

---

# SIMULACIÓN DE LA DINÁMICA DE UN BOSQUE TROPICAL EN LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

HIRMA RAMÍREZ-ANGULO, MAGDIEL ABLAN,  
ARMANDO TORRES-LEZAMA y MIGUEL F. ACEVEDO

---

## RESUMEN

Los datos de parcelas permanentes, establecidas en un bosque estacional de los llanos occidentales venezolanos, se usaron para establecer los parámetros de FACET, un modelo basado en árboles individuales y sensible a las características topográficas del terreno. Debido a su alto número, las especies arbóreas se agruparon de acuerdo con su tolerancia a la sombra (tolerantes, intermedias e intolerantes) y su altura máxima (grandes, medianas y pequeñas). Las palmas fueron consideradas como un grupo separado. La dinámica forestal fue simulada para cada posición fisiográfica (banco, sub-banco y bajío). Los resultados de la simulación para un periodo de 210 años se aproximan a la dinámica esperada tanto para banco como sub-banco, no así para bajío. Tras una simulación de 500 años, en banco las tolerantes gran-

des dominan el área, acumulando un índice de valor (IV) de 27,28 seguidas por las palmas con un IV= 18,86; igual ocurre en sub-banco donde las tolerantes grandes predominan con un IV= 26,78 y las palmas acumulan 20,27; lo que se corresponde a la composición esperada para un bosque sin perturbaciones. En bajío, las tolerantes grandes también mantienen el primer lugar con un IV= 28,74 pero las siguen las intermedias grandes con 20,27. En conclusión, el modelo FACET tiene gran potencialidad para predecir la dinámica de bosques tropicales, excepto en las áreas de bajío con problemas de drenaje. En consecuencia, es necesario introducir modificaciones en la rutina de balance de agua en el suelo para lograr una mejor representación de la dinámica forestal en esos sitios.

El conocimiento de la dinámica de los ecosistemas forestales es fundamental para asegurar su adecuado aprovechamiento, pero dada la gran longevidad del componente arbóreo se requeriría de varias generaciones humanas para hacer el seguimiento debido basándose en un enfoque experimental. Una valiosa herramienta para su estudio la constituyen los modelos de simulación, de los cuales han sido desarrollados un gran número, desde

la década de los 70, principalmente para los bosques en la zona templada.

Los modelos de simulación han sido usados ampliamente para predecir la dinámica forestal (Hartshorn, 1975; Hamilton, 1990; Vanclay, 1995), estudiar el funcionamiento del bosque como sistema (Botkin, 1993), evaluar el manejo forestal (Howard y Valero, 1992) y los cambios clima-vegetación (Shugart y Smith, 1992). No obstante haber sido menos utilizados en los bosques tropica-

les, existen aplicaciones tanto al funcionamiento como al manejo (Acevedo, 1980, 1981; Doyle, 1981; Fernández, 1995; Ramírez, 1995; Ramírez *et al.*, 1997; Torres-Lezama *et al.*, 1998; Köhler y Huth, 1998; Delgado, 2000; Kammerheidt *et al.*, 2001, 2002; Abbott-Wood, 2002; Köhler *et al.*, 2003).

La aplicación de los modelos en los bosques tropicales se dificulta en parte por su complejidad, tanto en términos de número de especies arbóreas

---

**PALABRAS CLAVE / Caparo / Dinámica Forestal / FACET / Grupos Funcionales / Modelo de Claros /**

Recibido: 21/01/2005. Modificado: 29/09/2005. Aceptado: 24/11/2005.

Hirma Ramírez-Angulo. Ingeniero Forestal y M.Sc. en Manejo Forestal, Universidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Profesora, Grupo de Investigación BIODSUS, INDEFOR, Facultad de Ciencias Forestales y Centro de Simulación y Modelos (CESIMO), Facultad de Ingeniería, ULA, Venezuela. Dirección: INDEFOR, Conjunto Forestal, Universidad de Los Andes, Vía Los Chorros de Milla, Mérida 5101. Venezuela. e-mail: rhirma@ula.ve

Magdiel Ablan. Ingeniero de Sistemas, ULA, Venezuela. Ph.D. en Ciencias Ambientales, University of North Texas, Denton, EEUU. Profesora, ULA, Venezuela

Armando Torres-Lezama. Ingeniero Forestal y MSc. en Manejo Forestal, ULA, Venezuela. Ph.D. en Ecología, Universidad de California, Davis, EEUU. Profesor, Grupo de Investigación BIODSUS, INDEFOR, Facultad de Ciencias Forestales, ULA, Venezuela.

Miguel F. Acevedo. Ingeniero Electrónico y MSc., Universidad de Texas, Austin, EEUU. M. Eng. en Ingeniería Electrónica y Ph.D. en Biofísica, Universidad de California, Berkeley, EEUU. Profesor, Departamento de Geografía e Instituto de Ciencias Aplicadas, Universidad de North Texas (UNT), Denton, Texas, EEUU y CESIMO, Facultad de Ingeniería, ULA, Venezuela.

---

como en su biología funcional, presentan muchas diferencias tanto en forma de crecimiento como en requerimientos de condiciones ambientales y patrones de reproducción (Swaine y Whitmore, 1988; Field y Vásquez-Yanes, 1993). Para simplificar el proceso de simulación, Acevedo (1980, 1981) y Acevedo *et al.* (1996) recomiendan agrupar las especies con criterios que permitan caracterizar su comportamiento dinámico en creación de claros y regeneración. Considerando el *continuum* de respuesta de las especies arbóreas a la luz, durante años se han reconocido (Martínez-Ramos, 1985; Swaine y Whitmore, 1988) al menos tres "temperamentos": demandantes de luz (heliófilas - pioneras), tolerancia media (nómadas) y tolerancia alta (esciófilas - tolerantes).

Uno de los primeros intentos que apuntan específicamente a simular el crecimiento de bosque mixtos fue el desarrollo de los 'modelos de claros' (Botkin *et al.*, 1972). Estos modelos se pueden clasificar como una categoría especial de los modelos de base individual, de acuerdo a cómo definen y siguen los árboles individuales que compiten y crecen en un área restringida (un claro del dosel; Shugart, 1984).

La mayoría de los modelos de claros siguen el concepto del modelo JABOWA (Botkin *et al.*, 1972), desarrollado como parte del estudio del ecosistema de Hubbard Brook en el nordeste de los EEUU, para explicar la composición de especies y la sucesión en sitios a lo largo de un gradiente altitudinal. En el modelo sucesor FORET se describe la distribución vertical del follaje de la copa a la base en vez de acumularlo en el tope del árbol. JABOWA y FORET forman la base conceptual para muchos modelos de claros, los cuales se diferencian principalmente en las funciones y parámetros, que son adaptados a bosques, climas o propósitos específicos (Porté y Bartelink, 2002).

El bosque es simulado como un conjunto de parches o claros, cada uno caracterizado por una lista de árboles individuales. El área del claro se escoge de manera que las condiciones ambientales dentro del mismo puedan ser consideradas horizontalmente homogéneas; a menudo corresponde al tamaño de la copa de un árbol dominante (Shugart, 1984). Para cada claro se simulan árbol a árbol los procesos demográficos de regeneración, crecimiento y mortalidad. El ambiente se define en términos de radiación solar, temperatura del aire, humedad y fertilidad del suelo. Entre estas variables se da énfasis a la disponibilidad de radiación solar (Urban y Shugart, 1992) para distinguir el proceso de sucesión y a temperatura, humedad y fertilidad del suelo

para distinguir variaciones espaciales a nivel de paisaje y terreno.

Los modelos de claros no requieren información muy detallada para su calibración, siendo suficiente información básica de la ecología de las especies y datos del sitio. Por lo tanto estos modelos resultan adecuados para estudiar y predecir la dinámica forestal en bosques diversos. Específicamente, son útiles para los bosques tropicales, donde muchas veces no se dispone de abundancia de información de las muchas especies (Ramírez, 1995; Kurpick *et al.*, 1997; Ramírez *et al.*, 1997; Delgado, 2000; Abbott-Wood, 2002).

Un enfoque también empleado en bosques tropicales, pero con la incorporación de algunos elementos de procesos y otros de modelos de claros, ha generado la familia de modelos FORMIX (Köhler y Huth, 1998; Kammesheidt *et al.*, 2001, 2002; Köhler *et al.*, 2003). Dentro de esta familia el modelo FORMIND está orientado al individuo. En este modelo los procesos incorporados son fundamentalmente de productividad y respiración, pero no se incluye el balance hídrico (Kammesheidt *et al.*, 2001, 2002). En muchos modelos de claros no se considera la localización de los mismos, por lo que la dinámica se simula independientes uno de otro. Existen también modelos espacialmente explícitos como ZELIG (Urban *et al.*, 1991), en el que se considera el sombreado entre árboles de los parches vecinos y SORTIE (Pacala *et al.*, 1996) que incluye una dinámica detallada del dosel. Así, se cambia el enfoque de la dinámica de parches discretos a interacciones entre organismos individuales (Gratzer *et al.*, 2004).

El modelo FACET (Acevedo *et al.*, 1995, 1996; Urban *et al.*, 1999) es una extensión del modelo de claros ZELIG; es decir, es espacialmente explícito, pero además es diseñado para que la rejilla ocurra a determinada posición topográfica (elevación, pendiente, aspecto, como en Acevedo *et al.*, 1995, 2001a, b) o condiciones geomorfológicas de gran escala (valle y lomerío, como en Delgado, 2000) o banco, sub-banco y bajío (como haremos para el bosque estudiado en este trabajo). De esta manera se pueden incluir condiciones a escala de paisaje. FACET opera con balance hídrico y restricción de crecimiento dada por las condiciones de humedad en el suelo, lo cual permite una aproximación al problema de dinámica forestal en diferentes condiciones de precipitación y características hidrológicas del suelo (Delgado, 2000). Dichas capacidades no están aún disponibles en otros modelos de base individual, como el FORMIND de la familia FORMIX.

Además, FACET permite generar los archivos de entrada para

MOSAIC, un modelo de paisaje basado en transiciones semi-markovianas con probabilidades, retardos distribuidos y discretos en el tiempo, estimados a partir de las ejecuciones del modelo de claros a escala de una parcela (Acevedo *et al.*, 1995, 2001a, b). Este procedimiento de estimación de parámetros asegura consistencia en el cambio de escala de parcela a paisaje. Los factores ambientales son almacenados como archivos de sistemas de información geográfica (SIG) y transferidos a MOSAIC para ajustar los parámetros de la simulación, los valores para los estados en cada celda del paisaje son generados por MOSAIC y transferidos al SIG para análisis (Acevedo *et al.*, 1995).

El presente trabajo tiene como objetivo parametrizar el modelo FACET para un bosque estacional de los llanos occidentales venezolanos, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas. Este modelo puede posteriormente usarse para generar el modelo MOSAIC.

## Materiales y Métodos

### Sitio de estudio

La Reserva Forestal de Caparo se encuentra en el estado Barinas, Venezuela, aproximadamente entre 70°40'00" y 71°02'00"O y entre 7°26'00" y 7°36'00"N, y abarca una superficie de 174434ha. El clima se caracteriza por una precipitación anual de 1650mm, con un periodo de sequía bien definido de 3-4 meses. La temperatura media anual es de 24,6°C, con una variación de 3,1°C entre el mes más cálido (marzo) y el más frío (junio) (Franco, 1982).

El área se encuentra enclavada en una llanura aluvial, donde la sedimentación de varios ríos y arroyos formó bancos arenosos, zonas de transición (sub-bancos) con una textura limosa y depresiones donde predomina una textura arcillosa. La disponibilidad de nutrientes es buena respecto a otras áreas tropicales debido al material aluvial. Gran parte del área se inunda durante la época de lluvias por su relieve plano y por el dominio de unidades fisiográficas en posiciones bajas. El agua superficial temporal se acumula en los bajíos y especialmente en los esteros y lentamente es vaciada en el río Caparo o en el caño Anarú, pudiendo o no ser evapotranspirada totalmente durante los meses de sequía. La altura y duración de estas inundaciones está determinada por la intensidad de las lluvias, la posición topográfica y la textura y estratificación de los suelos (Tórreres, 1975; Franco, 1982).

La vegetación de la zona se caracteriza por su extrema variabilidad

espacial. Varía en grado de desarrollo desde sabana y "estero" hasta un bosque alto con una altura máxima de 35m (Torres, 1975). Por el carácter de los suelos todas las asociaciones pueden considerarse edáficas o edáfico-hídricas (vegetación de banco, bajo y estero).

La zona de estudio se ubica en una zona transicional entre las zonas de vida Bosque Seco Tropical y Bosque Húmedo Tropical según Holdridge (Ewel *et al.*, 1976). Para la vegetación se ha desarrollado una clasificación específica elaborada exclusivamente para los bosques de la región Caparo en la que se detallan hasta 16 tipos de vegetación boscosa diferentes (Vincent, 1970).

Los bosques de Caparo fueron explotados selectivamente en la década de los 50, extrayéndose caoba (*Swietenia macrophylla*) y cedro (*Cedrela odorata*). A partir de los 80 se amplió el número de especies aprovechadas, aunque con una baja intensidad de explotación. En promedio, se extrajeron 4 árboles por ha, equivalente a unos 18m<sup>3</sup>·ha<sup>-1</sup> de volumen rollizo en pie (D'Jesús *et al.*, 2001).

#### *El modelo FACET*

En FACET se utiliza una rejilla de celdas donde cada celda corresponde a una parcela convencional de un modelo de claros. La rejilla se puede asociar a un mapa de suelos, asignándosele un tipo a cada celda. Las celdas 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 de elevación solar). Las aplicaciones típicas simulan rejillas desde 10×10 a 50×50 celdas, correspondiendo a rodales de ~1-20ha. FACET es llamado así porque las variables climáticas son ajustadas por la posición topográfica. 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)

Los parámetros climáticos (temperatura mínima y máxima, precipitación) son ajustados internamente por elevación y topografía usando gradientes alto-térmicos o de variaciones espaciales de precipitación, y la radiación es predicha y ajustada por topografía. FACET requiere como datos de entrada la temperatura media mensual mínima y máxima, la precipitación, y la variabilidad interanual (desviación estándar). Los suelos son definidos en términos de capacidad de almacenamiento de agua para cada uno de los niveles, la que es estimada a partir de la profundidad y textura de cada capa (Urban *et al.*, 2000).

FACET tiene cinco submodelos conceptuales, los cuales tienden a comportarse con reacciones positivas o negativas en el modelo. Los submodelos son acoplados por relaciones físicas y por características de la historia de vida de las especies arbóreas.

#### *Obtención de los datos*

Los datos recopilados corresponden a 34 parcelas permanentes establecidas por el Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR) en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo durante el periodo 1989-91, en compartimentos explotados y no explotados. Se trata de parcelas rectangulares de 1000×10m (fajas de 1ha) distribuidas en forma sistemática (aleatorizando la ubicación de la primera), las cuales cuentan con mediciones anuales continuas durante 7 u 8 años. Para cada parcela se cuenta con datos de la posición fisiográfica, altura y condición (explotado o sin intervención) y para cada árbol se conoce la altura total y de fuste, calidad de fuste, posición en el dosel en la primera medición y cada uno de los valores de la circunferencia a la altura de pecho de las mediciones sucesivas. Para mayores detalles sobre el muestreo ver D'Jesús *et al.* (2001).

#### *Agrupamiento de las especies*

Las especies arbóreas fueron agrupadas según dos criterios que conjugaran 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. Esta forma de agrupamiento es similar a las usadas por Ramírez *et al.* (1997), Kammesheidt (2000), Delgado (2000) y Delgado *et al.* (2005).

Se consideraron tres clases de altura: altura máxima <15m, entre 15 y 30m, y >30m. Para el establecimiento de estos intervalos se tomaron en cuenta las características observadas en la información disponible y los resultados de muestreos realizados en la zona. En lo relativo a tolerancia a la sombra, se consideraron tres grupos: intolerantes, tolerantes medias y tolerantes, haciéndose la asignación de las especies a cada uno de esos grupos de acuerdo con la información reportada por Kammesheidt (2000) para un 85% de las especies, el restante 15% se clasificó según el criterio de investigadores y técnicos conocedores de la vegetación de Caparo.

#### *Estimación de las relaciones alométricas*

Los modelos de base individual emplean una relación no lineal

entre la altura total del árbol H y su diámetro a la altura de pecho o dap (D); con ésta se calcula la altura a medida que el diámetro se incrementa, de acuerdo con la ecuación diferencial que define la dinámica del crecimiento diamétrico. FACET utiliza una relación exponencial que es función de H<sub>máx</sub> o altura máxima alcanzada por los árboles; b<sub>2</sub> el coeficiente de la exponencial expresado en m<sup>-1</sup>, y b<sub>3</sub> un exponente adimensional que controla la curvatura (Delgado *et al.*, 2005)

La estimación de los coeficientes alométricos se realizó por regresión lineal de la transformada logarítmica de la altura y el diámetro aplicando el método descrito en Delgado *et al.* (2005). Para ello, se prepararon archivos para cada uno de los grupos, contentivos de los datos de altura total y diámetro que se encuentran reportados a partir de 10cm de diámetro.

Adicionalmente, se modificó la ecuación del modelo que calcula la biomasa maderable para adaptar los cálculos a las ecuaciones estimadas por Brown *et al.* (1989) para los bosques venezolanos.

#### *Tasas de crecimiento y tolerancias térmicas*

Las tasas de crecimiento de las especies es uno de los parámetros más importantes para la parametrización y se establecen en función de mediciones realizadas en parcelas permanentes, en periodos largos de ser posible. En el presente caso se contó con un máximo de 10 mediciones del diámetro de cada uno de los individuos arbóreos presentes en las parcelas, a partir de 10cm.

Para el cálculo de las tasas de crecimiento se utilizó un programa elaborado por Acevedo. Este programa establece los incrementos diamétricos y las tasas de crecimiento de cada una de los grupos funcionales o de las especies, de acuerdo con la categoría diamétrica en que se encuentre. Luego, los incrementos de diámetro en conjunto con los coeficientes alométricos, diámetro (D) y altura máxima, se utilizan en el programa para calcular la tasa de crecimiento potencial, ajustando los datos a la fórmula usada por FACET.

Como no se dispone de información sobre las tolerancias térmicas de los grupos en estudio, se optó por establecer un solo valor para todas, con base en los resultados obtenidos por Ramírez (1995) para un bosque similar, al ajustar el programa de soporte Weather de ZELIG, que da un indicador de 7671,4 grados-día de crecimiento con una desviación estándar de 71,8, por lo que se asumieron los valores de 5000 y 10000, de forma tal de asegurar que las especies no sufran estrés térmico.

TABLA I  
CALIBRACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE FACET  
CONSIDERADOS EN LOS ARCHIVOS DE ENTRADA  
SITIO Y ESPECIES

Parámetro	Fuente
Suelos	Datos de la literatura (Franco 1982)
Clima (temperatura, precipitación, radiación solar)	Estación meteorológica de Caparo y comparación con la Estación Santa Bárbara de Barinas
Edad máxima	Estimados aproximados a partir de la literatura
DAP máximo y h máxima	Datos de las parcelas y otros inventarios realizados en la zona
Tasa de crecimiento	Estimada a partir de la intercepción de la curva $dD/dt$ vs D con el Dmax medido en las parcelas de crecimiento
Forma del árbol	Estimada según la fenología de la especie: caducifolio, sub-siempreverde y siempreverde
Grados-días de crecimiento mínimo y máximo	Se usó 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	Valor relativo asignado de acuerdo a la literatura
Semillas	Valor relativo asignado de acuerdo a la pertenencia a un grupo funcional

TABLA II  
DESCRIPCIÓN DE LAS VARIABLES DE SALIDA GENERADAS  
POR EL MODELO

Archivo	Variable
Z. PRINT	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Diámetro a la altura de pecho</li> <li>· Densidad (número de individuos por ha<sup>-1</sup> en clases de 10cm)</li> <li>· Composición de especies: especies, densidad, área basal, Índice de Valor (IV200), frecuencia</li> <li>· Agregados a nivel de rodal: densidad total, área basal, diámetro a la altura de pecho promedio, biomasa total, índice de área foliar y altura del dosel promedio</li> </ul>
Z. LOG	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Clima y condiciones de sitio</li> <li>· Mortalidad de los árboles por clase diamétrica (natural y por estrés)</li> <li>· Incremento diamétrico</li> <li>· Regeneración</li> <li>· Perfil de área foliar y luz para la parcela</li> <li>· Humedad del suelo</li> </ul>
Z. TRACER	· Dinámica temporal del área basal del rodal simulado por especie
Z. TRANS	· Archivos de entrada para el modelo de paisaje MOSAIC con información sobre el estado o tipo de cobertura

### Ejecución del modelo

Una vez obtenidos los valores para los parámetros requeridos por el modelo (Tabla I), se conformaron los cuatro archivos de entrada necesarios para su ejecución: Control, Sitio, Especies y Mosaic.

En el archivo Control el usuario especifica las opciones para la simulación, incluyendo modo de las ejecuciones (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 fue ejecutado en modo interactivo entre celdas, partiendo de suelo desnudo con matriz de 10x10m y un período de simulación de 210 años, intentando reconstruir las condiciones actuales, correspondientes a un bosque no explotado.

Algunos autores señalan que la mayor parte de la región de los llanos occidentales venezolanos correspondía a áreas agrícolas antes de la independen-

cia y fueron abandonadas durante el proceso de emancipación venezolana y las guerras de la Federación (Veillón, 1976). De igual manera, Worbes (1999) plantea que el bosque de Caparo tiene por lo menos 160 años, valor que estima a partir del D máximo y la tasa de crecimiento de *Pachira quinata*, especie dominante en el mismo. Para los efectos de esta parametrización se consideró una edad de 210 años, a la cual se alcanzan valores similares a los observados en área basal y densidad. La parametrización se realizó para cada una de las condiciones fisiográficas definidas en la zona, es decir: banco, sub-banco y bajo.

El archivo Sitio contiene parámetros que incluyen la localidad, datos de suelo y clima. Los datos de suelo correspondientes para cada posición fisiográfica se tomaron de Franco (1982). Cada descripción del suelo está encabezada por el número de niveles en el perfil y por la fertilidad. 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<sup>-1</sup>·año<sup>-1</sup>) y toma valores desde <5 a 25 (fertilidad ilimitada). El archivo también contiene información sobre temperatura y precipitación mensual y su desviación estándar interanual, 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. Estos son edad máxima (Amax en años), diámetro a la altura de pecho máximo (Dmax en cm) y altura máxima (Hmax en m), coeficientes alométricos, forma del árbol, límites de temperatura estimados como grados-día de crecimiento mínimos (ddmin) y máximos (ddmax), tasa de crecimiento (g), tolerancias ambientales referidas a la sombra, sequía y respuesta a los nutrientes y tasa de establecimiento de plántulas y capacidad de rebrote y brote. Estos dos últimos valores se asumieron como cero por no poseer suficiente información al respecto.

El archivo MOSAIC contiene los valores correspondientes al número de estadios posibles para la condición que se está simulando, lo que responde a la clasificación previa de la combinación de cobertura y posición (suelos), el estado inicial del bosque, el número de roles de las especies, y los umbrales de esos roles para la altura, las capas del dosel y la altura del dosel.

Luego de varias ejecuciones y ajustes a los parámetros, y una vez conseguidos los valores adecuados, se procedió a ejecutar el modelo para 290 años adicionales con el fin de observar la

TABLA III  
RESULTADO DEL AGRUPAMIENTO DE ESPECIES PARA  
LA UNIDAD EXPERIMENTAL CAPARO

Tolerancia a la sombra	H max <15m	H max 15-30m	H max >30m
Baja (Pioneras)	<i>Bixa urucurana</i> <i>Heliocarpus popayanensis</i> <i>Myrcia</i> sp. <i>Urera</i> sp.	<i>Casearia nitida</i> <i>Cecropia peltata</i> <i>Cochlospermum vitifolium</i> <i>Cytarexylum venezuelensis</i> <i>Guazuma ulmifolia</i> <i>Hirtella</i> sp. <i>Inga oerstedia</i> <i>Ochroma pyramidale</i>	
Media (Nómadas)		<i>Chrysophyllum auratum</i> <i>Chrysophyllum caracasenum</i> <i>Cordia bicolor</i> <i>Cordia collococca</i> <i>Cordia</i> sp. <i>Cordia thaisiana</i> <i>Inga marginata</i> <i>Licania apetala</i> <i>Luehea seemanii</i> <i>Nectandra rigida</i> <i>Ormosia macrocalix</i> <i>Triplaris americana</i> <i>Vitex orinocensis</i> <i>Zanthoxylum culantrillo</i>	<i>Albizia guachapele</i> <i>Albizia niopoides</i> <i>Astronium graveolens</i> <i>Cassia grandis</i> <i>Cedrela odorata</i> <i>Ceiba pentandra</i> <i>Fissicalyx fendleri</i> <i>Lonchocarpus pictus</i> <i>Pachira quinata</i> <i>Platymiscium pinnatum</i> <i>Pterocarpus acapulcensis</i> <i>Sapium stylare</i> <i>Spondias mombin</i> <i>Sterculia apetala</i> <i>Swietenia macrophylla</i> <i>Symmeria paniculata</i> <i>Terminalia amazonia</i>
Alta (Tolerantes)	<i>Allophylus occidentalis</i> <i>Crataeva tapia</i> <i>Cupania americana</i> <i>Dendropanax arboreum</i> <i>Eugenia</i> sp. <i>Piper aduncum</i> <i>Stylogyne venezuelana</i> <i>Trichantera gigantea</i> <i>Trichilia maynasiana</i> <i>Zizyphus saeri</i>	<i>Annona montana</i> <i>Banara</i> sp. <i>Coccoloba padiformis</i> <i>Couropita guianensis</i> <i>Genipa americana</i> <i>Guarea guidonia</i> <i>Inga</i> sp. <i>Lonchocarpus sericeus</i> <i>Maclura tinctoria</i> <i>Mouriri barinensis</i> <i>Ocotea cernua</i> <i>Rheedia madruno</i> <i>Sloanea terniflora</i> <i>Stemmadenia grandiflora</i> <i>Trichilia hirta</i> <i>Trichilia trifolia</i>	<i>Brosimum alicastrum</i> <i>Clarisia biflora</i> <i>Ficus insipida</i> <i>Pouteria reticulata</i> <i>Protium crenatum</i> <i>Swartzia leptopetala</i> <i>Trophis racemosa</i>

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 (IV200, promedio del área basal relativa y la densidad relativa), área basal y densidad.

El modelo genera varios archivos de salida, entre ellos z.print, z.tracer y z.log y los archivos z.trans. En la Tabla II se describen las variables que genera el modelo para cada uno de esos archivos.

## Resultados y Discusión

### Agrupamiento de especies

Los grupos funcionales de especies arbóreas identificados para el área de estudio se muestran en la Tabla III. Adicionalmente se consideró el grupo de las palmas.

### Relaciones alométricas

Debido a la distribución heterogénea de las especies, el número de observaciones para cada una de los grupos funcionales fue diferente. Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla IV. Destaca en todos los casos la alta correlación obtenida.

### Tasas de crecimiento

En general, las tasas de crecimiento son mayores en la posición de banco (Tabla V). Así mismo, y como es de esperarse, los mayores valores los muestran las pioneras, algo característico de este grupo funcional, de mayor velocidad de crecimiento por sus tasas de fotosíntesis y respiración relativamente elevadas (Bonaf *et al.*, 2000). Las nómadas presentan valores intermedios; como señala Martínez-Ramos (1985), este grupo

TABLA IV  
COEFICIENTES ALOMÉTRICOS Y SUS ESTADÍSTICOS PARA  
LOS GRUPOS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS  
DE LA UNIDAD EXPERIMENTAL DE LA RESERVA FORESTAL DE CAPARO

Grupo Funcional	Coef. $b_2$	Error estándar	Coef. $b_3$	$r^2$
Nómadas grandes	0,0198	0,0002	1,65	0,8232
Nómadas medianas	0,0369	0,0006	2,15	0,8454
Palmas	0,0512	0,0022	3,65	0,8709
Pioneras medianas	0,0515	0,0008	2,40	0,8475
Pioneras pequeñas	0,1402	0,0097	3,30	0,9455
Tolerantes grandes	0,0313	0,0012	1,70	0,8877
Tolerantes medianas	0,0416	0,0007	2,60	0,8528
Tolerantes pequeñas	0,1259	0,0053	3,60	0,8734

TABLA V  
TASAS DE CRECIMIENTO PARA  
LOS GRUPOS FUNCIONALES DE  
ESPECIES ARBÓREAS

Grupo Funcional	Banco	Sub-banco	Bajío
Nómadas grandes	4038	2513	2438
Nómadas medianas	2925	2325	3175
Palmas	1630	3090	1090
Pioneras medianas	6167	6858	6448
Pioneras pequeñas	2000	750	7015
Tolerantes grandes	2562	2677	2275
Tolerantes medianas	2200	2724	5663
Tolerantes pequeñas	1383	1550	2875

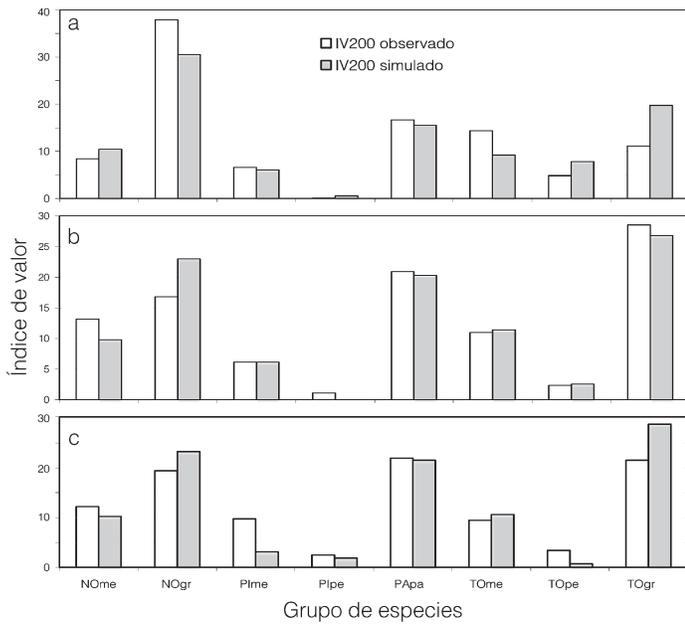


Figura 1. Índice de valor observado y simulados para las posiciones de a: banco, b: sub-banco y c: bajío, para la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo.

NOgr: nómadas grandes, NOme: nómadas medianas, PApa: palmas, Plme: pioneras medianas, Pipe: pioneras pequeñas, TOgr: tolerantes grandes, TOME: tolerantes medianas, y TOpe: tolerantes pequeñas.

corresponde a árboles que crecen favorecidos por los claros pequeños o condiciones medias de luz, con tasas intermedias de crecimiento entre las pioneras y las tolerantes.

ja de los claros, de allí que su IV sea más elevado en los datos de campo, en perjuicio de las especies tolerantes. Kammesheidt *et al.* (2001) simulando la dinámica del bosque para un periodo de

### Simulaciones

**Banco.** En los resultados de la simulación para un periodo de 210 años, el IV200 simulado se aproxima bastante a la dinámica esperada (Figura 1a); sin embargo, se observan diferencias en nómadas y tolerantes, lo cual puede deberse a la extracción selectiva ocurrida en el bosque que hace unos 40 años, específicamente de las especies *C. odorata* y *S. macrophylla*, ambas nómadas. Dicha intervención pudo haber generado una respuesta en el bosque, y los individuos de ese grupo tomar ventaja de los claros, de allí que su IV sea más elevado en los datos de campo, en perjuicio de las especies tolerantes. Kammesheidt *et al.* (2001) simulando la dinámica del bosque para un periodo de

240 años, en rodales intervenidos y sin explotación, sin distinguir por posición fisiográfica, encontraron que las especies sucesionales intermedias (nómadas) dominan sobre las tardías (tolerantes). Igualmente, las sucesionales tempranas (pioneras) desaparecen antes que la fase de equilibrio sea alcanzada.

Los resultados obtenidos para el año 210 de ejecución del modelo están dentro de lo esperado. En cuanto al área basal total, como se muestra en la Figura 2a, el modelo estima  $29,94\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$  ( $27,14\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$  sin palmas) mientras el valor observado es de  $29,36\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$  ( $27,29\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$  sin palmas) para individuos con  $D>10\text{cm}$ , que está dentro del intervalo encontrado por Vincent (1970) para este tipo de bosque y dentro del hallado por Kammesheidt (1998) de  $16,8-66,0\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$  (media =  $33,2\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$ ).

Respecto a la biomasa maderable total, el modelo da un estimado de  $361,22\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , valor algo superior al estimado de  $338,53\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$  observado en el área de estudio y dentro de los límites reportados por Vitousek y Sanford (1986) para algunas zonas tropicales que presentan moderada a baja fertilidad de suelos, como los de Panamá ( $316\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), los bosques amazónicos de Brasil ( $405\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) y de Venezuela de ( $335\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), así como también dentro del intervalo de 300 a

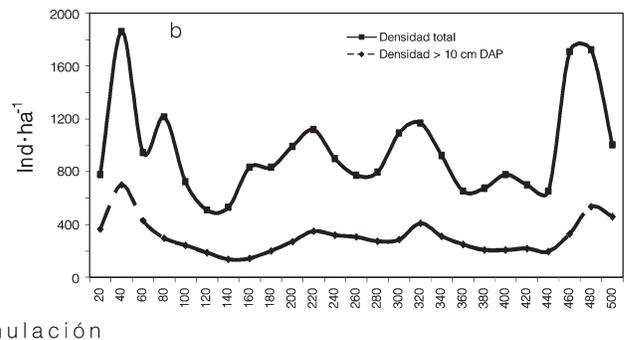
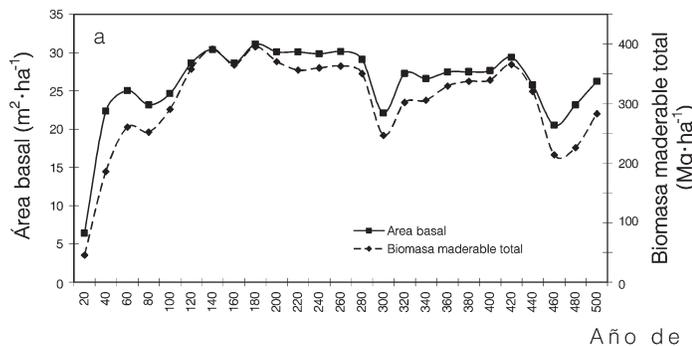


Figura 2. a: área basal y biomasa simulada, y b: densidad de árboles simulada durante un periodo de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en la posición fisiográfica banco.

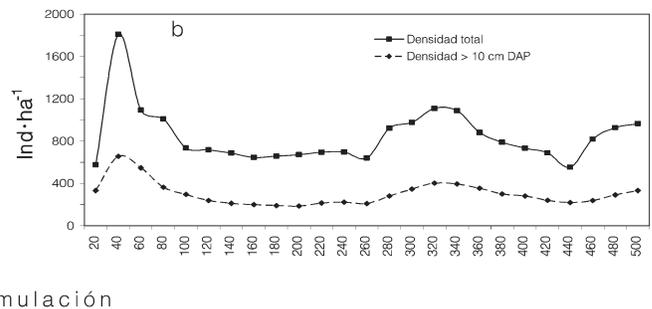
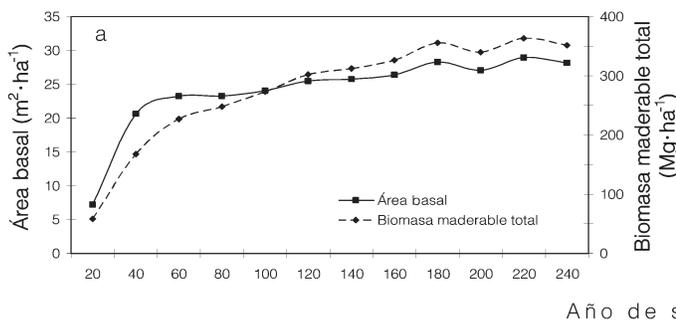


Figura 3. a: área basal y la biomasa simulada. b: densidad de árboles simulada durante un periodo de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en la posición fisiográfica sub-banco.

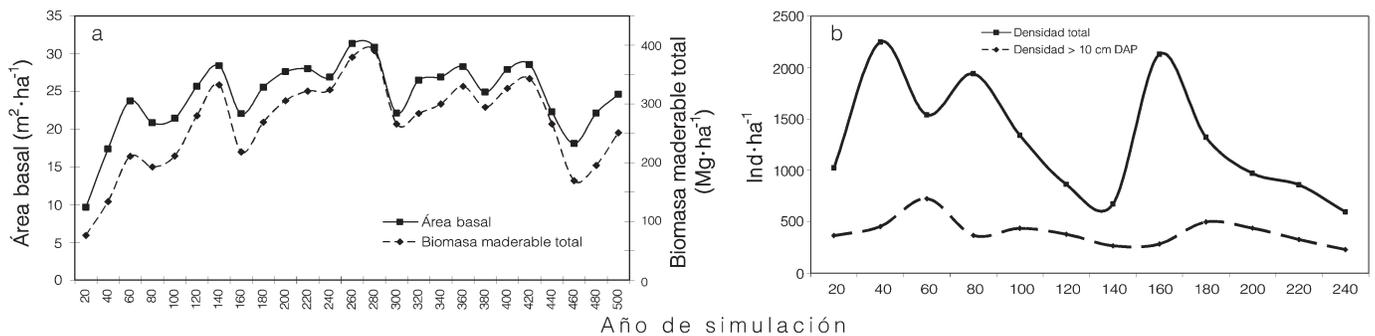


Figura 4. a: área basal y biomasa simulada. b: densidad de árboles simulada durante un período de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en la posición fisiográfica bajío.

1000t·ha<sup>-1</sup> reportado por Wadsworth (2000), para bosques tropicales húmedos de tierras bajas.

Las fluctuaciones observadas en el área basal y biomasa pueden deberse a que las especies nómadas empiezan a tener una mayor dominancia del sitio a partir del año 50, desplazando a las pioneras, caracterizadas por una baja supervivencia adulta, vida corta y por no alcanzar grandes diámetros (Martínez-Ramos, 1985). En cuanto al número de árboles con D>10cm, se encontraron 333 árb·ha<sup>-1</sup> y el valor simulado es de 319 árb·ha<sup>-1</sup> (Figura 2b).

Al simular la dinámica del bosque en la posición de banco para un periodo de 500 años se encontró que las especies tolerantes dominan el área, acumulando un IV de 41,67 seguidas por las nómadas con 32,63, lo que se corresponde a la composición esperada para un bosque no intervenido por un largo periodo.

*Sub-banco.* Los resultados obtenidos en la simulación para las condiciones de sub-banco muestran un predominio de las especies pertenecientes a los grupos de nómadas y tolerantes grandes, como podría esperarse en un bosque en un estadio sucesional intermedio. El índice de valor (IV200) simulado muestra diferencias con el observado, consistentes con la condición de bosque explotado, ya mencionada (Figura 1b).

Los valores encontrados en la ejecución del modelo para el año 210, están dentro de lo esperado. Para el caso de la biomasa maderable (Figura 3a), el modelo da un estimado de 349,78Mg·ha<sup>-1</sup>, incluyendo los individuos con D<10cm, mientras que el valor observado para los individuos con D>10cm es de 294,02Mg·ha<sup>-1</sup>. Bello (1996) encontró, para un bosque similar, un valor de 158 ±62Mg·ha<sup>-1</sup> para los individuos con D>10cm. El modelo estima 27,97 ±62m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (25,17 ±62m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> sin pal-

mas) de área basal total (Figura 3a), valor similar al observado de 25,78m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (18,92m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> sin palmas) para individuos con D>10cm. El valor simulado para la densidad de individuos con D>10cm (205,5ind·ha<sup>-1</sup>) es inferior al observado de 256ind·ha<sup>-1</sup> (Figura 3b).

En la simulación de la dinámica del bosque en sub-banco para un periodo de 500 años, también las tolerantes dominan el área (IV=50,97), seguidos de las palmas (IV=25,4).

*Bajío.* En este caso se observa que los resultados obtenidos en la simulación del índice de importancia de las especies se ajustan a la dinámica esperada, discrepando de los valores observados (Figura 1c). En general, los resultados de la ejecución del modelo son muy superiores a los observados, lo que puede deberse a las condiciones particulares de esta posición fisiográfica, caracterizada por periodos de inundación anual en los que las plantas sufren un estrés por anegamiento. La dinámica hídrica del modelo utilizado, como se explicó antes, solo restringe por sequía y no considera la condición de anegamiento. El área basal total simulada para el año 210 muestra (Figura 4a) un valor promedio de 27,79m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (18,89m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> sin palmas), mientras que en las parcelas se observó un valor de 20,09m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (15,09m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> sin palmas) para los individuos con D>10cm.

Respecto a la biomasa maderable total, el modelo estima 312,27Mg·ha<sup>-1</sup> mientras que en las parcelas se consiguió un promedio de 210,09Mg·ha<sup>-1</sup> (Figura 4a). En relación al número de árboles con D>10cm, aunque el promedio en las parcelas es de 205,98 árb·ha<sup>-1</sup>, el modelo estima un valor muy superior de 371,75arb·ha<sup>-1</sup> (Figura 4b). Se observa, además, gran variabilidad en el comportamiento de los valores, que puede deberse a la situación ya planteada de estrés.

En la simulación de la dinámica del bosque en bajío para un periodo de 500 años, son las especies nómadas (IV=45,36) las que dominan el área y le siguen con un valor cercano las tolerantes (IV=38,26).

## Conclusiones

El modelo FACET muestra una gran potencialidad para predecir la dinámica de bosques tropicales como el estudiado en este trabajo, con excepción de aquellas áreas que corresponden a los denominados bajíos, caracterizados por suelos con problemas de drenaje. Esto se debe a que en FACET el balance hídrico en el suelo no incluye anegamiento y se establece la restricción de las especies solamente debido al estrés por sequía. En el caso de los bosques de los llanos venezolanos, es necesario considerar además el estrés por condiciones anóxicas, por lo que se están haciendo las modificaciones necesarias en FACET para lograr una mejor representación de la dinámica de estos ecosistemas.

Los resultados de la simulación se encuentran dentro de lo esperado en cuanto a la representación de los grupos de especies, mas no en cuanto a los valores en altura; esto pudiera explicarse por la generalización de las formas del árbol y porque las relaciones alométricas subestiman la altura. En cuanto a la forma del árbol, el modelo considera a las latifoliadas como un gran grupo, lo que se refleja en imprecisión en los estimados de alturas totales y comerciales de las especies y de otras alometrías. Es necesario incorporar un mayor número de formas al modelo, de manera de reflejar más adecuadamente el crecimiento. Además, para el cálculo de los coeficientes alométricos solo se cuenta con datos de D>10cm, lo cual deja un vacío de información importante, sobre todo en las especies pequeñas (<15m de altura).

El esquema de agrupamiento permitió observar los patrones generales de la dinámica del bosque en estudio. En este sentido, el bosque está compuesto principalmente por especies nómadas, lo que se explica por las perturbaciones ocurridas en épocas recientes. Aunque la aplicación de un esquema de agrupamiento puede considerarse simplista, facilita el modelado en las condiciones de los bosques tropicales en los que se tiene un conocimiento limitado de las especies y la información disponible se encuentra dispersa.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Julio Serrano y Pedro Salcedo de INDEFOR, ULA. Este estudio fue financiado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA; proyecto FO-421-98-01-B), por la *National Science Foundation* de los EEUU (subvenciones DBI-9615936 y DEB-0108563) y por el CONICIT (proyecto PI-99000381).

#### REFERENCIAS

- Abbott-Wood C (2002) Landscape forest modeling of the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Tesis. Ciencias Ambientales, Universidad de North Texas, Denton, Texas. EEUU. 158 pp.
- Acevedo MF (1980) Tropical Rain Forest Dynamics: a simple mathematical model. En Furtado JI (Ed.) *Tropical Ecology and Development*. International Society for Tropical Ecology. Kuala Lumpur, Malasia. pp. 219-227
- Acevedo MF (1981) On Horn's Markovian model of forest dynamics with particular reference to tropical forests. *Theor. Popul. Biol.* 19: 230-250.
- Acevedo MF, Urban DL, Ablan M (1995) Transition and Gap Models of Forest Dynamics. *Ecol. Applicat.* 5: 1040-1055.
- Acevedo MF, Urban DL, Shugart HH (1996) Models of forest dynamics based on roles of tree species. *Ecol. Modell.* 87/1-3: 267-284.
- Acevedo MF, Pamarti S, Ablan M, Urban DL, Mikler A (2001a) Modeling forest landscapes: parameter estimation from gap models over heterogeneous terrain. *Simulation* 77: 53-68.
- Acevedo MF, Ablan M, Urban DL, Pamarti S (2001b) Estimating parameters of forest patch transition models from gap models. *Envir. Model. Software* 16: 649-658.
- 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. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 72 pp.
- Bonal D, Sabatier D, Montpied P, Tremeaux D, Guehl JM (2000) Interspecific variability of  $\delta^{13}\text{C}$  among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124: 454-468.
- Botkin DB (1993) *Forest dynamics: an ecological model*. Oxford University Press. Oxford, RU. 309 pp.
- Botkin DB, Janak JF, Wallis JR (1972) Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.* 60: 849-873.
- Brown S, Gillespie A, Lugo, A (1989) Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *For. Sci.* 35:881-902.
- D'Jesús A, Torres-Lezama A, Ramírez H (2001) Consecuencias de la explotación maderera sobre el crecimiento y el rendimiento sostenible de un bosque húmedo decíduo en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Rev. For. Venez.* 45: 133-143.
- Delgado L (2000) *Modelos de simulación a diferentes escalas de la dinámica del bosque tropical. Reserva Forestal Imataca. Sector Central*. Tesis. Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG), Venezuela. 179 pp.
- Delgado LA, Acevedo MF, Castellanos H, Ramírez H, Serrano J (2005) Relaciones alométricas y patrones de crecimiento para especies de árboles de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia* 30: 275-283.
- Doyle TW (1981) The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rainforest: an application of a tropical forest succession model. En West DC, Shugart HH, Botkin DB (Eds.) *Forest Succession Concepts and Applications*. Springer. Nueva York, EEUU. pp: 55-73.
- Ewel JJ, Madriz A, Tossi A (1976) *Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas, Venezuela. 270 pp.
- Fernández Y (1995) *Aplicación de modelos de base individual a bosques tropicales americanos: un caso de la Guayana venezolana*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 179 pp.
- Field C, Vásquez-Yáñez C (1993) Species of the Genus Piper provide a model to study how plants can grow in different kinds of rainforest habitats. *Interciencia* 18: 230-236.
- Gratzer G, Canham C, Dieckmann U, Fischer A, Iwasa Y, Law R, Lexer MJ, Sandmann H, Spies TA, Splechtna BE, Szwagrzyk J (2004) Spatio-temporal development of forests; current trends in field methods and models. *Oikos* 107: 3-15.
- Hamilton DA (1990) Extending the range of applicability of an individual tree mortality model. *Can. J. For. Res.* 20: 1212-1218.
- Hartshorn GS (1975) A matrix model of tree population dynamics. En Golley FB, Medina E (Eds.) *Tropical ecological systems*. Springer. Nueva York, EEUU. pp: 41-52.
- Howard AF, Valero J (1992) A diameter class growth model for assessing the sustainability of silvicultural prescriptions in a natural tropical forest. *Commonwealth For. Rev.* 71: 171-177.
- Kammesheidt L (1994) Bestandesstruktur und Artendiversität in selektiv genutzten Feuchtwäldern der westlichen Llanos Venezuela, unter besonderer Berücksichtigung einiger autökologischer Merkmale wichtiger Baumarten. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen, Heft 100. Göttingen, Germany. 230 pp.
- Kammesheidt L (1998) Stand structure and spatial pattern of commercial species in logged and unlogged Venezuelan forest. *For. Eco. Manag.* 109:163-174.
- Kammesheidt L (2000) Some autoecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecol* 21: 37-48.
- Kammesheidt L, Köhler P, Huth A (2001) Sustainable timber harvesting in Venezuela: a modelling approach. *J. Appl. Ecol.* 38: 756-770.
- Kammesheidt L, Köhler P, Huth A (2002) Simulating logging scenarios in secondary forest embedded in a fragmented neotropical landscape. *For. Eco. Manag.* 170: 89-105.
- Köhler P, Huth A (1998) The effect of tree species grouping in tropical rain forest modelling -simulation with the individual based model Formind. *Ecol. Modell.* 109: 301-321.
- Köhler P, Chave J, Riéra B, Huth A (2003) Simulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* 6: 114-128.
- Kurpick P, Kurpick U, Huth A (1997) The influence of logging on a Malaysian dipterocarp rain forest: a study using a forest gap model. *J. Theor. Biol.* 185: 47-54.
- Martínez-Ramos M (1985) Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Pompa A, del Amo S (Eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alambra Mexicana. México. pp. 191-239.
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JAJr, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecol. Monog.* 66: 1-43.
- Porté A, Bartelink HH (2002) Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecol. Modell.* 150: 141-188
- Ramírez H (1995) *Aplicación de un modelo de base individual a la dinámica del bosque tropical: Un caso de los llanos venezolanos*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 65pp.
- Ramírez H, Torres-Lezama A, Acevedo M (1997) Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los llanos occidentales venezolanos. *Eco-tropicos* 10: 9-20.
- Shugart HH (1984) *A theory of Forest Dynamics: The ecological implications of forest succession models*. Springer. New York, EEUU. 278 pp.
- Shugart HH, Smith TM (1992) Modelos para predecir la dinámica de los bosques boreales en respuesta al cambio ambiental. *Unasylva* 43: 30-38.
- Swaine MD, Whitmore TC (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio* 75: 81-86.

- Torres-Lezama A (1975) *Ensayos de especies latifoliadas en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo, estado Barinas, Venezuela*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 206 pp.
- Torres-Lezama A, Ramírez H, Baldoceña R (1998) Predicción de la respuesta de un bosque tropical venezolano a diferentes estrategias de manejo. En *Memorias Simp. Internac. Sobre posibilidades de manejo forestal sostenible en América Tropical*. BOLFOR-CIFOR-IUFRO. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. pp. 234-240.
- Urban DL, Bonan GB, Smith TM, Shugart HH (1991) Spatial Applications of gap models. *For. Ecol. Manag.* 42: 95-110.
- Urban DL, Shugart HH (1992) Individual models of forest succession. En Glenn-Lewis DC, Pett RK, Veblen TT (Eds.) *Plant Succession: Theory and prediction*. Chapman and Hill, Londres, RU. pp. 249-292.
- Urban DL, Acevedo MF, Garman SL (1999) Scaling fine-scale processes to large-scale patterns using models derived from models: Meta-models. En Mladenoff DJ, Baker WL (Eds.) *Spatial Modelling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp: 70-98.
- Urban DL, Miller C, Halpin PN, Stephenson NL (2000) Forest gradient response in sierran landscapes: the physical template. *Landscape Ecol.* 15: 603-620.
- Vanclay JK (1995) Growth models for tropical forest. A synthesis of models and methods. *For. Sci.* 41: 7-42.
- Veillón JP (1976) Las deforestaciones en los llanos occidentales de Venezuela desde 1950 hasta 1975. En Hamilton LS, Steyermark J, Veillón JP, Mondolfi, E (Eds.) *Conservación de los bosques húmedos de Venezuela*. Sierra Club-Consejo de Bienestar Rural. Caracas, Venezuela. pp. 97-110.
- Vincent L (1970) *Estudio sobre la tipificación del bosque con fines de manejo de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 259 pp.
- Vitousek PM, Sanford L (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-176.
- Wadsworth F (2000) *Producción Forestal para América Tropical*. Manual de Agricultura N°710. IUFRO-SPDC. Servicio Forestal, Departamento de Agricultura. Washington DC, EEUU. 603 pp.
- Whitmore TC (1988) On the definition of ecological species groups in the tropical rain forest. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Worbes M (1999) Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Ecology* 87: 391-403.

## SIMULATION OF A TROPICAL FOREST IN THE WESTERN PLAINS OF VENEZUELA

Hirma Ramírez-Angulo, Magdiel Ablan, Armando Torres-Lezama and Miguel F. Acevedo

### SUMMARY

Data from permanent plots in a seasonal forest in the western plains of Venezuela were used to establish the parameters for FACET, a model based on individual trees and sensitive to topographical conditions of the terrain. Due to the large number of species, these were grouped according to shade tolerance (tolerant, intermediate and intolerant) and their maximum height (large, medium and small). Palm species were considered as a separate group. Forest dynamics was simulated for each physiographic position (banco, higher elevation areas formed by old river banks, sub-banco, areas of intermediate elevation and bajío, flooded depressions). Simulation results for 210 years are similar to observed values in banco and sub-banco but not in bajío. After 500 years of simulation, large-tolerant species

dominate in bancos, accumulating an index of value (IV) of 27.28 followed by palms with IV= 18.86; similar results are obtained in sub-banco where large-tolerant species dominate with IV= 26.78 and palms accumulate 20.27; which corresponds to the expected composition for a non-perturbed forest. In bajío, large-tolerant species also dominate with IV= 28.74 but are followed by large-intermediate species with 20.27. In conclusion, the FACET model has a great potential to predict the dynamics of tropical forests, except in the bajíos or flooded depressions with drainage problems. Therefore, it is necessary to modify the water balance routine of FACET to achieve a better representation of forest dynamics at these flooded sites.

## SIMULAÇÃO DA DINÂMICA DE UM BOSQUE TROPICAL NAS PLANÍCIES OCCIDENTAIS DA VENEZUELA.

Hirma Ramírez-Angulo, Magdiel Ablan, Armando Torres-Lezama e Miguel F. Acevedo

### RESUMO

Os dados de parcelas permanentes, estabelecidas em um bosque estacional das planícies ocidentais venezuelanas, se usaram para estabelecer os parâmetros de FACET, um modelo baseado em árvores individuais e sensíveis às características topográficas do terreno. Devido ao seu alto número, as espécies arbóreas se agruparam de acordo com sua tolerância à sombra (tolerantes, intermediárias e intolerantes) e sua altura máxima (grandes, médias e pequenas). As palmeiras foram consideradas como um grupo separado. A dinâmica florestal foi simulada para cada posição fisiográfica (banco, sub-banco e brejo). Os resultados da simulação para um período de 210 anos se aproximam à dinâmica esperada tanto para banco como sub-banco, não assim para brejo. Depois de uma simulação de 500 anos, em banco as toleran-

tes grandes dominam a área, acumulando um índice de valor (IV) de 27,28 seguidas pelas palmeiras com um IV= 18,86; igual ocorre em sub-banco onde as tolerantes grandes predominam com um IV= 26,78 e as palmeiras acumulam 20,27; o que se corresponde com a composição esperada para um bosque sem perturbações. Em brejo, as tolerantes grandes também mantêm o primeiro lugar com um IV= 28,74 mas as seguem as intermediárias grandes com 20,27. Em conclusão, o modelo FACET tem grande potencialidade para prever a dinâmica de bosques tropicais, exceto nas áreas de brejo com problemas de drenagem. Em consequência, é necessário introduzir modificações na rotina de balanço de água no solo para lograr uma melhor representação da dinâmica florestal nesses sítios.