Horn, H., Shugart, H. H. y Urban, D. L. 1989. Simulators as models of forest dynamics. En: Roughgarden, J., May, D. y Levin, D. (eds.). *Perspectives in ecological theory*. Princeton University, New Jersey.
25. Jerez, M. 1992. Un modelo de simulación del crecimiento para plantaciones en líneas "Método Caparo". Tesis de Maestría. Instituto de Estadística Aplicada y Computación, Universidad de los Andes. Mérida.
26. Jerez, M. 1995. Simulación: Guías de estudio. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Universidad de los Andes. Mérida.
27. Kercher, J. R. y Alxelrod, M. C. X. 1984. A process model of fire ecology and succession in a mixed-conifer forest. *Ecology*, 65:1725-1742.
28. Larcher, W. 1977. *Ecofisiología vegetal*. Ediciones Omega. Barcelona.
29. Larsen, D. R. 1994. Adaptable stand dynamics model integrating site-specific growth for innovative silvicultural prescriptions. *For. Ecol. Manage.* 69:245-257.
30. Leemans, R. y Prentice, I. C. 1987. Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Picea-Pinus* forest. *Vegetation*, 69:147-156.
31. Lefkovich, L. P. 1965. A study population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21:1-18.
32. Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212.
33. Levins, R. 1966. The strategy of model building in population biology. *Am. Sci.* 54:421-431.
34. Levin, S. A. 1978. Pattern formation in ecological communities. En: J. H. Steele (ed.). *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum, New York.
35. Levin, S. A. y Paine, R. T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71: 2744-2747.
36. Mohren, G.M., y Burkhart, H. E. 1994. Contrast between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *For. Ecol. Manage.* 69:1-5.

37. Monserud, R. A. 1976. Simulation of forest tree mortality. *Forest Sci.* 22:432-444.
38. Paine, R. T. 1979. Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science.* 205:685-687.
39. Perttunen, J. , Sievanen, R., Nikinmaa, E., Salminen, H., Saarenmaa, H., y Vakeva, J. 1996. LIGNUM: a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany.* 77:87-98.
40. Poels, R. L. H. y Bijker, W. 1990. TROFFOR: a computer programme to simulate growth and water use of tropical rain forest developed from the WOFOST programme. Department of Soil Science and Geology, Agricultural University. Wageningen (en prensa).
41. Prentice, Y. C. y Leemans, R. 1990. Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach. *J. Ecological.* 78:340-355.
42. Ramírez, H. 1995. Aplicación de un modelo de simulación de base individual a la dinámica del bosque tropical: un caso de Los Llanos Venezolanos. Tesis de Maestría. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Universidad de los Andes. Mérida.
43. Richards, T. J. 1959. A flexible growth función for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10(29):290-300.
44. Running, S. W. y Coughlan, J. C. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecol. Modelling.* 42:125-154.
45. Sarmiento, G. 1984. Los ecosistemas y la ecósfera. Editorial Blume. Barcelona.
46. Schäfer, H. y Krieger, H. 1994. Modelling stocks and flows of carbon and nitrogen in a planted eucalypt stand. *For. Ecol. Manage.* 69:73-86.
47. Schäfer, H., Krieger, H. y Bossel, H. 1992. Process oriented models for simulation of growth dynamics of tropical natural and plantation forest. En: Goldammer, J. G. (ed.). *Tropical forest in transition.* Birkhauser Verlag Basel. Switzerland.
48. Shifley, S. R. y Brand, G. 1984. Chapman-Richards growth function constrained for maximum tree size. *Forest Sci.* 30(4):1066-1070.
49. Shugart, H. H. 1984. *A theory of forest dynamics.* Springer. New York.
50. Shugart, H. H., Crow, T. R. y Hett, J. M. 1973. Forest succession models: A rationale and methodology for modeling forest succession over large regions. *Forest Sci.* 19:203-212.
51. Shugart, H. H., Hopkins, M. S., Burgess, I. P. y Mortlock, A. T. 1980. The development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wiangaree State Forest, New South Wales. *J. Environ. Mgmt.* 11:243-265.

52. Shugart, H. H. y Urban, D. L. 1989. Factors affecting the relative abundance of forest tree species. En: Grubb P. T. y J. B. Whittaker (eds.). *Toward a more exact ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
53. Shugart, H. H., y West, D. C. 1979. Size and pattern of simulated forest stand. *Forest Sci.* 25:120-122.
54. Shugart, H. H., y West, D. C. 1980. Forest succession models. *BioScience*. 30:308-313.
55. Shugart, H. H., West, D. C. y Emanuel, W. R. 1981. Patterns and dynamics of forest: an application of simulation models. En: Shugart, H. H., West, D. C. y Botkin, D. B. (eds.). *Forest succession concepts and applications*. Springer Verlag. Berlin.
56. Skovsgaard, J. P., Vanclay, J. K. y García, O. 1997. An overview of approaches to evaluating forest growth models. Internet.
57. Smith, T. M. y Urban, D. L. 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetation*. 74:143-150.
58. Solomon, A. M. 1986. Transient response of forest to CO₂ induced climate change: simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia*. 68:567-579.
59. Urban, D. L. 1993. A user's guide to ZELIG version 2. Department of Forest Sciences Colorado State University. Fort Collins.
60. Urban, D. L. Bonan, G. B., Smith, T. M. y Shugart, H. H. 1991. Spatial applications of gap models. *For. Ecol. Manage.* 42:95-110.
61. Urban, D. L. y Shugart, H. H. 1992. Individual-based models of forest succession. En: Glenn-Lewin D. C., Peet, R. K. y Veblen, T. T. (eds.) *Plant succession: Theory and prediction*. Chapman and Halls. Londres.
62. Usher, M. B. 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forest. *L. Appl. Ecol.* 3:355-367.
63. Usher, M. B. 1972. Developments in the Leslie matrix model. En: Jeffers, J. N. (ed.) *Mathematical models in ecology*. Blackwell. Oxford.
64. Uzcátegui, A. 1993. Modelo de simulación de la producción en bosque explotado para la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela. Tesis de Maestría. Centro de Estudios Forestales de Postgrado, Universidad de los Andes. Mérida.
65. Usher, M. B. 1992. Statistical models of succession. En: Glenn-Lewin D. C., Peet, R. K. y Veblen, T. T. (eds.). *Plant succession: Theory and prediction*. Chapman and Halls. Londres.
66. Vanclay, J. K. 1989. A growth model for north Queensland rainforest. *For. Ecol. Manage.* 27:245-271.
67. Vanclay, J. K. 1991. Data requirements for developing growth models for tropical moist forest. *Commonw. For. Rev.* 70:248-271.
68. Vanclay, J. K. 1994. Sustainable timber harvesting: Simulation studies in the tropical rainforest of north Queensland. *For. Ecol. Manage.* 69:299-230.

69. Vanclay, J. K. 1995. Growth models for tropical forest: A synthesis of models and methods. *Forest Sci.* 40(1):7-42.
70. Vincent, L. 1976. Review of forest stand modelling procedure, with special reference toward developing a plantation spacing and thinning model. University of Tennessee. Knoxville. (mimeog.)
71. Vincent, L. 1992. Un modelo de análisis cuantitativo de regeneración con base en componentes florísticos y diamétricos en el bosque tropical alto, en la evaluación de la disyuntiva regeneración deseable adecuada. Centro de Estudios Forestales de Postgrado, Universidad de los Andes. Mérida. (mimeog.)
72. Vincent, L. 1993. Métodos cuantitativos de planificación silvicultural. Consejo de Estudios de Postgrado, Universidad de los Andes. Mérida.
73. von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Rev. Biol.* 32:217-231.
74. Vuokila, Y. 1965. Functions for variable density yield tables of pine based on temporary sample plots. *Commun. Inst. For. Fenn.* 60:1-86.
75. Whitmore, T. C. 1982. On pattern and process in forest. En: Newman, E. (ed.). *The plant community as a working mechanism.* Blackwell, Oxford.

