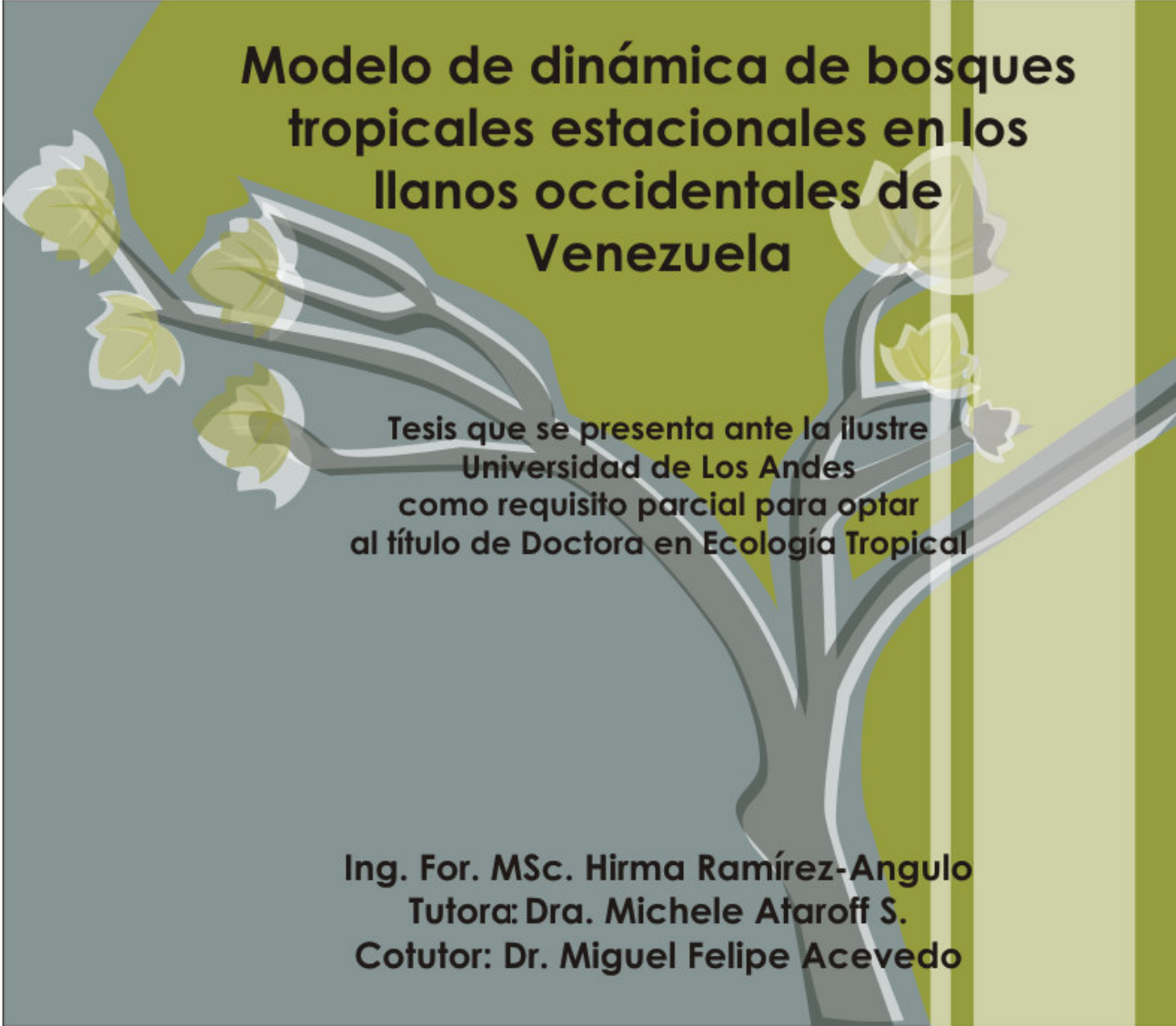


**Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Postgrado de Ecología Tropical**



**Modelo de dinámica de bosques
tropicales estacionales en los
llanos occidentales de
Venezuela**

**Tesis que se presenta ante la ilustre
Universidad de Los Andes
como requisito parcial para optar
al título de Doctora en Ecología Tropical**

**Ing. For. MSc. Hirma Ramírez-Angulo
Tutora: Dra. Michele Ataroff S.
Cotutor: Dr. Miguel Felipe Acevedo**

Mérida, diciembre 2007



Dedicatoria

A quienes me enseñaron a seguir nadando aún cuando la corriente me lo hiciera difícil, mis padres Ana Hilda y Acacio.

A mi hermana por los demás momentos vividos y por su amor y entrega a la familia.

A mis hijos, los "pequeños" ya hombres que tanto significan en mi vida.

A Armando, por su amor, apoyo y compañía en cada etapa del camino recorrido juntos, sobretodo en tantos momentos difíciles.

A la Sra. Isabel, quien con sus sabias palabras me impulsó a culminar mi carrera.

RESUMEN

Los modelos de simulación pueden ser una herramienta para entender la dinámica del bosque tropical, y así contribuir a la conservación y manejo de estos complejos y amenazados ecosistemas. El objetivo de esta tesis fue simular la dinámica de un bosque tropical con inundaciones estacionales, específicamente el bosque de Caparo, estado Barinas. Con la información básica obtenida a través de las mediciones sucesivas de árboles en parcelas permanentes, se estimaron los valores para la parametrización del modelo FACET, una extensión del modelo de claros ZELIG. Mucho del esfuerzo en este modelo se había focalizado en el balance de agua en el suelo como una restricción primaria sobre los bosques. Sin embargo, el modelo no consideraba estrés por anegamiento, una condición importante en el bosque estudiado; por ello se desarrolló una nueva respuesta de las especies para contabilizar el rango de tolerancia a este estrés.

En las parcelas permanentes se encontró un número elevado de especies (89), por lo que se optó por seleccionar las especies más representativas utilizando un índice de valor de importancia denominado IV200, que relaciona el área basal relativa y la densidad relativa. Para establecer las especies a incluir en el modelo se consideraron aquellas con mayores IV200 en orden decreciente hasta alcanzar un IV200 acumulado de 75%. El resto de especies arbóreas se agruparon de acuerdo con dos criterios que conjugan los requerimientos de luz y el crecimiento representado por la altura máxima que pueden alcanzar los individuos, esta combinación resultó en nueve grupos funcionales, considerando las palmas como un grupo separado.

Los coeficientes alométricos altura-diámetro a la altura de pecho se estimaron por regresión lineal aplicada a la transformación logarítmica de la ecuación de la relación alométrica. Se encontraron coeficientes de determinación (R^2) altos con valores por encima de 0,75, lo que sugiere una elevada explicación

de la relación entre las variables altura total y D. En lo que respecta a las tasas de crecimiento no se hallaron diferencias estadísticamente significativas para las posiciones fisiográficas, mientras que para los diferentes grupos se encontraron diferencias altamente significativas. Las palmas son las que presentan la mayor tasa de crecimiento, mientras que las tolerantes pequeñas reportan la menor tasa de crecimiento.

Los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies muestran un ajuste muy bueno, respecto a lo observado en las parcelas permanentes, tanto en banco como en bajío, no así en sub-banco, En cuanto a los distintos parámetros globales se observa que, en general, en banco y sub-banco están dentro de lo esperado, mas no en bajío donde el área basal es menor que la observada.

Se simuló el aprovechamiento de las especies maderables comerciales, con explotación convencional y planificada, incluyendo el daño que ocasiona la extracción a la vegetación remanente y considerando los diámetros mínimos de cortabilidad establecidos en Venezuela. Asimismo, se utilizaron tres ciclos de corta (espacio de tiempo entre dos cosechas): 30 (generalmente usado en los llanos occidentales), 60 y 100 años. Se encontró que los daños por la explotación son muy altos, si se considera que aún transcurridos 100 años no se logran igualar los valores del bosque no aprovechado. Asimismo, estos resultados confirman que los ciclos de corta establecidos por la administración forestal en Venezuela no son ecológicamente sostenibles; en consecuencia, se recomienda el uso de las técnicas de explotación de impacto reducido, la reducción de la intensidad de corta, el incremento de la longitud de los ciclos de corta y/o el aumento de los diámetros mínimos de cortabilidad, entre otras medidas para el logro del manejo sostenible.

CONTENIDO

<u>I. INTRODUCCIÓN</u>	1
<u>II. EL PROBLEMA</u>	4
<u>III. OBJETIVOS</u>	16
3.1. OBJETIVO GENERAL	16
3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	16
<u>IV. SITIO DE ESTUDIO</u>	17
4.1. LOS BOSQUES DE LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA	17
4.2. IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y ECONÓMICA DE LOS BOSQUES DE LOS LLANOS OCCIDENTALES	18
4.3. EL MANEJO FORESTAL EN LOS LLANOS OCCIDENTALES	20
4.4. LA RESERVA FORESTAL DE CAPARO	22
4.5. FUENTE DE DATOS	32
<u>V. GRUPOS FUNCIONALES Y SELECCIÓN DE ESPECIES</u>	39
5.1. GRUPOS FUNCIONALES	39
5.2. SELECCIÓN DE LAS ESPECIES	58
<u>VI. RELACIONES ALOMÉTRICAS</u>	60
6.1. MARCO TEÓRICO	60
6.2. CÁLCULO DE LOS COEFICIENTES ALOMÉTRICOS	65
6.3. RESULTADOS	68

<u>VII. TASAS DE CRECIMIENTO</u>	78
7.1. MARCO TEÓRICO	78
7.2. METODOLOGÍA	86
7.3. RESULTADOS	88
<u>VIII. EL MODELO FACET</u>	102
8.1. MODELOS DE CLAROS	103
8.2. CAMBIOS EN EL MODELO PARA SIMULAR ANEGAMIENTO	109
8.3. DINÁMICA DE AGUA EN EL SUELO EN FACET: FACTOR SEQUÍA Y FACTOR SATURACIÓN	111
8.4. RESPUESTA DE LAS ESPECIES A DÍAS SECOS Y ANEGADOS	114
8.6. AJUSTE DEL MODELO	126
8.7. ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD	134
<u>IX. SIMULACIÓN DE LA DINÁMICA DE UN BOSQUE APROVECHADO CON EL MODELO FACET</u>	141
9.1. MARCO TEÓRICO	141
9.2. METODOLOGÍA	150
9.3. RESULTADOS	151
<u>X. CONCLUSIONES</u>	160
<u>XI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u>	163

Índice de Figuras

Figura 1. Mapa de la superficie forestal de los llanos occidentales venezolanos en el año 1950	19
Figura 2. Ubicación del Área de Estudio, correspondiente al Area Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, Venezuela	24
Figura 3. Climadiagrama de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo, según Walter y Lieth	25
Figura 4. Variedad de bosques presentes en la transecta río Caparo -Caño Anarú en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo.	29
Figura 5. Distribución y forma de las parcelas establecidas en la Unidad Experimental de Caparo	34
Figura 6. Abundancia relativa acumulada de individuos >10 cm de DAP de las diferentes especies encontradas en el área de estudio en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, Venezuela	40
Figura 7. Comparación entre las alturas observadas y las estimadas con la ecuación resultante de la regresión para las especies a) <i>Pachira quinata</i> y b) <i>Pouteria reticulata</i>	74
Figura 8. Comparación entre las alturas observadas y las estimadas con la ecuación resultante de la regresión para las especies a) <i>Brosimum alicastrum</i> y b) <i>Cecropia peltata</i>	75
Figura 9. Comparación entre las alturas observadas y las estimadas con la ecuación resultante de la regresión para los grupos a) Tolerantes medias medianas y b) Tolerantes medianas	76
Figura 10. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en banco	90
Figura 11. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en subbanco	91
Figura 12. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en bajío	92
Figura 13. Crecimiento medio de cada uno de los grupos funcionales	94

Figura 14. Crecimiento diamétrico por clases en las parcelas evaluadas en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, Venezuela	94
Figura 15. Crecimiento por clases diamétricas de los individuos pertenecientes al grupo de las pioneras a) pequeñas y b) medianas	95
Figura 16. Crecimiento por clases diamétricas de los individuos pertenecientes al grupo de tolerantes intermedias a) pequeñas, b) medianas y c) grandes	96
Figura 17. Crecimiento por clases diamétricas de los individuos pertenecientes al grupo de tolerantes a) pequeñas, b) medianas y c) grandes	97
Figura 18. Curva de crecimiento de la especie <i>Inga oerstediana</i> , Unidad Experimental de la R.F. Caparo, Venezuela	101
Figura 19. Curva de crecimiento del grupo funcional tolerantes grandes, en la posición fisiográfica subbanco de la Unidad Experimental de la R.F. Caparo, Venezuela	101
Figura 20. Esquema de los submodelos e intercambios a nivel de sistema implementados en el modelo FACET	107
Figura 21. Infiltración y percolación	113
Figura 22. Tasas de infiltración agregadas a los parámetros de suelo	114
Figura 23. Respuesta de especies arbóreas a días con suelo seco, dd es la proporción de días con suelo seco y $smfd$ el multiplicador para la respuesta de las especies a días secos, a) para plántulas y b) árboles	116
Figura 24. Respuesta de especies arbóreas a días con suelo saturado, wd es la proporción de días con suelo saturado y $smfw$ el multiplicador para la respuesta de las especies a días saturados, a) para plántulas y b) árboles	117
Figura 25. Planos de respuesta de especies arbóreas a días secos y saturados, DD: días secos y wd: días con suelo saturado	118
FIGURA 26. EJEMPLO DE ARCHIVO DE ENTRADA ENT	119
Figura 27. Especificaciones del Archivo control usado en la ejecución del modelo FACET	120
Figura 28. Archivo Sitio	121
Figura 29. Archivo Especies	123

- Figura 30. Comparación del Área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica banco 128
- Figura 31. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de DAP (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en banco 129
- Figura 32. Comparación del Área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica subbanco 131
- Figura 33. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de D (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en sub-banco 132
- Figura 34. Comparación del Área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica bajío 133
- Figura 35. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de DAP (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en la condición de bajío 135
- Figura 36. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica banco 138
- Figura 37. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica subbanco 139
- Figura 38. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica bajío 140
- Figura 39. Comparación del Área basal simulada para un periodo de 150 años en el bosque explotado respecto al área basal inicial en la Unidad Experimental Caparo 152

Figura 40. Comparación de la biomasa maderable simulada para un periodo de 150 años en el bosque explotado respecto a la biomasa inicial en la Unidad Experimental Caparo 152

Figura 41. Comparación del volumen para el bosque al momento del aprovechamiento y 30, 60 y 100 años después 154

Figura 42. Comparación del área basal en el bosque explotado y no arovechado, luego de 30 años de la intervención 156

Figura 43. Comparación del área basal en el bosque bajo condiciones de aprovechamiento a) planificado y b) convencional, luego de 30, 60 y 100 años de la explotación 158

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de sitios en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo	30
Tabla 2. Características de la vegetación en cada una de las tres posiciones fisiográficas en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo	31
Tabla 3. Número de parcelas establecidas por compartimiento en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo	35
Tabla 4. Calibración de los parámetros de FACET considerados en el archivo de entrada ESPECIES	38
Tabla 5. Calibración de los parámetros de FACET considerados en el archivo de entrada SITIO	38
Tabla 6. Características fisiológicas y demográficas resaltantes de las especies pioneras, Tolerantes medias y Tolerantes	43
Tabla 7. Clasificación de las especies en grupos funcionales en el área de estudio	56
Tabla 8. Especies seleccionadas para la parametrización del modelo, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo	59
Tabla 9. Relaciones alométricas usadas comúnmente en modelos de claros	66
Tabla 10. Estadísticos descriptivos de la altura (H) y el diámetro a la altura de pecho (D) de las diferentes especies arbóreas en las parcelas de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo	70
Tabla 11. Valores estimados de los coeficientes alométricos para las distintas especies y grupos funcionales seleccionados	71
Tabla 12. Tasas de crecimiento (G adimensionales) de las especies arbóreas de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo	100
Tabla 13. Tasas de crecimiento (G adimensionales) de los grupos funcionales de especies arbóreas de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo	100

I. INTRODUCCIÓN

El bosque tropical, que en general representa 48% de la biomasa aérea, cubre una gran parte de las zonas tropicales alcanzando cerca de 16 millones de km² y contiene alrededor del 70% de la riqueza de especies del planeta (Wilson 1992). Por otra parte, estos ecosistemas producen madera, combustible y alimento, actúan como reguladores del clima, previenen erosión y son importantes reservorios de agua.

Sin embargo, en los albores del siglo XXI el bosque tropical constituye un problema no solo desde el punto de vista científico sino también desde el político y el económico. Esta afirmación se fundamenta en el hecho de que el mismo ha venido siendo sometido por años a una fuerte acción destructiva a los fines de cambiar su uso a agricultura, ganadería, urbanismo, industria y desarrollos hidroeléctricos, entre otros; así como a la degradación originada por prácticas forestales no sostenibles (Chave 2000, Köhler *et al.* 2003).

En Venezuela, la situación no difiere a la planteada a nivel mundial. Durante las últimas cinco décadas, el área al norte del Orinoco ha sido objeto de un proceso de intensa deforestación, ligado a la colonización agrícola, con la pérdida de seis millones de hectáreas de bosques en el periodo comprendido entre 1950 y 1988 (Veillon 1977, Catalán 1989).

Como parte de las medidas tomadas para enfrentar ese proceso de pérdida de la superficie forestal y satisfacer la demanda de productos forestales el estado venezolano estableció en la década de los 1950's la figura de reservas forestales, que son espacios productivos sujetos a un régimen de administración especial, que tienen como propósito fundamental garantizar el suministro regular de materia prima a la industria maderera nacional. Estas reservas, sin embargo, han estado sometidas a procesos de colonización

agraria, que no han podido ser controlados por el Estado. Para principios de la década de 1990, en las reservas de los Llanos Occidentales el avance agropecuario había substituido la cobertura boscosa en más del 70% y dado que las presiones por la tierra continuaron, incluso con mayor intensidad desde finales de esa década, la real amenaza de extinción total se convirtió, así, en una paradoja ecológica con la entrada del nuevo siglo: reservas forestales sin bosques (Rojas-López 2007).

Desde el punto de vista ecológico podría ser deseable declarar tantas áreas como fuera posible como zonas protegidas con una prohibición de aprovechamiento (Whitmore y Sayer 1992). Sin embargo, esta posición idealista no siempre concuerda con la posición de la opinión pública y de los encargados de la toma de decisiones en los países en desarrollo, puesto que muchas comunidades dependen de este ecosistema para sobrevivir.

La pérdida o degradación de los bosques tropicales es en la actualidad uno de los problemas ambientales más importantes. Si se consideran los impactos de la deforestación, el desarrollo de prácticas de manejo sustentable es de gran importancia. Una de las principales causas de la ausencia de prácticas de manejo apropiadas es el desconocimiento de la dinámica de estos ecosistemas.

Con un esfuerzo de planificación detallada puede ser posible manejar los bosques tropicales de una manera que tengan oportunidad de recuperación. Para estimar cuotas anuales, ciclos de corta, diámetros mínimos de corta, entre otros, se requieren conocimientos de los principales procesos de dinámica forestal.

Debido a que los árboles generalmente crecen lentamente y son de larga vida, los efectos de cualquier práctica de manejo sobre las tendencias actuales no

podrán ser observados sino hasta muchos años después, es por lo que el uso de modelos de simulación se ha vislumbrado como una herramienta de mucha utilidad.

El modelo de base individual FACET fue calibrado para las condiciones de un bosque tropical con inundaciones estacionales, específicamente el bosque de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, y utilizado para predecir la dinámica del bosque bajo diferentes escenarios de aprovechamiento.

II. EL PROBLEMA

La publicación de la Agenda 21 de la Conferencia de Río ha dado gran relevancia al manejo sostenible de los bosques. El concepto de sustentabilidad forestal ha evolucionado desde un simple enfoque de rendimiento sostenido de madera, hacia la utilización de una variedad más amplia de productos forestales, la prestación de servicios ambientales y el mejoramiento de la calidad de vida de las poblaciones humanas. Muchos expertos están conscientes de que la presión sobre los bosques tropicales continuará debido al desmonte de tierras (Heinrich 1998).

Ante esta situación, es imperativo conocer cómo las perturbaciones naturales o antropogénicas afectan los ecosistemas boscosos; y al respecto se plantean muchas preguntas sobre las reacciones del bosque a dichas perturbaciones o factores. Sin embargo, dada la longevidad del componente arbóreo, se requeriría de varias generaciones humanas para hacer el seguimiento utilizando un enfoque experimental. Una valiosa herramienta para responder dichas preguntas la constituyen los modelos de simulación, de los cuales han sido desarrollados un gran número, desde la década de los setenta, principalmente para los bosques en la zona templada.

Los modelos en el área forestal han sido clasificados por Porté y Bartelink (2002) en dos grandes categorías, de acuerdo a la unidad elemental considerada: modelos de rodal y modelos de base individual. Los primeros representan el dosel por capas de hojas horizontalmente homogéneas, se basan en información a nivel de rodal, y lo representan con parámetros como densidad y área basal total (Buongiorno y Michie 1980, Martin y Ek 1984, Lowell y Mitchell 1987, Vanclay 1989). Los modelos de base individual simulan la dinámica de un bosque siguiendo el destino de cada individuo arbóreo, como si creciera sobre una pequeña parcela. El grado de complejidad va

desde la tabulación de las probabilidades de que un individuo de una especie sea reemplazado por uno de otra, a modelos extremadamente detallados que incluyen geometría tridimensional de diferentes especies con distintos tamaños (Shugart y West 1980), pudiendo ser independientes o dependientes de la ubicación en la parcela.

La mayoría de los modelos de base individual están basados en ecuaciones sencillas para las interacciones entre individuos, e. g. competencia por recursos limitados, en conjunto con ecuaciones para establecimiento, muerte y crecimiento de individuos, y son muy valiosos en el estudio de las consecuencias de la interacción entre estos procesos, como también del papel que los factores ambientales juegan al limitar los mismos (Shugart 1984, Shugart y Urban 1989).

Uno de los primeros intentos que apuntan específicamente a simular el crecimiento de bosques mixtos fue el desarrollo de los ‘modelos de claros’, que empezó con el trabajo de Botkin *et al.* (1972). Estos modelos se pueden clasificar como una categoría especial de los modelos de base individual, de acuerdo a como definen y siguen los árboles individuales que compiten y crecen en un área restringida (el claro) (Shugart 1984). El primero de estos modelos fue el JABOWA, que fue desarrollado por Botkin *et al.* (1972) como parte de estudio del ecosistema de Hubbard Brook en los bosques del nordeste de los Estados Unidos para explicar la composición de especies y la sucesión en sitios a lo largo de un gradiente altitudinal. En su sucesor FORET, Shugart y West (1977b) incluyeron la distribución vertical del follaje desde la copa a la base en vez de acumularlo en el tope del árbol. Hasta hoy, JABOWA y FORET forman todavía la base conceptual para modelos nuevos de claros. Las diferencias principales entre los modelos de claros son las funciones, rutinas y/o parámetros que tienen que ser adaptados a bosques, climas o propósitos específicos (Porté y Bartelink 2002).

En general, en los modelos de claros el bosque es simulado como un conjunto de parches o parcelas pequeñas (del tamaño de un claro), cada una caracterizada por una lista de árboles que pertenecen a especies diferentes. El área o tamaño del claro se escoge de forma tal 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).

Dentro de cada parche o claro la dinámica forestal es modelada con una descripción del reclutamiento, crecimiento y mortalidad de cada árbol. El reclutamiento y la mortalidad se modelan en su mayor parte como procesos estocásticos, sobre un periodo anual. Al contrario, para la simulación del crecimiento del árbol existe más variación: muchos modelos utilizan las funciones empíricas determinísticas dependientes de las dimensiones del árbol, describiendo el incremento en diámetro o biomasa. Algunos modelan el crecimiento basándose en la fotosíntesis (e.g. Prentice y Leemans 1990, Kellomäki *et al.* 1992, Lindner *et al.* 2000; citados por Porté y Bartelink 2002) o utilizando un balance de carbono completo (e.g. Post y Pastor 1996, Jorritsma *et al.* 1999; citados por Porté y Bartelink 2002). En todos los modelos de claros la disponibilidad de luz juega un papel clave en los procesos de regeneración y crecimiento del árbol (Porté y Bartelink 2002).

En la mayoría de los modelos, la localización de los claros no es espacialmente explícita por lo que funcionan independientes uno de otro. Existen excepciones, ZELIG (Smith y Urban 1988) representa una de las primeras variantes espacialmente explícitas, en este modelo los parches o claros son arreglados sobre una grilla rectangular correspondiente a un área total de varias hectáreas y se considera el sombreado entre árboles de los parches o claros vecinos. Esas variantes son útiles para examinar la dispersión de

semillas y otros procesos que involucran interacciones espaciales entre claros, tales como fuego y brotes de insectos (Lexer y Hönninger 2001, Porté y Bartelink 2002).

Los modelos de claros espacialmente explícitos como ZELIG (Urban y Shugart 1992), y SORTIE (Pacala *et al.* 1996), cambian el enfoque de la dinámica de parches discretos a interacciones entre organismos individuales, y permiten un tratamiento más detallado de la heterogeneidad ambiental en una variedad de escalas espaciales. Específicamente, en ZELIG, que opera dentro del paradigma de modelo de parches de competencia homogénea dentro de los mismos, y en SORTIE, donde la dinámica evoluciona como resultado de la dispersión y competencia local, los bosques son tratados como conjuntos de árboles individuales antes que como mosaicos de claros discretos (Gratzer *et al.* 2004). Al cambiar el enfoque, estos modelos encapsulan una teoría emergente de dinámica de “vecindario”, en que las interacciones espaciales a escala fina regulan la demografía de las especies arbóreas componentes (Pacala *et al.* 1996).

Debido a que la regeneración, crecimiento y mortalidad son modelados por árbol y la biología varía entre especies, estos modelos son particularmente útiles para explorar la dinámica de bosques mixtos en edades y especies (Shugart 1984). Por esas razones, los modelos de claros pueden ser usados para explorar teorías acerca de patrones en dinámica forestal a escalas de tiempo que son suficientemente largas para hacer prohibitiva la colección directa de datos (Shugart 1984).

Los modelos de claros y de base individual proveen un medio útil para comprobar hipótesis ecológicas en términos de interacciones clima-vegetación (Shugart 1984). Han sido usados para estudiar el efecto de catástrofes como huracanes y fuego (Doyle 1981), para examinar la sensibilidad de los bosques

a cambios climáticos (Bonan *et al.* 1990), para estudiar la respuesta a largo plazo a prácticas de manejo forestal (Kammesheidt *et al.* 2002, Coates *et al.* 2003) y la respuesta a la fragmentación (Köhler *et al.* 2003).

Sin embargo, en los bosques neotropicales han sido poco aplicados, solamente en tres situaciones. En el bosque montano y nublado de Luquillo en Puerto Rico (Doyle 1981, Abbott-Wood 2002), en el bosque seco de los llanos occidentales (Ramírez 1995, Baldoceca 1996, Kammesheidt *et al.* 2001a) y en los bosques de Imataca (Fernández-Grey 1995, Delgado 2000). Esta situación se debe en parte a la relativa escasez de datos y a la complejidad y diversidad de estos ecosistemas. Respecto a la primera causa, en Venezuela estamos en una situación ventajosa, pues contamos con una serie de parcelas permanentes establecidas, a partir de 1956, por el Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal de la Universidad de Los Andes, en los principales tipos de bosque, abarcando nueve tipos de bosques con diferentes grados de intervención (desde primarios hasta muy perturbados) (Veillon 1985).

La finalidad de estas parcelas fue estimar el crecimiento anual y la productividad total en madera y leña; los resultados han sido reseñados en varias publicaciones, en los que se refleja que los incrementos mayores corresponden a la zona de bosque húmedo tropical y los menores al bosque espinoso tropical (Veillon 1957, Konrad 1965, Veillon *et al.* 1976, Veillon 1977, Veillon *et al.* 1977, Veillon 1985).

Con estas mediciones han sido desarrolladas ecuaciones de regresión para estimar la biomasa de árboles individuales en función del diámetro a la altura de pecho (D), altura total, densidad de la madera y zona de vida de Holdridge. Los resultados reflejaron que el bosque húmedo tiene la mayor cantidad de biomasa por unidad de área, seguida por el bosque de transición húmedo-seco

y el seco (Brown *et al.* 1989). También se han realizado estimaciones de la biomasa total del bosque (Gillespie *et al.* 1992).

Más recientemente, estos datos sirvieron de base para la parametrización de un modelo de claros, específicamente el modelo ZELIG (Urban 1993), en el estudio de la dinámica de dos bosques venezolanos (Fernández 1995, Ramírez 1995, Ramírez *et al.* 1997). Así mismo, se usaron para parametrizar una variante de ZELIG el modelo FACET (Delgado 2000).

El modelo FACET es un modelo de claros que simula un sitio como una rejilla de celdas del tamaño de un claro (o de la copa de un árbol dominante). La rejilla ocurre a determinada elevación o posición topográfica (pendiente, aspecto). 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 grilla de pendiente aspecto y elevación homogéneos (Urban *et al.* 1999). Mayores detalles se presentan en el capítulo VIII.

Por otro lado, los paisajes son áreas espacialmente heterogéneas y a menudo se manifiestan como mosaicos de parches con tamaño, forma, composición e historia variable. Estudios recientes han mostrado que una de las más importantes características de esa heterogeneidad es la multiplicidad de escalas en el espacio, la cual tiene varias implicaciones: 1) para entender el funcionamiento del paisaje se requiere una caracterización de escala múltiple de patrones y procesos espaciales y para comprender la dinámica de esos patrones y procesos y sus interacciones en un paisaje debe considerarse el patrón espacial y los cambios temporales y 2) los modelos desarrollados a una escala particular no parecen aplicables a otras escalas, por lo que es necesario enlazar los modelos desarrollados a diferentes escalas, o generar modelos estructurados jerárquicamente a escala múltiple (Wu y Qi 2000, Wu *et al.* 2000).

Los procesos y patrones ecológicos son mejor explicados para ciertas características a través del paisaje completo (Fuhlendorf y Smeins 1996). La extrapolación o traslado de información de una escala a otra, proceso conocido como escalamiento, es un reto fundamental en teoría y práctica a través de todas las ciencias de la tierra. En particular, es esencial para direccionar un amplio rango de problemas ambientales y ecológicos respecto a la pérdida de biodiversidad y cambio global en parte debido a que la mayoría de los estudios ecológicos a la fecha han sido realizados a escalas muy locales, tanto en tiempo como en espacio (Wu *et al.* 2000).

El patrón y la escala son un problema central en ecología, unifican la biología de poblaciones y la ciencia de ecosistemas, y enlazan la ecología básica con la aplicada. Se requiere la interfase de fenómenos que ocurren sobre muy diferentes escalas de espacio, tiempo, y organización ecológica. Además, no existe una escala natural sencilla a la cual los fenómenos ecológicos puedan ser estudiados; los sistemas generalmente muestran variabilidad característica sobre un rango de escalas espacial, temporal, y organizacional. Conceptualmente, la escala representa la ventana de percepción, el filtro, o el instrumento de medición por el que un paisaje puede verse o percibirse (Levin 1992). De manera que, cambiando la escala varían los patrones de la realidad, lo que tiene implicaciones obvias para entender la dinámica de cualquier sistema ambiental (Hall *et al.* 2004).

Escala y escalamiento se han convertido en palabras comunes en ecología en los últimos años, ya que el énfasis de la investigación de campo ha cambiado de escalas locales a escalas cada vez más amplias. Este cambio es inevitable por al menos dos razones: primero, se ha hecho evidente que la mayoría, si no todos, los problemas de manejo de recursos y ambientales sólo pueden ser tratados con escalas amplias. La segunda es que para descubrir como trabaja

la naturaleza, se deben entender los patrones y procesos a escala amplia y relacionarlos con aquellos a escala fina con los cuales se está más familiarizado. En ambos casos, la transferencia de información entre escalas es imprescindible (Wu y Qi 2000).

Recientemente, resolver el desafío del análisis multiescala se ha tornado en un elemento esencial para la comprensión de sistemas complejos, como los paisajes, debido a que estos exhiben patrones espaciales distintivos asociados a procesos diferentes en escalas distintas. Por tanto, el análisis del paisaje en una sola escala es insuficiente para entender los patrones y procesos multiescala (Hall *et al.* 2004).

A escala de paisaje, el principal foco de los ecólogos ha sido el trabajar sobre los efectos del terreno y del patrón de uso de la tierra. Muchos de los esfuerzos iniciales para entender procesos ecosistémicos a esa escala reconocieron la importancia fundamental del terreno en una variedad de procesos sistémicos. Por ejemplo, en el caso de este estudio, la posición fisiográfica ejerce una gran influencia sobre la dinámica del agua en el suelo, dando lugar a porciones inundadas durante algunas épocas del año, lo cual a su vez tiene implicaciones sobre los procesos biológicos. En este trabajo se evaluaron los patrones temporales a 30, 100 y 500 años y a dos escalas espaciales (parcela, sitio) en lo relativo a las características del bosque tales como biomasa maderable, área basal, densidad, composición arbórea.

Por otro lado, el anegamiento temporal o continuo de los suelos es muy común como resultado del desbordamiento de ríos, caños y altas precipitaciones. Aunque la mayoría de las plantas leñosas están pobremente adaptadas para crecer y sobrevivir en suelos inundados, algunas pueden adaptarse morfológica y fisiológicamente para ello. Como regla general, la mayoría de las plantas

sucumben más rápidamente por inundación que por la pérdida de humedad del suelo (Larcher 1995).

Como resultado de la inundación se empobrece la aireación del suelo, pues el agua ocupa los poros que previamente estaban llenos de gas y el intercambio gaseoso entre el suelo y el aire se limita entonces a la difusión molecular en el agua del suelo, la cual es muy lenta. Además, casi todo el O₂ remanente en aguas estancadas y suelos inundados es consumido por los microorganismos en unas pocas horas (Kozlowski *et al.* 1991). La drástica reducción del intercambio gaseoso entre el suelo inundado y la atmósfera lleva a la acumulación de gases tales como nitrógeno, CO₂, metano e hidrógeno (Ponnamperuna 1984).

La aireación del suelo es influenciada fuertemente por la textura del suelo, siendo comúnmente un problema de los suelos arcillosos debido a que la mayoría de los poros son tan pequeños que el agua no drena con facilidad. La aireación pobre del suelo, asociada a la inundación, induce una serie de cambios fisiológicos en los árboles que afectan adversamente el crecimiento. La respiración radicular cambia de aeróbica a anaeróbica, al menos parcialmente, con la consecuente acumulación de compuestos tóxicos incluyendo nitritos, formas reducidas de hierro y manganeso, ácido sulfídrico, etileno, etanol y ácidos orgánicos. La absorción de minerales requiere de la energía liberada en la respiración; por que su captura se reduce por falta de oxígeno en suelos pobremente aireados. Además, indirectamente afecta la nutrición mineral inhibiendo la actividad de los organismos del suelo envueltos en la nitrificación (Kozlowski 1979).

Asimismo, la inundación causa un descenso en la tasa de descomposición de la materia orgánica. En suelos no inundados, la rápida descomposición contribuye con la liberación de nutrientes y su disponibilidad para las plantas,

previniendo su lavado hacia capas más profundas. Esta rápida descomposición está asociada a la respiración de organismos aeróbicos. Pero en los suelos inundados se limita a la actividad anaeróbica, la cual es menos diversa y consume materia orgánica a una tasa mucho más baja, pudiendo ser la mitad de la de suelos no inundados (Kozłowski *et al.* 1991).

Las aplicaciones de ZELIG citadas han mostrado resultados prometedores, al igual que algunos intentos recientes con FACET en cuanto a la simulación de la dinámica forestal, es por eso que se utilizó FACET en este estudio. No obstante, se han detectado algunos elementos que no son considerados en estos modelos y que podrían hacer que los mismos se adapten mejor a bosques tropicales; específicamente: 1) el estrés por deficiencia temporal de oxígeno en el suelo, el cual es una condición común en el área de los llanos occidentales, donde los sitios más bajos (bajíos) se inundan en la época de lluvias, y 2) las relaciones alométricas deberían reflejar mejor la arquitectura de árboles tropicales.

En una aplicación previa del modelo FACET en la zona de estudio (Ramírez *et al.* 2006) se encontró que en la posición de bajío, los resultados obtenidos con la ejecución del modelo muestran valores muy superiores a los observados, p.e. el área basal total simulada alcanza un promedio de $27,79 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; mientras que el valor observado es de $20,09 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. Lo mismo ocurre para la biomasa maderable total y la densidad. Esto puede deberse a la inadecuada representación de la dinámica hídrica dentro del modelo, el cual restringe el crecimiento por sequía, pero no considera la condición de anegamiento.

Con el fin de mejorar el poder de predicción de ZELIG y FACET en bosques inundables o en condiciones de saturación prolongada de agua en el suelo, se han propuesto modificaciones a la rutina de la dinámica de agua en el suelo y la consideración de la influencia de estos factores en el crecimiento de las

especies arbóreas y, por ende, en la dinámica del bosque. Holcomb (2001) utiliza un factor de convergencia de escorrentía proveniente de parcelas de mayor elevación para incrementar el aporte de caudal de entrada de agua al suelo en el modelo ZELIG aplicado a bosques ribereños de Texas. Abbott-Wood (2002) emplea un índice de acumulación de días de saturación de agua en el suelo en el modelo FACET para establecer preferencias de establecimiento y crecimiento de especies del bosque montano y nublado de Luquillo en Puerto Rico. Actualmente se está combinando el concepto de escorrentía proveniente de parcelas aguas arriba con el índice de días saturación de agua para elaborar una nueva rutina de dinámica de agua en el suelo en el modelo FACET. Dichas modificaciones están siendo aplicadas a bosques ribereños de Texas (Acevedo, comunicación personal, Goetz 2004).

Por otro lado, los investigadores, manejadores y quienes toman las decisiones han incrementado su interés en las prácticas de manejo basadas en perturbaciones naturales. Se han diseñado sistemas silviculturales para imitar las perturbaciones a escala de rodal, a fin de mantener la composición y estructura del bosque dentro de las características espaciales y temporales generadas por los regímenes de perturbación natural prevalecientes, pero esto pocas veces se logra. Una característica fundamental de la perturbación natural es su variación en extensión, sincronización, intensidad y localización espacial. La simulación de los regímenes de perturbación, una técnica alternativa a los estudios empíricos, está ganando popularidad. Usando modelos espaciales, se puede entender mejor la relación entre cambios en el paisaje y factores tales como la perturbación que crea cambio (Crow y Perera 2004).

Las perturbaciones ecológicas que resultan de procesos naturales o manipulación humana alteran comúnmente los patrones del paisaje, y afectan fuertemente la composición, estructura y procesos de la comunidad (Cooper

1926, Jones 1945, Watt 1947, White 1979, Sousa 1984, Pickett y White 1985, citados por Tang *et al.* 1997). Esas perturbaciones afectan todos los niveles ecológicos de organización sobre varias escalas espaciales y temporales (Pickett *et al.* 1989, Veblen *et al.* 1994, citados por Tang *et al.* 1997). Los humanos modifican el paisaje bien directamente a través de la conversión en el uso de la tierra o indirectamente alterando la frecuencia, extensión y magnitud de los procesos de perturbación natural (Tang *et al.* 1997).

La técnica de escenarios ha sido sugerida como un medio para integrar la ecología del paisaje con la planificación; se han usado escenarios para anticipar efectos ambientales y humanos de comercio, agricultura, forestería y políticas de uso de la tierra. Los escenarios son historias vívidas, construidas para describir futuros alternativos o tendencias contrastantes que podrían ser muy diferentes del presente, lo que permite anticipar reacciones a diferentes posibilidades futuras y hacer escogencias (Nassauer y Corry 2004).

III. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Simular la dinámica de un bosque tropical con inundaciones estacionales, específicamente el bosque de Caparo, estado Barinas.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Tomar y analizar los datos dasométricos y de dinámica de las especies arbóreas del bosque en estudio.
- b) Modificar y adaptar el modelo FACET para simular la dinámica de un bosque tropical estacional.
- c) Parametrizar y calibrar el modelo FACET
- d) Evaluar el ajuste del modelo.
- e) Probar distintos escenarios de aprovechamiento maderero en una unidad de manejo forestal en varias condiciones fisiográficas.

IV. SITIO DE ESTUDIO

4.1. LOS BOSQUES DE LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

La región natural de los llanos venezolanos cubre un tercio de la superficie del país, va desde el piedemonte andino hasta el Escudo Guayanés. Los llanos se formaron como un área de depósito del material proveniente de los Andes, en el Pleistoceno-Holoceno. Muchos ríos que se originan en los Andes corren a lo largo de los llanos y eventualmente desembocan en el río Orinoco. El proceso de sedimentación, particularmente en los llanos occidentales, ha conformado un microrelieve que va desde suelos en diques bien drenados, sitios en transición (areno-limosos) a pobremente drenados y depresiones ricas en arcilla que se inundan en la estación lluviosa (Franco 1982).

Los llanos occidentales consisten principalmente de suelos aluviales ricos en nutrientes, respecto a otras áreas tropicales, mientras la parte oriental se caracteriza por suelos Ultisoles y Oxisoles pobres en nutrientes (Beyer-Müntzel, 1983).

La región de los llanos occidentales para Venezuela y orientales para Colombia, es un área deprimida tectónicamente, que recibe las aguas y sedimentos de las zonas altas que la rodean; se encuentra delimitada por la Cordillera de Mérida al Noroeste, el Escudo de Guayana por el Este y el Sur, y por la Cordillera Oriental de Colombia al Oeste. El sistema hidrográfico está dirigido desde las cordilleras hacia el contacto de los llanos con el borde de los afloramientos rocosos de Guayana, donde los ríos llaneros se incorporan al caudal del río Orinoco (Torres *et al.* 2001).

4.2. IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y ECONÓMICA DE LOS BOSQUES DE LOS LLANOS OCCIDENTALES

Los bosques de los llanos occidentales se han aprovechado desde los años 1930, con una alta participación en el suministro de materia prima para la industria maderera venezolana. Sin embargo, esta zona ha estado sujeta a un intenso proceso de colonización agraria. Este proceso colonizador sigue siendo inseparable de la valorización territorial de los Llanos Altos, como frontera de recursos para la ampliación del espacio agrícola que se inició en la década de los cincuenta, con las colonias agrícolas de Turén y Pimpinela (Torres *et al.* 2001).

Las deforestaciones en Venezuela han impactado en una alta proporción los bosques ubicados principalmente al norte del Orinoco y tierras baldías propiedad de la nación. Este proceso de deforestación está vinculado más con la expansión de la frontera agrícola que con la instrumentación del manejo forestal. No obstante, existe una relación indirecta entre el aprovechamiento forestal y el inicio del ciclo de expansión agrícola, puesto que los bosques aprovechados que posteriormente no son suficientemente protegidos suelen ser invadidos por colonos con fines agropecuarios (Kammesheidt 1998).

Esta situación pone en peligro la preservación de los bosques estacionales llaneros, representativos de ecosistemas otrora ampliamente distribuidos. Por una parte, están sometidos a una fuerte presión antrópica que tiende a extraer su riqueza maderera, en un primer paso, para luego convertirlos en áreas agropecuarias. Por otro lado, estos ecosistemas no han sido suficientemente resguardados en figuras jurídicas con énfasis en la preservación de biodiversidad, por lo que se corre el riesgo de que desaparezcan en el mediano plazo (Kammesheidt 1998).

En 1950, los bosques del estado Barinas cubrían unas 1.805.000 ha, casi la mitad de su superficie territorial (Veillon 1977) (Figura 1). De esta área, sólo unas 900.000 ha eran catalogadas como bosques comerciales. Cuatro décadas más tarde la masa boscosa de Barinas se encontraba confinada a dos “manchas” (Ticoporo y Caparo) jurídicamente “amparadas” por la figura de reserva forestal, cuya superficie cartográfica alcanza las 360.517 ha (Torres *et al.* 2001).

Entre 1975 y 1988, en los Llanos Occidentales se deforestaron 1.801.598 ha (45,3% de la superficie bajo bosque), para una tasa anual de deforestación de 3,3% (Catalán 1989). Veillon (1977) proyectaba para el período 1975-2000, una deforestación de los Llanos Occidentales del 46%, lo que coincide con lo indicado por Catalán (1989). Esta tendencia continuó y como resultado para principios de este siglo prácticamente el 95% de las 600 mil hectáreas de las reservas forestales de Barinas y Apure se había convertido a usos agropecuarios (Torres *et al.* 2001).

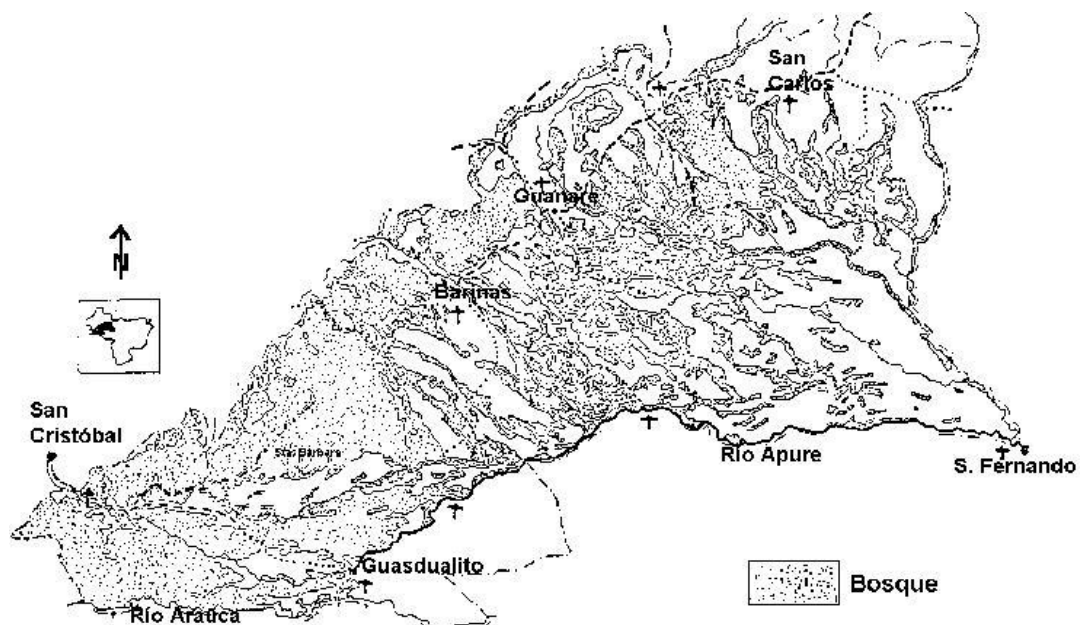


Figura 1. Mapa de la superficie forestal de los llanos occidentales venezolanos en el año 1950. Fuente: Veillon 1977.

Estas “manchas” son relictos de la gran selva que, con una anchura aproximada de 50 km, bordeaba el piedemonte andino, desde El Piñal (estado Táchira) hasta las cercanías de Pedraza (estado Barinas), con una longitud aproximada de 250 km (Torres *et al.* 2001). La primera misión aerofotográfica de los llanos occidentales (Hueck 1960), mostró la extensión geográfica de los bosques en los llanos occidentales venezolanos, los mismos se encontraban en un área continua, con pequeños claros, ocupando una extensión considerable de no menos de dos millones de hectáreas.

La superficie boscosa de Caparo, que para el momento de su declaración como reserva forestal en 1961 era de 174.370 ha, se ha reducido en más del 60% debido a las ocupaciones ilegales ocurridas en los últimos años. Este proceso social coloca en serio riesgo la presencia misma del bosque. La destrucción o explotación de estas últimas comunidades significa la extinción de cientos de ecotipos o especies; manchas de bosque similares se encontrarían en el extremo sur de los llanos orientales colombianos a cientos de kilómetros (Torres *et al.* 2001)

4.3. EL MANEJO FORESTAL EN LOS LLANOS OCCIDENTALES

En los 1950s y 1960s, el gobierno venezolano estableció áreas forestales permanentes (AFP), particularmente Reservas Forestales, sobre tierras de propiedad pública para la producción maderera. En los llanos occidentales se establecieron cuatro de estas áreas, las Reservas Forestales Turén, Ticoporo, Caparo y San Camilo, que originalmente cubrían una superficie de 1 millón de ha (MAC 1961).

El manejo de los bosques naturales basados en contratos administrativos a largo plazo (comúnmente 30 años) se inició a principios de los 1970s. Sin embargo, las Reservas de Ticoporo y Caparo fueron objeto de una extracción

selectiva de cedro y caoba, en el periodo entre la declaratoria como AFP y la firma de los contratos.

Las prácticas de manejo aplicadas no han sido muy amigables ambientalmente y han resultado en la degradación de los bosques sometidos a explotación. Entre las causas de esa degradación pueden señalarse:

- Cuota anual de explotación: la determinación de esas cuotas no se basa en el conocimiento del crecimiento del componente forestal del ecosistema, sino en el volumen de las especies valiosas que se encuentra por encima del diámetro legalmente establecido como mínimo. Como esas especies ocurren raramente en las clases diamétricas inferiores, su extracción en las categorías superiores resulta en un fuerte declinación del número de individuos de esas especies (Kammesheidt 1994).
- Daño de la explotación: los métodos de explotación aplicados causan daños importantes. En los Llanos Occidentales de Venezuela se cosechan de 14 a 24 árboles $\text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ (Plonczak 1996) y 20-30 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ (Plonczak 1989) e incluso en algunos casos puede alcanzar los 67 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ (Kammesheidt 1998). La cosecha de cada árbol ocasiona un nuevo claro en el bosque; el cual no sólo se agrega a la dinámica natural del bosque, sino además tales claros son usualmente mayores que los claros naturales, en un procedimiento donde los árboles sanos, que se encuentran en la plenitud de su vida son seleccionados para ser cosechados (ter Steege *et al.* 1996).
- Ciclos de corta: El modelado del crecimiento de áreas explotadas permite afirmar que los ciclos de 30 años no aseguran rendimientos sostenidos en el largo plazo (Kammesheidt *et al.* 2001a, Torres *et al.* 1998).

4.4. LA RESERVA FORESTAL DE CAPARO

La Reserva Forestal Caparo, ubicada en los Municipios Ezequiel Zamora y Pedraza del estado Barinas, fue creada el 02 de febrero de 1961 mediante Resolución N° 22, publicada en Gaceta Oficial N° 26.479 fechada el 10 de febrero de 1961. Originalmente ocupaba un área de 175.666 ha, por decreto N° 3.398, del 20/01/94 se desafectaron 2150 ha al norte de la Unidad I, reduciéndose la superficie a 173.516 ha (López *et al.* 1996).

En 1983, el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR) cedió, bajo la figura de Comodato, a la Universidad de Los Andes, un lote de unas 7.900 ha ubicado en el extremo noroeste de la Reserva, entre el río Caparo y el caño Anarú, denominado "Área Experimental", para que fuera utilizada, según la Cláusula Primera del Convenio, como "Estación de Investigaciones, centro de enseñanza, extensión y administración propios de las Ciencias Forestales, cuyas experiencias y resultados pueden ser aplicados en el manejo y administración de las reservas forestales y demás lotes boscosos de la Región" (Torres *et al.* 2001).

4.4.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA

UBICACIÓN

La Reserva Forestal de Caparo se encuentra al suroeste del estado Barinas, en los municipios Ignacio Briceño y Andrés Eloy Blanco, del Municipio Autónomo Ezequiel Zamora. Sus coordenadas geográficas son aproximadamente entre los 70°40'00" y 71°02'00" O y entre los paralelos 7°26'00" y 7°36'00" N (Figura 2).

La Unidad Experimental se encuentra en el extremo noroeste de la Unidad I de la Reserva, con una superficie de 7.900 ha, limita al norte con el río Caparo, desde los Islotes Cachicamo siguiendo aguas abajo hasta el sitio denominado Toro Pintado; al este con una línea recta que parte desde el sitio denominado Toro Pintado hasta la confluencia de los caños Anarú y Agua Linda; por el sur

limita con el Caño Anarú, en su confluencia con el caño Agua Linda, hasta el cruce con el lindero oeste de la Reserva y por el oeste en una línea recta con dirección norte, la cual parte de Caño Anarú y llega a los Islotes Cachicamo en el río Caparo (D' Jesús 1999).

ALTITUD Y RELIEVE

La Unidad se encuentra a una altura promedio de 140 m sobre el nivel del mar. La topografía es plana con desniveles máximos inferiores a 2 m en distancias de aproximadamente 10 km. Hay una ligera inclinación del terreno hacia el este, dirección del desagüe de la zona (Torres 1975).

El relieve en los llanos es clasificado comúnmente en bancos, bajíos y esteros. Otro rasgo distintivo lo representan los caños, cañadas, diques y zuros. La diferencia de altura aproximada entre banco y bajío-estero es de 0,75 m (Torres 1975).

CLIMA

La zona se considera un bosque seco en transición a húmedo tropical, según la clasificación de Holdridge (Ewel *et al.* 1968). La precipitación media anual es de 1750 mm, con una marcada distribución estacional; con un periodo de sequía bien definido de tres a cuatro meses (Figura 3). Los meses más secos son enero y febrero, en los cuales prácticamente no hay precipitación. El mes más lluvioso es junio. La estacionalidad del clima determina un exceso de agua en la época de lluvias, que ocasiona la inundación parcial del área, y una deficiencia de agua durante la sequía.

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). La humedad relativa varía entre 59% (enero) y 89% (junio) (Jürgenson 1994).

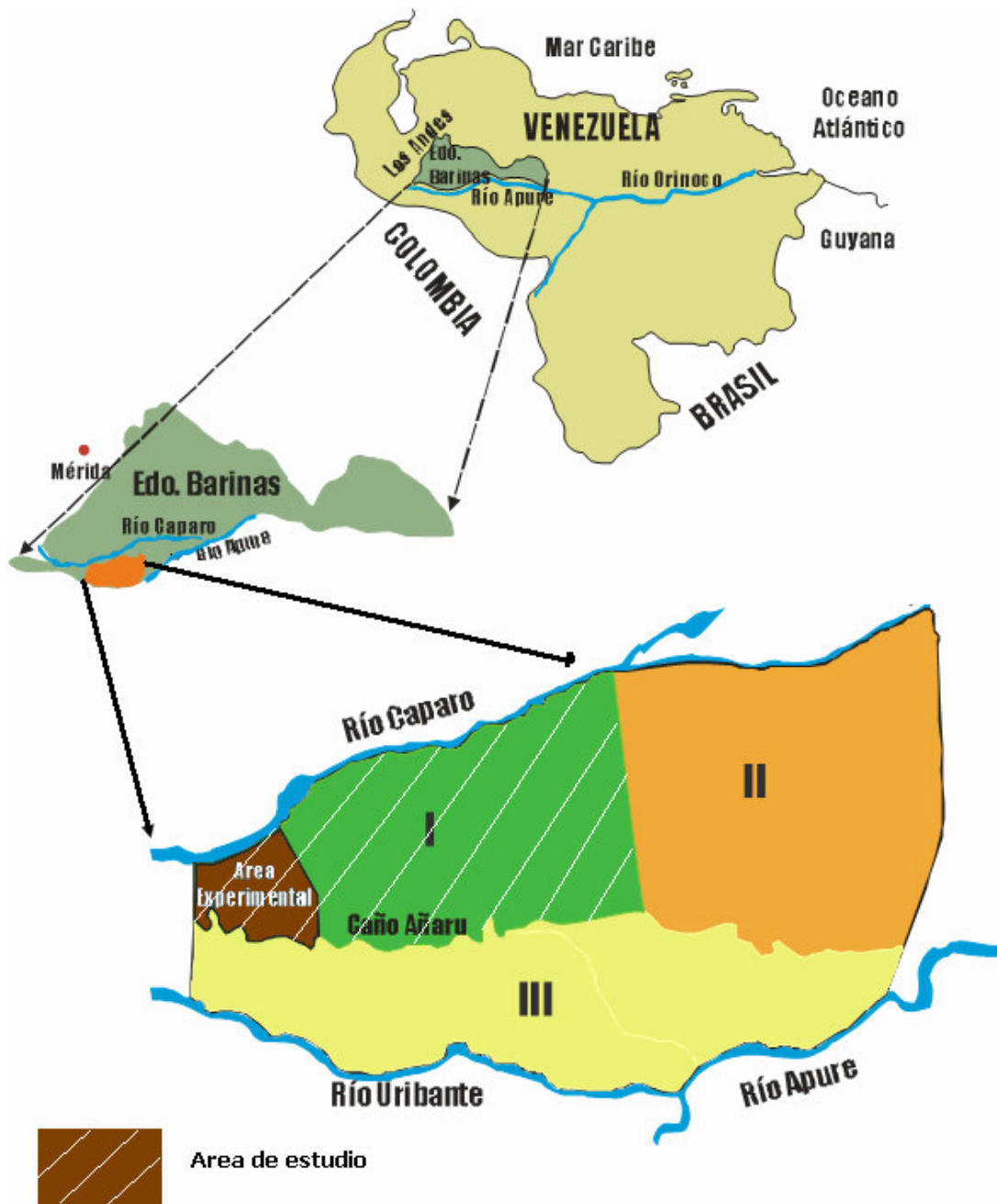


Figura 2. Ubicación del Área de Estudio, correspondiente al Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, Venezuela.

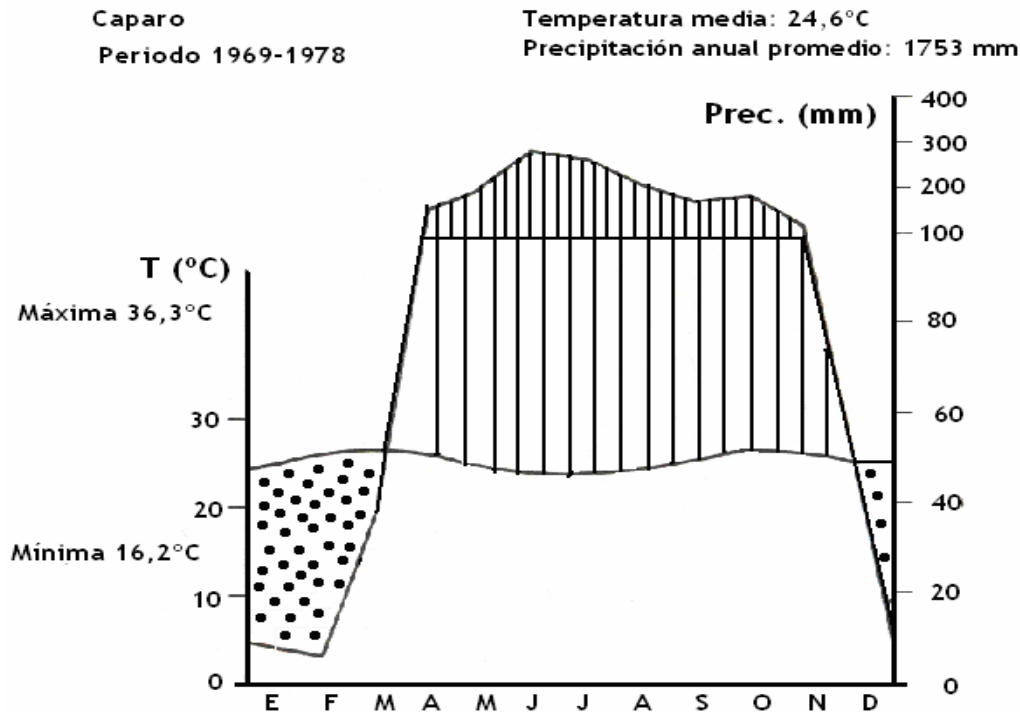


Figura 3. Climadiagrama de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo, según Walter y Lieth. Fuente: Franco 1982.

GEOMORFOLOGÍA

El área de estudio corresponde a una llanura aluvial atravesada por varios ríos andinos en dirección Este hacia el río Orinoco. Se trata de una región deposicional del Pleistoceno-Holoceno, compuesta por material sedimentario procedente de Los Andes. Las condiciones ecológicas actuales están determinadas por los procesos geomorfológicos, el sorteo y la diferenciación de la sedimentación en diferentes áreas. El material aluvial fue sorteado y sedimentado con variaciones horizontales y verticales, sufriendo metamorfosis a lo largo del tiempo, dependiendo de la distancia al cauce del río, del poder de transporte del agua y del tipo de material (Franco 1982).

La diferenciación horizontal en el relieve y en la estratificación del suelo es producto de la deposición diferencial y de los cambios en el curso de los ríos.

Las lluvias y la baja permeabilidad de los suelos genera inundaciones muy extendidas pero en su mayoría de poca profundidad (Franco 1982).

A pesar de que el relieve es muy plano, existen diferencias geomorfológicas importantes en distancias cortas, cada unidad fisiográfica (banco, sub-banco y bajío) tiene propiedades hidrológicas y edáficas propias, influenciadas por la duración de las inundaciones periódicas. El agua superficial temporal se acumula en los bajíos y esteros y es vaciada lentamente en el río Caparo o en el Caño Anarú, pudiendo ser evapotranspirado el remanente durante la época seca. La altura y duración de las inundaciones está determinada por la intensidad de las lluvias, la posición fisiográfica y la textura y estratificación del suelo (Franco 1982).

SUELOS

Los bosques de la región muestran rasgos distintivos debido a que se encuentran enclavados 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 (bajíos) donde predomina una textura arcillosa. La disponibilidad de nutrientes es buena respecto a otras áreas tropicales debido al material aluvial (Franco 1982).

Según Torres (1975), los suelos de banco y bajío se pueden diferenciar de manera general como sigue:

- a) Suelos de banco: textura franco-arenosa-limosa, de color pardo o amarillento, débilmente estructurados, drenaje de moderado a bueno y de reacción ácida moderada. El material parental consiste de depósitos del Holoceno y del Pleistoceno Superior. Se pueden observar fluctuaciones del nivel freático. En forma resumida, son suelos con buenas condiciones físicas pero cuya fertilidad es baja a mediana.

- b) Suelos de bajío: textura arcillosa, estructura deficiente (bloques angulares-subangulares), permeabilidad lenta, color gris a gris claro, moderadamente ácidos. El material parental lo constituyen depósitos del Pleistoceno Superior. Su alto contenido de arcilla origina el cuarteamiento, causado por la contracción y expansión de la misma, y la formación de microzuros. En resumen, son suelos con condiciones físicas y químicas desfavorables.

ASPECTOS HÍDRICOS

La precipitación, los suelos y la topografía conforman una trilogía de factores que moldean el comportamiento hídrico de la zona, que a su vez determina las condiciones para el desarrollo de la vegetación existente. Para un área determinada, las fuentes de agua están determinadas por la precipitación y aporte de los cauces. Estos, unidos al relieve, han influenciado la distribución de los suelos. El efecto combinado de esos factores determina la formación y permanencia de la vegetación actual (Torres *et al.* 2001).

Torres (1975) presenta una clasificación taxonómica de los suelos del área de estudio, con base en descripciones de algunos perfiles, en la que coloca en el orden Entisol los suelos de banco; en el orden Inceptisol los suelos de sub-banco y en Alfisol los suelos de bajío. Con precipitaciones anuales mayores a 1.600 mm, el alto llano occidental es una zona de régimen húmedo con una marcada estación seca y suelos rojo-amarillentos, que muestran un buen drenaje. Por otra parte, el bajo llano, con precipitaciones similares, presenta un régimen de exceso de humedad, con una estación de suelos secos en superficie; una gran proporción de los mismos, en condiciones anóxicas la mayor parte del año, presentan colores grisáceos a pardos (Torres *et al.* 2001).

Lo anterior da como resultado un régimen hidrológico caracterizado por que 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 (Torres 1975, Franco 1982).

VEGETACIÓN

La Reserva se ubica en una zona transicional entre las zonas de vida, según Holdridge, Bosque Seco Tropical y Bosque Húmedo Tropical (Ewel *et al.* 1968; Veillon 1985). Según la clasificación de Pittier (1948) corresponde a Selvas Veraneras o Tropófilas, Hueck (1960) lo clasifica como Bosques deciduos mesófilos, periódicamente húmedos de las regiones bajas y Huber y Alarcón (1988) lo clasifican como Bosques tropófilos piemontanos semideciduos.

La topografía y el régimen hídrico tienen una gran influencia en la vegetación de la zona, la cual se caracteriza por su extrema variabilidad espacial. La misma varía en grado de desarrollo desde sabana y “estero” hasta un bosque alto que alcanza un máximo de 35 m de altura (Figura 4) (Torres 1975).

Por el carácter de los suelos todas las asociaciones pueden considerarse edáficas o edáfico-hídricas (vegetación de banco, bajío y estero). El área presenta un relieve plano, con pendientes que no exceden el 1%, pero con diferencias fisiográficas de gran importancia en cortas distancias. Cada unidad fisiográfica (bancos, esteros, bajíos) presenta propiedades edáficas y de balance hídrico características que determinan la fisionomía, estructura y composición florística de la vegetación natural (Tabla 1) (Vincent 1970, Franco 1982).

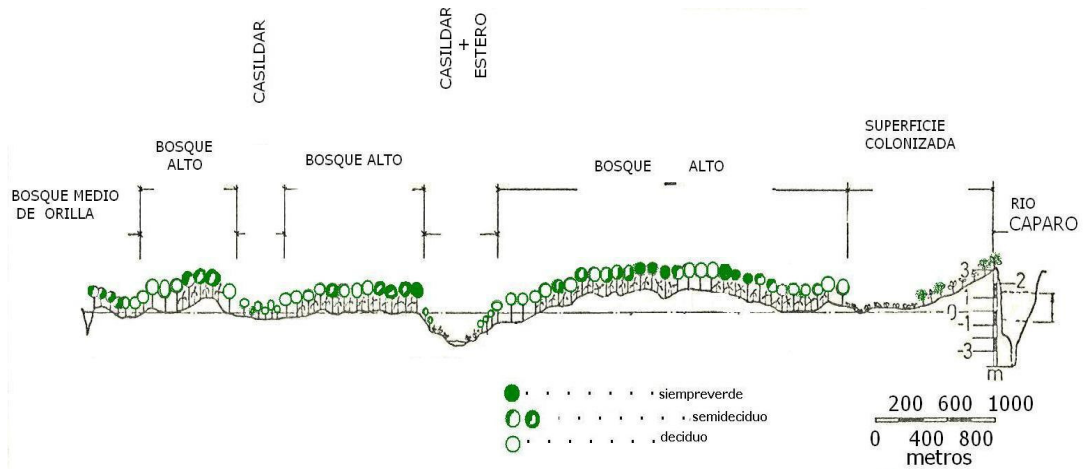


Figura 4. Variedad de bosques presentes en la transecta río Caparo -Caño Anarú en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Fuente: Modificado de Franco (1982).

La zona de estudio se ubica en una zona de bosque tropical con inundaciones estacionales. Para la vegetación de la Unidad 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). Un resumen por posición fisiográfica se encuentra en la Tabla 2.

La densidad total promedio de árboles para las tres posiciones es de 323 arb ha⁻¹. El área basal promedio es de 24,2 m² ha⁻¹, con valores extremos de 14,9 y 39,4 m² ha⁻¹. Vincent (1970) reportó valores de 11,8 m² ha⁻¹ para un bosque ralo de estero y 39 m² ha⁻¹, para el bosque alto. Kammesheidt (1998) reportó un rango entre 16,8-66,0 m² ha⁻¹ (media= 33,2 m² ha⁻¹).

Por otro lado, dentro de la flórmula arbórea de la Estación se ha registrado una especie endémica de los Llanos Occidentales, *Mouriri barinensis* Morley (familia Melastomataceae) (cf. Prance 1987) y una especie, *Inga interrupta* Cárdenas & De Martino (familia Fabaceae), endémica de los Llanos Occidentales de Venezuela y Orientales de Colombia (Torres *et al.* 2001).

Tabla 1. Descripción de sitios en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo.

Sitio	Suelo	Drenaje externo	Vegetación	
	según Franco (1982)		según Pulido (1968)	según Vincent (1970)
1	Régimen hídrico A-B; arenoso Fa-FL sobre arena media; nivel freático G1	Sitios bien drenados	SD-banco, BD Banco	SD-banco
2	Régimen hídrico B; Fa/a;L/a;FL/a;F/a; nivel freático G1	Sitios bien drenados	SD-banco, BD Banco, SD bajo	SD-banco
3	Régimen hídrico B(C/C2); F,FA sobre F,FA,A; saturación continua predominante por debajo de 50 cm	Sitios bien drenados	SSSV cg tu y tv + SSSV cm	SSSV banco y sub-banco
4	Régimen hídrico C1,C2 (primeros 30 cm bien aireados); F-FA/A (Fa/FA)	Sitios mal drenados. Escurrimiento superficial rápido	SSSV cm, SSD (SSSV cg)	SSSV y SSD de bajo (sub-banco)
5	Régimen hídrico C2,C3; F/A, FA/A, A/A	Sitios mal drenados. Escurrimiento superficial lento	Manchas, SSD, SD bajo, chaguaramos	SD bajo, SSD bajo
6	Régimen hídrico C3; F, FA, A sobre A	Sitios mal drenados. Inundación casi continua de 10-20 cm de profundidad mayo a julio y septiembre-octubre	BD bajo, BSSV (BR bajo)	SD - Zapato cacho (BR bajo) (SSD y SSSV de bajo)
7	Régimen hídrico C4; FA, A sobre A o arena de nivel freático alto	Sitios con inundación prolongada de hasta 50 cm de profundidad	BR bajo	BR bajo
8	Igual a sitio 7	El nivel freático alcanza hasta menos de 100 cm de profundidad, causando saturación en el área de enraizamiento (G3)	Vegetación de cortina, sabana, esteros	Estero
9	Régimen hídrico C1(C2); Fa, aF profundos sobre FA, A		SSSV cg (SSSV cm)	SSV bajo
10	Régimen hídrico C2(C1); F,FL,Fa moderadamente profundos sobre FA, A	Nivel freático G3. Escurrimiento superficial moderadamente rápido	SSD, SSSV cm (mancha), palmar de chaguaramos	SSSV y SD bajo
11	Régimen hídrico C2; F, FL moderadamente profundos sobre FA, A	Nivel freático G3. Escurrimiento de agua desde áreas adyacentes	BSSV	SSSV bajo

Tabla 2. Características de la vegetación en cada una de las tres posiciones fisiográficas en en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo.

Posición Fisiográfica	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Inundaciones	Características del bosque	Especies
Banco	32 y 39	Escasas o nulas	Tres pisos no muy bien definidos.	<i>Pachira quinata</i> , <i>Terminalia amazonia</i> , <i>Brosimum alicastrum</i> , <i>Cordia thaisiana</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Attalea butyracea</i> , <i>Syagrus sancona</i>
Sub-banco	24 a 29	Por cortos periodos, drenaje interno pobre	Mayormente deciduo, altura entre 25 y 30 m Mayor densidad y menor diámetro de los árboles	<i>Pachira quinata</i> , <i>Cedrela odorata</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Sapium stylare</i>
Bajío	Hasta 23	Periodos prolongados	bosque ralo, deciduo altura del bosque varía entre 22 y 26 m	<i>Pachira quinata</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Sapium stylare</i>

Fuente: Vincent (1970), Franco (1982).

Asimismo, dentro de la flórmula arbórea de la Estación existen algunas especies incluidas en alguna categoría de amenaza en el Libro Rojo de la Flora de Venezuela (Llamozas *et al.* 2003), como *Swietenia macrophylla* King (en peligro crítico); *Mouriri barinensis* Morley (en peligro), y *Cedrela odorata* L. (vulnerable).

HISTORIA

La mayoría de los bosques de los llanos occidentales serían comunidades jóvenes, secundarias, de algo más de un siglo, que se desarrollaron después de que las llanuras fueron sometidas al fuego para el establecimiento de ganado durante el período colonial y luego despobladas y abandonadas como consecuencia de la guerra de la independencia (Veillon 1977). En los estudios con aerofotografías se consiguió que las manchas de bosque muy alto y gran diversidad, estaban localizadas en áreas del bajo llano inundable, con

predominancia de bajíos, que por esta razón habrían sobrevivido al fuego (Torres *et al.* 2001).

Los bosques de Caparo fueron explotados selectivamente en la década de los 1950, extrayéndose *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla*. A partir de los 1980, aumentó el número de especies comercializadas, pero la intensidad de aprovechamiento siguió siendo baja, extrayéndose, en promedio, cuatro árboles por hectárea y $18 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ de volumen rollizo en pie (D' Jesús *et al.* 2001).

BIODIVERSIDAD

La riqueza florística de la zona es una de las más altas para selvas estacionales neotropicales. Se estima que la riqueza vegetal en la Estación alcanza las 432 especies de Spermatophyta, 32 de líquenes y cerca de 60 de hongos; encontrándose 93 especies de plantas superiores por hectárea. Las 97 familias de Spermatophyta reportadas representan el 26,7% de esta categoría taxonómica a nivel mundial y el 43,7% para Venezuela (Hernández y Guevara 1994, Torres *et al.* 2001). Resalta la presencia de 143 especies de lianas en la Reserva pertenecientes a 36 familias y 80 géneros de espermatófitos y pteridófitos. En cuanto a la riqueza animal se han identificado 248 especies de aves en la Estación, lo que representa el 38,5% de la avifauna regional, el 19,48% de la nacional y el 2,7% de la mundial (Torres *et al.* 2001).

4.5. FUENTE DE DATOS

En la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo, el Grupo de Investigación BIODESUS del Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR) estableció 40 parcelas permanentes a partir del año 1989, las cuales cuentan con mediciones continuas, durante un periodo de 18 años, en compartimientos explotados y no explotados (D' Jesús *et al.* 2001).

Para fines del muestreo se consideraron los compartimientos 1 y 4 (áreas explotadas selectivamente) y los compartimientos 2 y 3 (áreas no intervenidas). Las parcelas fueron establecidas bajo un diseño sistemático de parcelas lineales cuyo punto inicial se determinó aleatoriamente. De esta manera se procuró abarcar las diferentes formaciones boscosas presentes en los compartimientos muestreados. Estas parcelas son de forma lineal (transecta) de 1000 m de longitud por 10 m de ancho, lo que representa 1 ha (10.000 m²), con orientación Norte-Sur. La parcela se subdividió longitudinalmente en 100 cuadrículas de 10 m de ancho, (5 m a la derecha y 5 m a la izquierda, del punto medio del sendero longitudinal). Esto representa un área de 100 m² que constituye la unidad de registro.

El otro grupo de parcelas fue establecido en el compartimiento 5 de la unidad (Rodales 11, 12, 13 y 23). Para su establecimiento se aleatorizó una muestra de 6 parcelas cuadradas de 50 m de lado (0,25 ha), de una población de 100 parcelas, distribuidas en dos fajas paralelas a la pica 8.

En la figura 5 se puede observar la distribución de todas las parcelas. Las mismas fueron establecidas por D' Jesús *et al.* (2001) y seguidas por nosotros a partir del año 2000 (Grupo BIODSUS, datos no publicados). Las mediciones se realizaron al inicio cada año, luego fueron distanciadas por razones operativas y a partir de 2000 se retomó la medición anual. En los compartimientos 1, 2 y 3 se realizaron a partir de 1989 en los; en el 4 en 1990 y en el 5 se iniciaron en 1991 (Tabla 3).

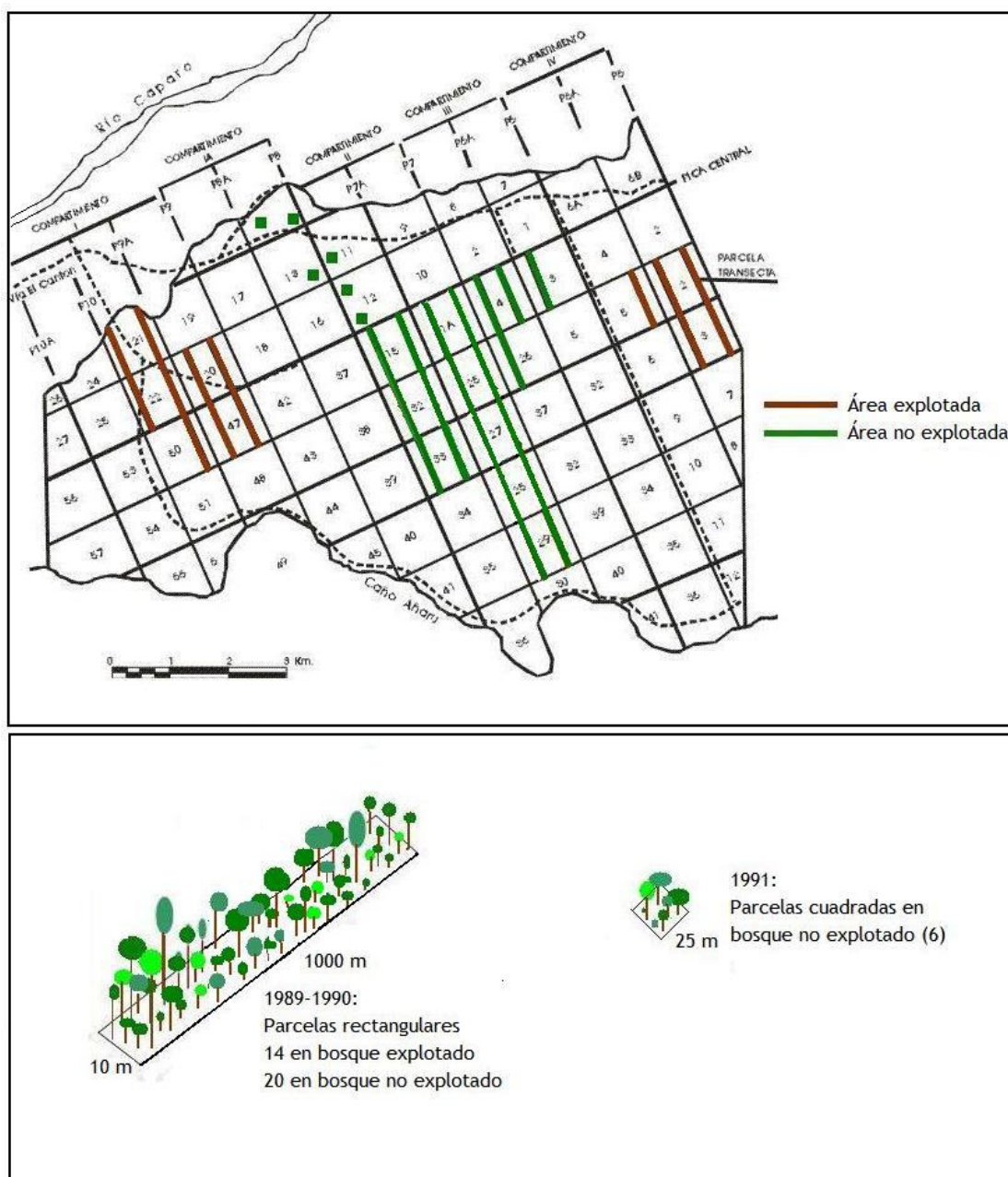


Figura 5. Distribución y forma de las parcelas establecidas en la Unidad Experimental de Caparo (Modificado de D'Jesus 1999).

Tabla 3. Número de parcelas establecidas por compartimiento en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, Barinas, Venezuela.

Compartimiento	Año de establecimiento	Rodales	No. de mediciones	No. de parcelas	Explotación
1	1989	20, 21, 47, 50	6	7	1985 y 1988
1	1989	22	5	2	
2	1989	14	11	2	No explotado
2	1989	15	12	2	
2	1989	25, 27, 28, 29, 32, 33	6	12	
3	1989	3, 4, 6, 26	12	4	No explotado
4	1990	2, 3, 5	10	5	1985 y 1988
5	1991	11	9	1	No explotado
	1991	12, 23	6	2	
	1991	12, 13	8	2	
	2001	23	5	1	

En cada parcela, se midieron los árboles con diámetro a la altura del pecho igual o mayor a 10 cm (circunferencia \geq 314 mm). Las mediciones que se realizaron para cada árbol en el muestreo inicial fueron:

- a) La circunferencia con aproximación al milímetro. Simultáneamente se apreció la precisión de la medición, colocando en la columna correspondiente X, Y o Z, dependiendo de las dificultades que presentó la medición; cuando no fue posible se proyectó el diámetro.
- b) La altura total; altura del fuste comercial; diámetro menor y mayor de la proyección de la copa en el suelo.

- c) Se estableció la calidad del tallo, distinguiendo tres clases bueno (B); regular (R) y malo (M); dependiendo de la rectitud del tallo; vitalidad de la copa; ausencia o presencia de defectos, pudrición, huecos, ataques de plagas, enfermedades; seco en pie; inclinado; sin copa; entre otros.
- d) Se determinó la posición sociológica del árbol, clasificándolos en tres estratos según la altura de la copa y los estratos del bosque. El estrato A corresponde a los árboles de mayor altura (emergentes) o estrato superior; el estrato B es el intermedio y C el inferior.
- e) Se realizó un croquis de cada parcela, indicando, a escala, cada cuadrícula y los árboles medidos. Adicionalmente, se registró la posición fisiográfica.

En las mediciones sucesivas se remarcaron los árboles ya identificados en las parcelas y se incorporaron los árboles que alcanzaron el diámetro mínimo prefijado. Igualmente se registraron los árboles muertos en pie, caídos o moribundos.

En lo relativo a los datos de suelo se cuenta con el valioso estudio realizado por Franco (1982), en el cual se realizó una caracterización química y principalmente físico-hidrológica de los suelos de la Unidad I de la Reserva Forestal Caparo, incluye información sobre régimen hídrico, especialmente inundación y escorrentía superficial, así como de la relación entre composición florística, fisionomía, caducifolia y el régimen hídrico. Este estudio sirvió como base para determinar las características hídricas que corresponden a cada posición de terreno. Los datos meteorológicos se tomaron de los registros de la estación meteorológica que existía en la Unidad y que fue desactivada.

Con la información básica obtenida a través de las mediciones sucesivas (Grupo BIODESUS, datos no publicados), la cual incluye diámetro, ingresos, egresos, fecha de medición, características del área; se estimaron las tasas de crecimiento de las diferentes especies y grupos.

Con los registros de inventarios ejecutados en el área se hicieron ajustes a la forma del árbol para cada una de las especies y grupos calculando proporción de altura total, altura de copa y altura de fuste, con la finalidad de mejorar el cálculo de la altura total y altura de fuste, así como del área foliar.

El modelo FACET requiere de cuatro archivos de entrada para su ejecución: CONTROL, SITIO, ESPECIES y MOSAIC. El primer archivo se refiere fundamentalmente a las condiciones de la simulación. En el archivo sitio se especifican las condiciones del mismo relativas a la localidad, suelo y clima. El archivo ESPECIES contiene los valores de los parámetros estimados para cada especie o grupo de especies. Mayores detalles sobre estos archivos se presentan en el Capítulo VIII. Para la calibración del modelo se siguió el procedimiento indicado en la Tabla 4 y se usaron los datos del sitio especificados en la Tabla 5.

Tabla 4. Calibración de los parámetros de FACET considerados en el archivo de entrada ESPECIES

Parámetro	Fuente	Método
Edad máxima	Estimados aproximados a partir de la literatura	
D máximo y H máxima	Datos de las parcelas y otros inventarios realizados en la zona	
Tasa de crecimiento		Estimada a partir de la curva $\delta D/dt$ vs. D con el valor máximo de D medido en las parcelas de crecimiento
Morfología de la especie	Estimado según la fenología de la especie: caducifolio, sub-siempreverde y siempreverde	
Grados días de crecimiento mínimo y máximo	Se usará un límite amplio por que este factor no juega un papel importante en este ecosistema	
Tolerancia a la sombra	Valor relativo asignado de acuerdo a la pertenencia a un grupo funcional	
Tolerancia a la sequía	Valor relativo asignado de acuerdo a la fenología	
Tolerancia al anegamiento	Valor relativo asignado de acuerdo a la literatura (Franco 1982, Kammesheidt 1994)	
Tolerancia al estrés por nutrientes	Se asignarán valores según de acuerdo a la literatura (Franco 1982, Kammesheidt 1994)	
Semillas	Valor relativo de capacidad de dispersión asignado de acuerdo a la pertenencia a un grupo funcional	

Tabla 5. Calibración de los parámetros de FACET considerados en el archivo de entrada SITIO

Parámetro	Fuente
Suelos	Datos de la literatura (Franco 1982). Perfiles con profundidad mínima de 120 cm y máxima 180 cm, con descripciones detalladas de las propiedades físicas y químicas
Clima (Temperatura, precipitación, radiación solar)	Datos mensuales provenientes de la Estación meteorológica de Caparo y comparación con la Estación Santa Bárbara de Barinas

V. GRUPOS FUNCIONALES Y SELECCIÓN DE ESPECIES

5.1. GRUPOS FUNCIONALES

Los bosques tropicales en general presentan un alto número de especies arbóreas, lo que implica que muchas de ellas son raras. En el área en estudio encontramos 89 especies en una superficie total de 21,5 ha y, como se puede observar en la Figura 6, cuatro especies representan casi un 25% de la abundancia total, la especie más abundante (*Pouteria reticulata*) de las 89 representa un 8,44% del total, junto a las tres siguientes (*Attalea butyracea*, *Inga oerstediana* y *Spondias mombin*) alcanzan más del 25% de la abundancia total, mientras que 38 especies tienen menos de 10 individuos y representan solo un 5% de la abundancia total. Los datos se basan en las observaciones realizadas en las 26 parcelas permanentes establecidas en bosque no explotado (21,5 ha)

Para la mayoría de las especies se dispone de muy poca información ecológica y la abundancia de muchas de ellas es muy baja para fines de análisis estadísticamente significativos de los procesos demográficos como el crecimiento, mortalidad y reclutamiento o para la parametrización rigurosa de funciones usadas en modelos de simulación.

La práctica de agrupar las especies en grupos funcionales permite reducir la necesidad de información mientras revela alguna característica o función global importante del ecosistema, facilitando su estudio y permitiendo la predicción de su desarrollo. Para facilitar el análisis y ser capaces de identificar tendencias generales, los árboles tropicales son a menudo clasificados dentro de un número limitado de grupos funcionales, de acuerdo con su similitud en requerimientos ambientales y respuestas ecológicas a cambios en su ambiente (e.g. Lieberman *et al.* 1985a, Manokaran y Kochummen 1987, Whitmore 1989, Köhler *et al.* 2000, Phillips *et al.* 2002).

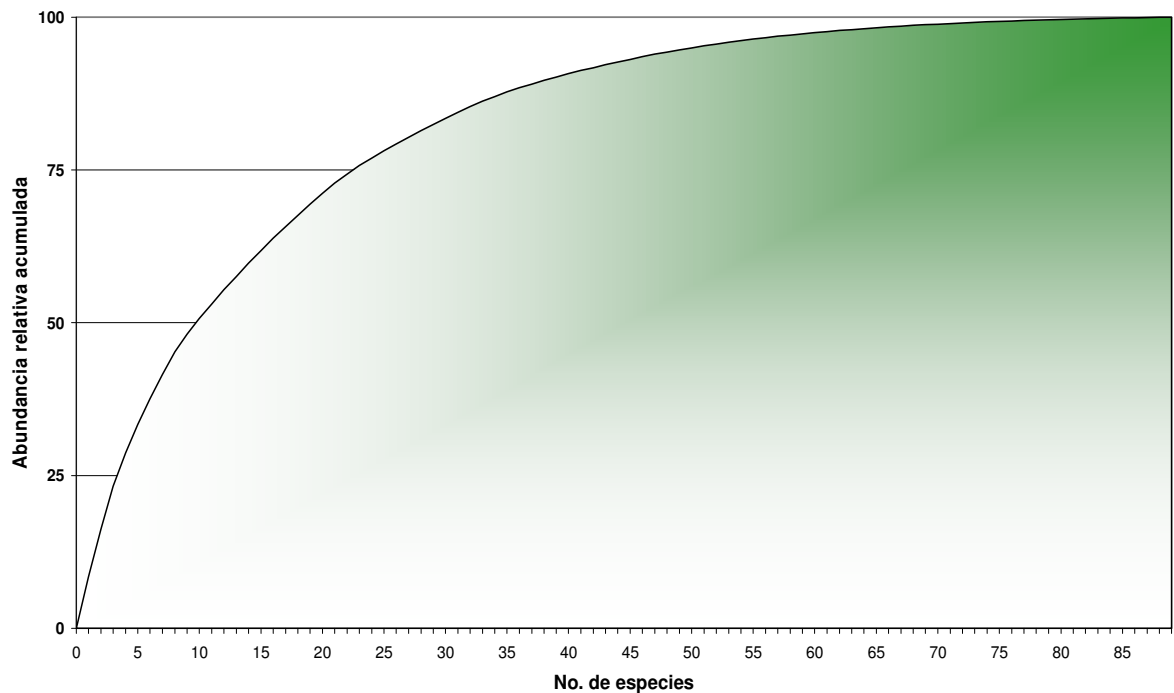


Figura 6. Abundancia relativa acumulada de individuos > 10 cm de D de las diferentes especies encontradas en el área de estudio en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas, Venezuela.

Un grupo funcional puede definirse como un arreglo de especies que comparten similares patrones de uso de recursos, de respuesta a las perturbaciones, o un similar rango de crecimiento, mortalidad y tasas de reclutamiento (Gitay y Noble 1997). Una clasificación clásica es la propuesta por Whitmore (1983, 1989) y Swaine y Whitmore (1988) de una dicotomía fundamental entre las especies de rápido crecimiento, exigentes de claros (“pioneras”) y las de crecimiento lento no demandantes de claros (“no pioneras” o “clímax”). Whitmore (1974), citado por Baker *et al.* (2003a), con base en los resultados de sus estudios sobre la dinámica y tasas de crecimiento de plántulas, juveniles y adultos de 12 de las especies arbóreas más comunes en el área de estudio en las Islas Salomón y las respuestas de las plántulas a aperturas del dosel, las clasificó en cuatro grupos, de acuerdo con las condiciones para establecerse y las condiciones para crecer, donde las

especies incluidas en el grupo IV corresponde a las pioneras y las restantes como no-pioneras, y acentuó la importancia de las diferencias en la tasa de crecimiento entre las especies como determinante de la asociación del grupo.

Por otro lado, en silvicultura y ecología forestal, el comportamiento de los árboles ha sido considerado siempre como de importancia extrema. Una noción tradicional en la silvicultura europea es el "temperamento" de las especies arbóreas, definido como el conjunto de reacciones de crecimiento y desarrollo mostrados por un individuo hacia su ambiente durante su ciclo de vida. Para cada una de las especies se requiere una definición de las reacciones y de los factores ambientales a los cuales responde. La luz es uno de los más usados y, el incremento en madera ha sido el principal criterio de crecimiento. Los ejemplos clásicos de temperamento de árboles específicos son "demandantes de luz" versus "tolerantes a la sombra", "pioneras" versus "clímax" (Oldeman y van Dijk 1991).

En este sentido, Swaine y Whitmore (1988) proponen agrupar las especies arbóreas tropicales de acuerdo con sus requerimientos de luz, de lo que resultan dos grupos ecológicos relativamente homogéneos: pioneras y clímax o no pioneras; además, usan un segundo criterio basado en las alturas esperadas en la madurez. Esta clasificación coincide con la de Shugart (1984) en que el síndrome de pioneras o no pioneras equivale a los requerimientos de claros para la regeneración y la altura a la capacidad de crear claros. Los ecólogos tropicales han reconocido estas dos clases y las han relacionado con los atributos fisiológicos y demográficos que muestran y con sus requerimientos de claros (Pickett 1983, Bazzaz 1984, Brokaw 1985).

Sin embargo, algunos autores han cuestionado la existencia de una dicotomía fundamental de tipos de historia de vida entre los árboles, afirmando que las especies cubren un amplio *continuum* de características, respuestas y

requerimientos (e.g. Whitmore 1989, Davies 2001, Poorter y Arets 2003). Martínez-Ramos (1985) señala que la dicotomía pioneras/clímax distingue especies con historias de vida promedios claramente diferentes y no considera las variaciones dentro de la población, que pueden tener un significado evolutivo. No obstante, reconoce que este modelo dicotómico puede ser usado para una primera clasificación, aunque el análisis de los mecanismos involucrados en la dinámica de las poblaciones puede ser limitado.

Al considerar el continuum de respuesta de las especies arbóreas a la luz, durante años se han reconocido al menos tres "temperamentos": demandantes de luz (heliófilas - pioneras), tolerancia media (nómadas) y tolerancia alta (esciófilas - tolerantes). En cuanto a las características de cada uno de los tipos señalados, las pioneras (también conocidas como sucesionales tempranas, intolerantes a la sombra o secundarias) tienen semillas que germinan solo en claros, en los cuales los rayos del sol pueden llegar al nivel del suelo, por lo menos una parte del día. Las tolerantes intermedias pasan de un estadio juvenil al reproductivo, con la participación de claros. Las tolerantes (no pioneras, sucesionales tardías) tienen la capacidad de germinar bajo sombra, raramente a pleno sol, pueden, además, establecerse y sobrevivir en lugares sombreados, pero también se encuentran en lugares abiertos. Tienen períodos de vida similares a las tolerantes intermedias, pero permanecen una alta proporción de su vida en condiciones limitadas de luz (Swaine y Whitmore 1988, Martínez-Ramos 1985).

En la Tabla 6 se pueden observar algunas de las características más resaltantes, desde el punto de vista fisiológico y demográfico, de las especies pioneras, tolerantes medias y tolerantes.

Tabla 6. Características fisiológicas y demográficas resaltantes de las especies pioneras, Tolerantes medias y Tolerantes

PIONERAS O INTOLERANTES A LA SOMBRA

- Semillas pequeñas con características favorables para la dispersión biótica o abiótica.
- Larga latencia de las semillas.
- Germinación en altos niveles de radiación, relación alta de RL/R (rojo lejano/rojo) y grandes fluctuaciones en la temperatura y nutrientes.
- Canalizan sus recursos hacia el crecimiento y reproducción abundante.
- Vida corta y gran susceptibilidad a la herbivoría y a los agentes patógenos.
- Tasas altas de fotosíntesis, respiración, transpiración, alta conductividad foliar y contenido de N.
- Crecimiento rápido, densidad de la madera baja, hojas grandes.
- La floración ocurre rápidamente, al poco tiempo de establecerse la planta, prolongándose esta etapa por un largo período.
- La fructificación es prolongada, con una tasa de maduración de los frutos muy lenta.
- Amplio rango ecológico y fenotípicamente plásticas

TOLERANTES MEDIAS

- Producen semillas de viabilidad corta y germinación rápida.
- La germinación parece no estar regulada por mecanismos foto o termoblásticos.
- Crecimiento favorecido por claros pequeños.
- Asignación de energía dirigida a un crecimiento lento de sus tejidos vegetativos y de defensa.
- Período de vida más largo que el de las pioneras. Alcanzan grandes tamaños.
- Largo tiempo antes de la primera reproducción. Patrón de fructificación con tendencia supra-anual.
- Producción de frutos carnosos.

TOLERANTES A LA SOMBRA

- Tasa de crecimiento lenta.
 - Especies de larga vida.
 - Asignación alta de energía a la producción de aparato fotosintético.
 - El estrés lumínico, la densidad y la herbivoría tienen un efecto menor que en las tolerantes medias.
 - Elevado gasto energético para la reproducción.
-

Fuente: Bazzaz (1984); Martínez-Ramos (1985) y Swaine y Whitmore (1988).

Oldeman y van Dijk (1991) desagregan aún más esta clasificación, dando como resultado seis grupos:

- Árboles que viven y se reproducen en la sombra densa del sotobosque (muy tolerantes).
- Árboles que viven y se reproducen en el sotobosque pero se benefician de los claros (muy tolerantes).
- Árboles que se establecen en la sombra y necesitan un claro para crecer y madurar (tolerantes).
- Árboles que se establecen y crecen en claros (demandantes de luz).
- Árboles que toleran media sombra para su establecimiento, pero que necesitan claros para crecer y madurar (tolerancia media).
- Árboles que germinan, se establecen y maduran en claros y soportan un largo tiempo a la sombra de los árboles dominantes (tolerancia media).

Desde mediados de 1970, se ha realizado una profusa investigación sobre las características a considerar para definir grupos de árboles tropicales y su relación con la dinámica forestal y regeneración. Tal como lo señalan Gitay y Noble (1997) no hay una clasificación universal de esos grupos, sino que la misma depende del contexto en el que se esté elaborando. Para agrupar especies se pueden adoptar diferentes estrategias, entre las que cabe mencionar aquella basada en conocimiento *a priori* (e.g. pioneros contra tolerantes a la sombra); también se pueden utilizar por conveniencia grupos no ecológicos (como categorías comerciales). El enfoque más común consiste en construir grupos *ad hoc* (generalmente por análisis cluster) de características de las especies (Picard y Franc 2003). Köhler *et al.* (2000), distinguen las siguientes técnicas conceptuales para ecosistemas forestales:

- a) Agrupación basada en criterios fisiológicos tales como tolerancia a la sombra en los diferentes estadios de vida (Whitmore 1989, 1998). Este concepto va desde distinciones gruesas de especies en estadios sucesionales tempranos o tardíos (Shugart 1997) a diferenciaciones más

exactas de aspectos del comportamiento de la planta y estrategias de crecimiento para especies pioneras demandantes de luz y especies clímax tolerantes a la sombra (Whitmore 1989). Mientras Swaine y Whitmore (1988) establecen que es difícil distinguir más que los dos grupos mencionados, Kammesheidt (2000) distingue especies sucesionales tempranas, intermedias y tardías. De cualquier modo, Swaine y Whitmore (1988) sugieren subdividir los dos principales grupos ecológicos en subgrupos.

- b) Clasificación basada en diferencias en altura máxima potencial, la cual ha sido desarrollada por varios investigadores (Condit *et al.* 1996, Denslow 1996, Swaine y Whitmore 1988).
- c) Análisis intensivo de datos estadísticos sobre patrones de crecimiento diamétrico, para un sitio específico con el fin de derivar grupos con incremento diamétrico significativamente diferente (Ong y Kleine 1995, Vanclay 1991).
- d) Técnicas que combinan varios conceptos. Lieberman *et al.* (1985b, 1990) combinaron análisis del crecimiento diamétrico con tamaño máximo, mientras que Acevedo *et al.* (1995) y Condit *et al.* (1996) combinaron tolerancia a la sombra con altura máxima y Shugart (1984, 1997) requerimientos de claros para regeneración con tamaño máximo. La clasificación de Kammesheidt (2000) se basa en todos los datos disponibles concernientes a diferentes criterios como forma de crecimiento, establecimiento, fenología. En cada caso se distinguen especies pioneras de otras especies arbóreas que se subdividen más (Bossel y Krieger 1991; Köhler y Huth 1998; Manokaran y Kochummen 1987, Manokaran y Swaine 1994).

En todo caso, los grupos funcionales deben ser definidos por rasgos seleccionados durante la evolución, de manera que tengan una base natural más que puro pragmatismo. Al revisar la historia de ideas fundamentales de gremios definidos por los requerimientos para la regeneración, Swaine y Burslem (en línea) concluyen que las pioneras son reconocidas extensamente y forman un grupo natural, pero sus límites no pueden definirse de manera simple y que investigaciones recientes han sugerido que las diferencias en el tamaño de la semilla representan un componente fundamental de las respuestas diferenciales de las pioneras a condiciones ambientales en claros y que los requerimientos de luz de las plántulas jóvenes son la clave para las diferencias funcionales.

Una de las características ecológicas más utilizada para agrupamiento de las especies arbóreas tropicales ha sido el requerimiento de luz para regeneración, debido a su carácter restrictivo del crecimiento dentro de un bosque, y porque posibilita la clasificación con base en observaciones de campo. Aquellas especies que requieren la alta luminosidad de un claro para la germinación y/o establecimiento (“pioneras”), son separadas de las que son capaces de establecerse bajo sombra (‘no pioneras’) (Swaine y Whitmore 1988; Whitmore 1989).

Diferentes estudios han examinado las respuestas de crecimiento de las plántulas de árboles tropicales con diferentes estrategias de regeneración a la variación en irradiación. Baker *et al.* (2003a) muestran que bajo condiciones de alta iluminación, las pioneras tienen tasas de crecimiento mayores que las no pioneras. En períodos cortos de baja irradiación, las demandantes de luz pueden mantener ese comportamiento, debido a las tasas de crecimiento relativas más altas asociadas con semillas más pequeñas. No obstante, sobre escalas de tiempo más largas, se espera que las tolerantes superen a las pioneras (Sack y Grubb 2001, citados por Baker *et al.* 2003a).

En la etapa adulta, las pioneras son usualmente de crecimiento más rápido que las tolerantes, debido a sus altas tasas de crecimiento intrínseco a una irradiación dada, y a que se encuentran en sitios de alta luz. Swaine (1994) citado por Baker *et al.* (2003a) reportó tasas para pioneras en un bosque semi-caducifolio en Ghana más del doble que las de las tolerantes, y en un bosque semi-siempreverde en Panamá, Condit *et al.* (1996), citados por Baker *et al.* (2003a), encontraron que el “índice de colonización” (proporción de reclutamientos encontrados en claros) estuvo correlacionado positivamente con la tasa de crecimiento de las especies en la clase diamétrica de 10-20 cm.

Sin embargo, la tasa de crecimiento de árboles adultos no está relacionada simplemente a la estrategia de regeneración. Existe una variación considerable en esa tasa luego del estadio de plántula debido a cambios en los requerimientos de luz durante la ontogenia. Así, muchas especies tolerantes a la sombra cuando plántulas requieren un gran incremento de la iluminación como juveniles para alcanzar el dosel (Jones 1956, Clark y Clark 1992, Hawthorne 1995, citados por Baker *et al.* 2003a). Un cambio ontogénico análogo en requerimiento de luz es mostrado por *Alseis blackiana*, un árbol del dosel de semilla pequeña en la Isla de Barro Colorado, Panamá, que se establece sólo en claros pero persiste durante varios años en la sombra después del cierre de los mismos (Dalling *et al.* 2001).

Baker *et al.* (2003a) desarrollaron una clasificación de las especies arbóreas para un bosque tropical de Ghana, incorporando tanto sus requerimientos para regeneración como su asociación con un gradiente de precipitación creciente y fertilidad del suelo decreciente, resultando cuatro grupos: especialistas de bosque seco y de bosque húmedo, y pioneras y no pioneras. La única diferencia que encontraron fue en las pioneras de bosque seco y húmedo, con tasas mayores de crecimiento para las primeras.

Por otro lado, Pearson *et al.* (2003) observaron en Barro Colorado que la estación seca coincidió con una depresión en el crecimiento de especies pioneras en diferentes tamaños de claro, que fue menor en las más tolerantes a la sombra (*Miconia spp.* y *Croton spp.*).

La altura máxima alcanzada por los individuos arbóreos también ha sido utilizada para establecer grupos de especies, pues la misma refleja dos elementos, primero el gradiente vertical en iluminación y segundo la capacidad para crear claros de esos individuos, lo cual influye en la dinámica de regeneración.

Además de los patrones "horizontales" de variación en ambientes de luz, tales como los creados por claros, los bosques de dosel cerrado tienen también fuertes gradientes verticales en disponibilidad de luz, así como en temperatura, humedad, movimiento del aire, y concentraciones de CO₂. Especies sucesionales tempranas de gran estatura exhiben mayores tasas de crecimiento como adultos o juveniles, pero también menor sobrevivencia, que las de de pequeña estatura. Esto sugiere la existencia de un compromiso entre eficiencia de crecimiento bajo poca luz en las especies del sotobosque, y alto crecimiento potencial bajo alta luz en las del dosel (Thomas y Bazzaz 1999).

En un estudio realizado en Malasia sobre las respuestas evolutivas a gradientes verticales en disponibilidad de luz, a través de un análisis de patrones de variación fotosintética en 28 especies sucesionales tempranas que difieren en estatura de adultos, Thomas y Bazzaz (1999) encontraron una relación altamente significativa entre tasa fotosintética máxima (A_{max}) y altura asintótica (H_{max}). Esas relaciones fueron similares en cada uno de los géneros estudiados, lo que soporta la hipótesis de una respuesta evolutiva en las características fotosintéticas al gradiente vertical en disponibilidad de luz a

través del dosel. En resumen, un rango de parámetros fisiológicos tanto para adultos como para juveniles, incluyendo capacidad fotosintética, punto de saturación de luz, y contenido de nitrógeno foliar, pueden predecirse en función de la altura. Los resultados sugieren que mucha de la variación en la fisiología a nivel foliar en los árboles tropicales está relacionada con un compromiso sol-sombra que corresponde a diferencias en tamaño.

Así mismo, se ha encontrado que el incremento diamétrico anual de especies tolerantes a la sombra de tamaño grande puede duplicar el de las pequeñas, así como incrementos en las especies del sotobosque menores de 2 mm año^{-1} , mientras que para las emergentes fueron mayores de 3 mm año^{-1} (Swaine 1994, Manokaran y Kochummen 1987, citados por Baker *et al.* 2003a). Las tasas de crecimiento son también menos variables en especies con alturas máximas bajas, Lieberman y Lieberman (1987) demostraron en La Selva, Costa Rica, que la variación total en tasa de crecimiento es aproximadamente cinco veces mayor en especies tolerantes del dosel que en las del sotobosque.

La estatura de un árbol en su etapa adulta es el resultado de las condiciones ambientales en las cuales los árboles se reproducen, esquema de reproducción y longevidad (Lieberman *et al.* 1985b). También se ha encontrado que está relacionada con su tolerancia a la sombra y crecimiento (Swaine y Whitmore 1988, Davies y Ashton 1999), reflejando el compromiso en inversión entre crecimiento y reproducción.

Por otro lado, la gran variación en la composición y dinámica forestal a pequeña y gran escala (Burslem y Whitmore 1999; ter Steege *et al.* 2000, citados por Baker *et al.* 2003a) sugiere que hay diferencias importantes en la abundancia relativa de los diferentes grupos funcionales en los bosques tropicales. Esas diferencias pueden ser tan importantes como los gradientes en

disponibilidad de recursos para determinar patrones actuales y futuros de productividad forestal (Baker *et al.* 2003a).

La formación de claros en el bosque es un factor importante que mueve los procesos dinámicos de las poblaciones. Las variables ambientales tales como densidad de flujo de fotones, temperatura, humedad del aire y potencial hídrico son afectadas fuertemente por la misma. Las especies arbóreas varían en su respuesta a esas condiciones ambientales (Ackerly 1996). La colonización de un claro se inicia con el ingreso de especies pioneras, que son progresivamente sustituidas por más tolerantes a la sombra. La explotación altera el régimen natural de perturbaciones, teniendo como resultado una frecuencia más alta de claros de gran tamaño en comparación con el bosque no perturbado (Houter y Pons, en línea).

Pearson *et al.* (2003), en un estudio con seis especies pioneras en un bosque semicaducifolio en Panamá, encontraron que todas las especies excepto *Miconia* spp. tuvieron una sobrevivencia significativamente mayor en claros grandes (225 m²) que en los pequeños (25 m²) o medianos (64 m²). Así mismo, el crecimiento difirió entre especies y tamaño de claro. La tasa de crecimiento relativa del área foliar se incrementó con la apertura del dosel para todas las especies.

Por otra parte, la variación en la tasa de perturbación es probablemente el factor más determinante de la composición de los bosques tropicales con respecto a la demanda de luz. En Ghana y Guyana, proporciones mayores de *taxa* demandantes de luz están asociadas con áreas que tienen una historia de más perturbaciones antropogénicas (Fairhead y Leach 1998; ter Steege y Hammond 2001, citados por Baker *et al.* 2003a). De igual manera, la actividad humana pasada también parece ser un factor importante determinando la riqueza de pioneras en la Isla de Barro Colorado (Sheil y Burslem 2003, citados

por Baker *et al.* 2003a). Los bosques de Ghana y Guyana que tienen una mayor abundancia de *taxa* demandantes de luz, se encuentran en los suelos más fértiles (Hawthorne 1996, Fairhead y Leach 1998, ter Steege y Hammond 2001, Sheil y Burslem 2003, citados por Baker *et al.* 2003a). Baker *et al.* 2003a sostienen que es difícil distinguir la importancia relativa de ambos factores, ya que los patrones coinciden con variación en la intensidad de perturbación humana ocurrida en el pasado.

Sin embargo, Vandermeer *et al.* (2001) encontraron que las expectativas sobre que claros muy grandes como los abiertos por un huracán sean un sitio ideal para la dominancia de pioneras, y que los procesos sucesionales podrían comenzar con un bosque compuesto principalmente por esas especies no son válidas, pues de las muchas pioneras disponibles en los sitios que estudiaron, solo 10 fueron observadas en las parcelas permanentes de 1000 m² ubicadas en claros producidos por huracanes. Otras pioneras nunca ocurrieron a pesar de su abundancia en las áreas abiertas cercanas. De las 10 especies, las más comunes fueron *Cecropia obtusifolia*, *Croton smithianus*, *Guettarda combsii*, *Isertia haenkeana* y *Piper auritum*, cada una con características de historia natural particulares.

Houter y Pons (en línea), estudiando las respuestas del bosque a la perturbación en Guyana, exploraron la relación entre características foliares relacionadas con el funcionamiento fotosintético en claros de varios tamaños y especies de diferentes estadios sucesionales y consiguieron cinco grupos con base en sus preferencias de tamaño de claro para el establecimiento. Los autores afirman que algunas respuestas a nivel foliar pueden extenderse como indicativas para diferencias en las preferencia de hábitat entre las especies en etapas juveniles de crecimiento. Esto incrementa el potencial para agrupar las especies ecológicamente con una base fisiológica a nivel foliar.

En el mismo estudio, las sucesionales tempranas mostraron mayor plasticidad que las tardías, su capacidad fotosintética por unidad de área aumentó más fuertemente con tamaño de claro creciente. En claros grandes, la capacidad fotosintética por peso foliar fue más alta para las sucesionales tempranas, pero el incremento en este parámetro con tamaño de claro creciente (plasticidad) no difirió entre grupos funcionales, lo que se relaciona con la disminución relativamente mayor en el área específica foliar con tamaños de claro creciente para las sucesionales tempranas. El cambio repentino en las condiciones ambientales después de la formación de un claro resultó en descensos drásticos de la eficiencia fotosintética para todas las especies, esta respuesta varió con el estado sucesional de los árboles, y con la intensidad de perturbación del dosel; en general, las sucesionales tardías mostraron un descenso muy severo comparado con las tempranas, con una recuperación más lenta (Houter y Pons, en línea).

De igual manera, Bonal *et al.* (2000) agruparon las especies de acuerdo a sus características de adaptación a la luz en Paracou (Guayana Francesa), para áreas sin intervención así como en áreas con diferentes intensidades de corta. La clasificación está basada en las siguientes características de los árboles con $D > 10$ cm: (1) D promedio de las especies, (2) tasa de crecimiento radial absoluto, (3) mortalidad, y (4) reclutamiento (i.e. tasa de acceso a la clase de D de 10 cm) en las parcelas control e intervenida. De acuerdo con esos criterios, los autores establecieron tres grupos:

1. Especies que alcanzan el dosel, capaces de establecerse y reproducirse bajo sombra, con bajas tasas de crecimiento en todas las clases diamétricas. Esas especies fueron interpretadas por Favrichon (1994) citado por Bonal *et al.* (2000) como tolerantes a la sombra.
2. Especies capaces de tolerar bajos niveles de luz para el establecimiento pero que necesitan altos niveles para reproducirse una vez que alcanzan

el dosel; presentan altas tasas de crecimiento, mayores en las clases diamétricas superiores. Fueron consideradas como hemitolerantes, lo que denota tolerancia a la sombra en el estadio juvenil e intolerancia en árboles maduros. Muchas especies dentro de este grupo son potencialmente emergentes.

3. Especies que necesitan aperturas en el bosque para establecerse y reproducirse, con altas tasas de crecimiento en general y mayores en las clases diamétricas menores, interpretadas como heliófitas (Bonal *et al.* 2000).

Así mismo, el autor consiguió que el punto de compensación de luz (LCP) de una planta individual fue fuertemente influenciado por su iluminación de copa. Las sucesionales tardías mostraron el rango más amplio de valores de LCP, reflejando el incremento en disponibilidad de luz con el incremento en altura en el bosque maduro. Sobre la base de muchas características ecológicas se encontró que (1) hay un *continuum* de estrategias de las especies con respecto a la sucesión entre especies sucesionales tempranas e intermedias y (2) que el grupo de las tardías muestra la mayor amplitud de rasgos ecológicos, reflejando el ambiente heterogéneo en el que se establecen y maduran.

La alta diversidad de especies en bosques tropicales es un problema cuando se intenta modelar su dinámica, ya que no se cuenta con datos para las especies raras y en muchos casos se carece del conocimiento ecológico para la mayor parte de las especies. Picard y Franc (2003) plantean que aún cuando algunos investigadores incluyen cada una de las especies, la solución usual es agruparlas pero aun así se mantiene el problema de las especies raras con pocos datos. Para superar esta situación proponen definir los grupos de un conjunto base de especies con suficientes datos y estimados confiables y

asignar las restantes por otros medios tales como análisis discriminante o criterio de expertos sobre su ecología (Phillips *et al.* 2002, citados por Picard y Franc 2003).

Köhler *et al.* (2000) agruparon las especies arbóreas del bosque lluvioso de dipterocarpaceas en Sabah (Borneo), Malasia, con base en dos criterios: estado sucesional (tres clases) y altura máxima potencial (cinco clases) para una combinación de 15 tipos funcionales. Esta clasificación fue realizada para aplicaciones de modelos de procesos, que se basan en la producción fotosintética como el proceso principal que determina el crecimiento arbóreo.

Kammesheidt (1994, 2000) estudió las especies de árboles y arbustos comunes en rodales explotados y no explotados, en la Reserva Forestal de Caparo, Venezuela, distinguiendo especies sucesionales ‘tempranas’, ‘intermedias’ y ‘tardías’. Las tempranas (intolerantes) fueron similares en muchos aspectos ecológicos, e.g. arreglo de las hojas en una capa, modelos arquitecturales ortotrópicos, no reiteración adaptativa, distribución agrupada, pero difirieron en la asociación a claro y la distribución a lo largo de un gradiente de drenaje. Las sucesionales intermedias (tolerantes medias) se establecieron tanto en claros grandes como en pequeños ($>300 \text{ m}^2$; $80\text{-}300 \text{ m}^2$) con un patrón de distribución agrupado a regular en áreas explotadas, exhibieron más diversidad de copas y características foliares que las tempranas. Las tardías se establecieron solo en pequeños claros y sotobosque y mostraron un patrón espacial regular en áreas no perturbadas. Todas las tardías (tolerantes) desplegaron modelos arquitecturales con ejes laterales plagiotrópicos y mostraron un arreglo foliar multicapa. La reiteración adaptativa fue una característica común de las sucesionales tardías las cuales pueden ser subdivididas adicionalmente en árboles grandes, medianos y pequeños, indicando diferentes requerimientos de luz en la madurez.

En el presente trabajo, las especies arbóreas se agruparon de acuerdo con dos criterios que conjugan los requerimientos de luz y el crecimiento representado por la altura máxima que pueden alcanzar los individuos, característica que incluye su capacidad para crear claros. Se consideraron tres clases de altura: altura máxima menor de 15 m, entre 15 y 30 m y mayor de 30 m. Para el establecimiento de estos rangos 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 en tres grupos: intolerantes, tolerantes medias y tolerantes, considerando la información reportada por Kammesheidt (2000), quien clasificó la mayoría de las especies del área (82% de las encontradas en los muestreos) de acuerdo con el punto de compensación de luz; el resto de las especies se clasificó según el criterio de expertos. Esta combinación resultó en nueve grupos funcionales, considerando las palmas como un grupo separado. La lista completa de la clasificación de las especies del área en estudio se encuentra en la Tabla 7.

Como varios autores afirman cualquier agrupamiento debe responder a las necesidades del estudio para el que se esté realizando. Por ello, considero que una buena estrategia es la sugerida por Köhler *et al.* (2000) de combinar varios conceptos, entre los que podrían prevalecer el crecimiento, la tolerancia a la sombra y el tamaño máximo potencial.

Aún cuando los agrupamientos siempre imponen simplificación, con la consiguiente pérdida de información, pueden revelar patrones generales y facilitar los procesos de predicción de la dinámica forestal. Phillips (en línea) afirma que los grupos han sido desarrollados para representar las diferencias entre especies en su comportamiento ecológico.

Tabla 7. Clasificación de las especies en grupos funcionales en el área de estudio.

Tolerancia a la sombra	Altura máxima (m)		
	<15	15-30	>30
Pioneras o Intolerantes	<i>Allophylus occidentalis</i> (CANELITO)	<i>Cecropia peltata</i> (YAGRUMO)	
	<i>Apeiba tibourbou</i> (ERIZO)	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (BOTOTO)	
	<i>Celtis iguanaea</i> (GUACHARACO)	<i>Dendropanax arboreum</i> (QUESITO)	
	<i>Cestrum latifolium</i> (CLAVITO)	<i>Erythrina fusca</i> (BUCARE)	
	<i>Heliocarpus popayanensis</i> (MAJAGUA)	<i>Hirtella sp.</i> (CAIMITO MORADO)	
		<i>Inga oerstediana</i> (GUAMO)	
		<i>Ochroma pyramidale</i> (BALSO)	
Tolerancia intermedia	<i>Bixa urucurana</i> (ONOTILLO)	<i>Banara sp.</i> (PELUDITO)	<i>Albizia guachapele</i> (MASAGUARO)
	<i>Casearia nitida</i> (FRUTA PALOMA)	<i>Citharexylum venezuelense</i> (SANTOROSO)	<i>Albizia niopoides</i> (RABO IGUANA)
	<i>Urera sp.</i> (ORTIGO)	<i>Cordia collococca</i> (CAUJARO)	<i>Astronium graveolens</i> (GATEADO)
	<i>Zizyphus saeri</i> (LIMONCILLO)	<i>Cordia sp.</i> (CANALETE)	<i>Cassia grandis</i> (CAÑAFISTOLA)
		<i>Guazuma ulmifolia</i> (GUACIMO BLANCO)	<i>Cedrela odorata</i> (CEDRO)
		<i>Inga marginata</i> (GUAMO CARAMACATE)	<i>Ceiba pentandra</i> (CEIBA)
		<i>Licania apetala</i> (MAMONCILLO)	<i>Fissicalyx fendleri</i> (TASAJO)
		<i>Lonchocarpus sp.</i> (VERO)	<i>Hura crepitans</i> (JABILLO)
		<i>Luehea seemannii</i> (GUACIMO CIMARRON)	<i>Lonchocarpus pictus</i> (CUERO SAPO)
		<i>Nectandra rigida</i> (LAUREL)	<i>Pachira quinata</i> (SAQUISAQUI)
		<i>Ormosia macrocalyx</i> (PEONIO)	<i>Platymiscium pinnatum</i> (ROBLE)
		<i>Protium heptaphyllum</i> (CARAÑO)	<i>Sapium stylare</i> (LECHERO)
		<i>Pterocarpus acapulcensis</i> (SANGRE DRAGO)	<i>Spondias mombin</i> (JOBBO)
		<i>Triplaris caracasana</i> (PALO DE MARIA)	<i>Sterculia apetala</i> (CAMORUCO)
		<i>Vitex orinocensis</i> (GUARATARO)	<i>Swietenia macrophylla</i> (CAOBA)
		<i>Zanthoxylum culantrillo</i> (TACHUELO)	<i>Symmeria paniculata</i> (PALO DE AGUA)
		<i>Terminalia amazonia</i> (GUAYABON)	

MODELO DE DINÁMICA DE BOSQUES TROPICALES ESTACIONALES EN LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

Tolerantes	<p><i>Coccoloba caracasana</i> (UVERO) <i>Crataeva tapia</i> (ZORROCLOCO) <i>Cupania americana</i> (RABO PAVA)</p> <p><i>Guapira olfersiana</i> (CASABE) <i>Hamelia patens</i> (CORALITO)</p> <p><i>Mabea piriri</i> (CACHITO VENADO) <i>Myrcia</i> sp. (GUAYABITO) <i>Phyllanthus suripaensis</i> (CIRIGUELO) <i>Piper aduncum</i> (CORDONCILLO) <i>Stylogyne venezuelana</i> (MORTIÑO) <i>Trichantera gigantea</i> (YATAGO) <i>Trichilia maynasiana</i> (GUARAMACO)</p>	<p><i>Annona montana</i> (GUANABANO MONTE) <i>Chrysophyllum auratum</i> (CAIMITO) <i>Chrysophyllum</i> <i>caracasenum</i> (CHUPON BLANCO) <i>Coccoloba padiformis</i> (CACAITO Q. H.) <i>Cordia bicolor</i> (CANDILERO)</p> <p><i>Couroupita guianensis</i> (COCO MONO) <i>Genipa americana</i> (CARUTO) <i>Guarea guidonia</i> (TROMPILLO) <i>Inga</i> sp. (GUAMO NEGRO) <i>Mouriri barinensis</i> (PERHUETAMO) <i>Maclura tinctoria</i> (MORA) <i>Ocotea glomerata</i> (LAUREL NEGRO) <i>Rheedia madruno</i> (MADROÑO) <i>Sloanea terniflora</i> (PICAPICO) <i>Tabernaemontana</i> <i>psychotrifolia</i> (COJON BERRACO) <i>Trichilia trifolia</i> (REJITO) <i>Trichilia hirta</i> (DESCONOCIDO)</p>	<p><i>Brosimum alicastrum</i> (CHARO AMARILLO) <i>Clarisia biflora</i> (CHARO NEGRO) <i>Cordia thaisiana</i> (PARDILLO NEGRO)</p> <p><i>Lonchocarpus sericeus</i> (JEBE) <i>Pleurothyrium</i> aff. <i>reflexum</i> (LAUREL AMARILLO) <i>Pouteria reticulata</i> (CHUPON) <i>Protium crenatum</i> (ANIME) <i>Swartzia leptopetala</i> (ORURA BARRIALERA) <i>Trophis racemosa</i> (CHARO BLANCO)</p>
Palmas		<p><i>Attalea butyracea</i> (PALMA DE AGUA) <i>Syagrus sancona</i> (PALMA SARARE)</p>	

5.2. SELECCIÓN DE LAS ESPECIES

En las parcelas permanentes establecidas en bosque natural sin intervención en los últimos 18 años, en diferentes posiciones fisiográficas de la Unidad Experimental de la Reserva se encontraron 89 especies, un número elevado para la parametrización de un modelo de simulación, sobre todo si se considera que cerca de 30 especies no tienen más de un individuo en el área muestreada, lo cual no permite establecer muchos de los valores de los parámetros con la precisión adecuada.

Por ello se optó por seleccionar las especies a incluir en el modelo utilizando un índice de valor de importancia denominado IV200, que relaciona el área basal relativa y la densidad relativa (Urban 1993), según la siguiente expresión:

$$IV200 = (AB\% + Densidad\%) / 2$$

Donde:

AB%= Área Basal porcentual

Este índice de importancia es representativo de la composición del bosque, pues combina dos elementos muy definitorios de la misma como son el área basal y la densidad.

Los resultados para cada una de las posiciones fisiográficas se pueden observar en la Tabla 8. Para la selección se consideró que un IV200 acumulado de 75% representa muy bien el bosque en estudio. Para establecer las especies se consideraron aquellas con mayores IV200 en orden decreciente hasta alcanzar el valor mencionado. Debido a que se encontraron algunas variaciones entre posiciones se incluyeron las especies con un acumulado mínimo en cada posición de por lo menos 60% (Tabla 8).

Tabla 8. Especies seleccionadas para la parametrización del modelo, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo.

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

VI. RELACIONES ALOMÉTRICAS

6.1. MARCO TEÓRICO

6.1.1. ARQUITECTURA DE ÁRBOLES

La investigación de la arquitectura de los árboles representa un interesante campo para la comprensión de la dinámica de los bosques tropicales. La arquitectura de un individuo representa el balance entre los requerimientos funcionales, como reproducción, eficiencia fotosintética y defensa, en un nicho determinado ocupado por la especie en la comunidad (Tomlinson 1987). Pero además, es la resultante no sólo de las condiciones actuales, sino también de los factores genéticos y ambientales que han estado operando en el desarrollo del individuo desde la fase de plántula hasta su madurez (Archibald y Bond 2003).

Así mismo, la arquitectura de los árboles es el resultado de un compromiso en el estadio de plántula entre el crecimiento vertical (a menudo rápido) y el lateral (usualmente más lento) (Ackerly y Donoghue 1998). En el ambiente forestal, la luz juega un importante papel en la determinación del patrón arquitectural de los árboles, pues es el principal recurso limitante del crecimiento. Por ello se da una fuerte selección por una rápida ganancia en altura, de forma tal de sobrepasar a los vecinos y acceder a la luz (O'Brien *et al.* 1995; Claussen y Maycock 1995). Sin embargo, hay también una selección por crecimiento lateral para maximizar el área foliar y la asimilación de luz.

Dentro de los límites de este compromiso hay un amplio rango de arquitecturas de árboles posibles. Hallé *et al.* (1978) propusieron que los árboles tropicales pueden describirse a través de 23 modelos arquitecturales, basados en el comportamiento de los meristemas apicales

en la producción de los sistemas de ramificación. La forma de individuos jóvenes de las diferentes especies arbóreas refleja si son tolerantes a la sombra y enfatizan la extensión lateral, o especialistas de claros que priorizan la ganancia de altura (Kohyama 1991; Sakai 1987).

En general, las plantas desarrollan estrategias que favorezcan una mayor captación de luz (v.g., mayor crecimiento diamétrico) o, por el contrario, dirigen la asignación de recursos hacia estrategias que favorezcan una mayor ocupación del espacio (v.g., mayor tamaño de copa y ramificaciones). Las variaciones espaciales de una característica de un árbol (e.g. crecimiento, altura total, entre otros) en un rodal forestal resultan del complejo mosaico histórico y ambiental impuesto por la competencia y heterogeneidad ambiental (Zhang *et al.* 2004)

6.1.2. RELACIONES ALOMÉTRICAS

Algunas características arquitecturales pueden expresarse cuantitativamente a través de relaciones alométricas (e.g. Kohyama 1987). Una relación se dice alométrica cuando una característica física o fisiológica varía con el tamaño del organismo (Begon *et al.* 1986). La alometría puede ser utilizada en la comparación y análisis de numerosas características y/o parámetros en el campo de la ecología, tanto vegetal como animal.

Las alometrías de árboles, más específicamente, las relaciones entre diámetro y altura reflejan un efecto estructural y funcional relevante en el bosque. El tamaño, forma y posición de la copa de un árbol se relaciona con la cantidad de luz interceptada, y las dimensiones del tronco están vinculadas a la resistencia mecánica frente a fuerzas como el viento y la masa de la propia copa (King 1996). La selección natural favorece a los árboles que tienen una relación altura-diámetro que permita el crecimiento

en altura sin comprometer la estabilidad mecánica (Sposito y Santos 2001). Las relaciones diámetro-altura pueden cambiar cuando las plantas crecen en rodales densos, protegidos de los efectos del viento (Holbrook y Putz 1989).

Dado que el éxito ecológico de los árboles depende de su habilidad para capturar y utilizar la luz, y puesto que la intercepción de esta es uno de los principales factores que controlan la asimilación total de carbono y el crecimiento de las plantas (Horn 1971), las diferencias en la disponibilidad de este factor a lo largo del gradiente sotobosque-dosel de un bosque tropical puede originar varias estrategias de ocupación del espacio y de asignación de recursos a la producción de área fotosintética entre especies que difieren en el tamaño máximo alcanzado (Sterck y Bongers 2001, Thomas 1996, Thomas y Bazzaz 1999).

De allí que los patrones alométricos observados en las especies arbóreas tropicales han sido relacionadas a las diferentes condiciones de luz encontradas en el bosque, lo que resulta en estrategias de crecimiento y patrones de asignación contrastantes (Kohyama 1987, Kohyama y Hotta 1990). Varios autores han encontrado diferencias alométricas entre especies pertenecientes a diferentes formas de regeneración en el bosque tropical húmedo (cf. King 1990; O'Brien *et al.* 1995). Por ejemplo, las especies sucesionalmente tempranas son capaces de colonizar áreas abiertas en altas densidades y crecer rápidamente; este rasgo puede estar estrechamente relacionado a la altura y extensión del follaje (King 1981).

Sin embargo, otros autores han sugerido que la variedad de estrategias de crecimiento y asignación encontradas en los bosques tropicales puede indicar que los patrones alométricos no pueden ser explicados sólo por

diferencias en niveles de luz o el tamaño máximo que alcanzan los individuos cuando adultos (Aiba y Kohyama 1997, Kohyama y Hotta 1990, Sterck y Bongers 2001, Thomas 1996).

Estas relaciones son herramientas poderosas de predicción en ecología e implican fundamentalmente contrastes físicos durante el crecimiento de la planta (Bond *et al.* 1999; Niklas 1993). El estudio de la relación entre tamaño y forma en árboles también es importante en el entendimiento de la estructura y dinámica de los bosques (King 1996). Esas relaciones también varían de acuerdo con la especie (Bond *et al.* 1999, Cornelissen 1999, Sposito y Santos 2001, Sterck y Bongers 2001, Alves y Santos 2002) y con la fase de desarrollo en que la planta se encuentra, pues los individuos sufren transformaciones mecánicas a lo largo de su crecimiento (Sterck y Bongers 2001, Alves y Santos 2002).

Asimismo, las relaciones alométricas son de gran importancia en los estudios de comparación de historia de vida de las especies. Por ejemplo, King (1996) encontró que las especies de larga vida mostraron un mayor aumento en el ancho de copa y diámetro de tronco con altura creciente, sobre el extremo superior del rango de altura, que las especies de corta vida.

De igual manera, el establecimiento de las relaciones alométricas es fundamental en la parametrización de modelos ecológicos. En estos modelos los árboles son caracterizados por una serie de parámetros que determinan el papel que juega cada especie en la demografía forestal, siendo elemento clave el tamaño, sobre todo si se considera que la disponibilidad de luz juega un papel clave en los procesos de regeneración y crecimiento del árbol (Porté y Bartelink 2002). De allí que estos modelos

usan relaciones alométricas particulares de cada especie para estimar la altura, el área foliar y la biomasa a partir del diámetro a la altura de pecho.

Las ecuaciones alométricas que relacionan el diámetro a la altura de pecho (1,3 m) con otros atributos son una herramienta importante a menudo usada en la investigación ecológica así como para propósitos comerciales (Martin *et al.* 1998). También son el principal método de estimación de la biomasa aérea o los reservorios de carbono (Brown *et al.* 1989, Bartelink 1996, Brown *et al.* 1999)

Las relaciones altura-diámetro son modificadas entre otras variables por el sitio (Fang y Bailey 1998, Archibald y Bond 2003, Osada *et al.* 2004), edad (Curtis 1967; Omule y MacDonald 1991) y tratamientos silviculturales (Rodríguez *et al.* 2003). La competencia a la que están sometidas las plantas durante su ciclo de vida tiene una influencia importante en las relaciones alométricas de especies arbóreas; se ha encontrado que la misma puede alterar las relaciones entre la altura, el diámetro y la biomasa de la planta (Martínez y Medrano 2000).

La extracción de madera es otro factor modificador de las relaciones alométricas de las especies arbóreas. La creación de claros por la eliminación de árboles, usualmente mayores a aquellos que determinan la dinámica natural de estos ecosistemas, provoca importantes modificaciones en la penetración de luz solar y en la distribución y crecimiento de muchas especies arbóreas (Silva *et al.* 1995, Hall *et al.* 2003).

6.2. CÁLCULO DE LOS COEFICIENTES ALOMÉTRICOS

En el establecimiento de las relaciones alométricas se aprovecha el hecho de que hay una proporcionalidad entre el crecimiento relativo de dos partes diferentes de la planta. La relación entre las dos variables puede expresarse con la ecuación alométrica generalizada:

$$y = bx^k$$

Donde x es la variable independiente, y la variable dependiente, b y k son las constantes alométricas. Esa ecuación es a menudo representada sobre coordenadas logarítmicas como una relación lineal de la forma siguiente:

$$\log y = k \log x + b$$

con la constante k representando la pendiente de la regresión y b el intercepto.

Esa transformación logarítmica además de linealizar la ecuación, lo que simplifica los cálculos, también homogeniza la varianza en el rango de los datos de la muestra, de forma tal que el supuesto de homocedasticidad no se viola, un requisito para el análisis paramétrico (Ong *et al.* 2004).

Las relaciones alométricas permiten relacionar algunas características de los seres vivos; en el caso específico de individuos arbóreos, podemos establecerlas entre características tales como el diámetro de un individuo y asociarlo con su altura, área foliar, biomasa, entre otros. En los modelos de claros han sido usados varios tipos de relaciones alométricas las cuales se pueden observar en la Tabla 9.

Tabla 9. Relaciones alométricas usadas comúnmente en modelos de claros

Altura	$H = 1,37 + b_2 D - b_3 D^2$, donde: $b_2 = 2(H_{\max} - 1,37) / D_{\max}$ $b_3 = (H_{\max} - 1,37) / D_{\max}^2$	Ker y Smith (1955), citados por Urban y Shugart (1992)
Área foliar	$L = 0,16094 D^{2,129}$	Botkin <i>et al.</i> 1972
Biomasa en madera	$B = 0,1193 D^{2,393}$	Sollins <i>et al.</i> (1973), citados por Urban y Shugart (1992)

Fuente: Urban y Shugart (1992).

H=altura, D=diámetro a la altura de pecho, L= área foliar, B=biomasa.

Los modelos de base individual, desde el JABOWA hasta el ZELIG, usan una relación no lineal entre la altura total del árbol y su diámetro a la altura de pecho; con esta se calcula la altura a medida que el diámetro se incrementa de acuerdo con la ecuación diferencial que define la dinámica del crecimiento diamétrico.

Para establecer las alometrías, en el modelo JABOWA se usó una ecuación cuadrática entre la altura total (H) y el diámetro a la altura de pecho (D) del tipo:

$$H = H_0 + b_1 D + b_2 D^2 \quad (1)$$

donde:

H = altura total en m

H_0 = altura constante, igual a la altura a nivel del pecho (1,37 m)

b_1 = coeficiente alométrico de primer orden, el cual es adimensional puesto que la altura y el diámetro utilizan las mismas unidades

b_2 = coeficiente alométrico de segundo orden en m^{-1}

En esta expresión la altura toma el valor de H_0 cuando el diámetro es igual a 0. La forma de la ecuación es la siguiente:

$$H = H_{\text{máx}} [1 - \exp (- b_2 D)]^{b_3} \quad (2)$$

donde:

$H_{\text{máx}}$ = altura máxima

b_2 = coeficiente de regresión que determina la pendiente de la exponencial expresado en m^{-1}

b_3 = coeficiente de regresión adimensional que controla la curvatura

En esta expresión para $D=0$, la altura toma el valor 0; sin embargo, según Urban, citado por Fernández-Grey (1995), la rutina de ZELIG que calcula la altura devuelve un valor de $H=1,37$ m cuando $D=0$.

Para ser consistentes con la relación cuadrática original, Fernández-Grey (1995) introdujo una modificación en la relación exponencial que resulta en un pequeño desplazamiento en el eje de las alturas, esa ecuación responde a la siguiente forma:

$$H = (H_{\text{máx}} - H_0) [1 - \exp (- b_2 D)]^{b_3} + H_0 \quad (3)$$

donde:

$H_{\text{máx}}$: Altura máxima alcanzada por los árboles.

b_2 = Coeficiente de regresión que determina la pendiente de la exponencial expresado en m^{-1} .

b_3 = Coeficiente de regresión adimensional que controla la curvatura.

H_0 = Altura constante, igual a la altura de pecho (1,37 m).

En este trabajo se utilizó esta última relación.

6.3. RESULTADOS

Para el cálculo de las relaciones alométricas altura total-diámetro a la altura de pecho se usaron los datos obtenidos de las parcelas permanentes establecidas en el área de estudio. En la Tabla 10 se muestran los estadísticos descriptivos de dichos datos.

Los coeficientes alométricos se estimaron por regresión lineal aplicada a la transformación logarítmica de la relación alométrica de la ecuación (3) como se describe en Delgado *et al.* (2005). Para ello, se compiló para cada uno de los grupos, información de altura total y diámetro. Dichos datos se encuentran reportados a partir de 10 cm de diámetro; los procedimientos usuales de inventario y medición de las parcelas no han contemplado la información por debajo de ese valor. Debido a la distribución heterogénea de las especies en el bosque, el número de observaciones para cada una de ellas fue diferente (Tabla 10).

Con base en los datos de campo se establecieron los valores de H_{max} . Para transformar la ecuación (2) se separan los términos H de los de D , ambos lados se elevan a $1/b_3$ para eliminar el exponente del lado derecho, y se pasa el 1 al lado izquierdo dejando en la derecha solamente el término que contiene D . Luego tomando el logaritmo natural de ambos lados se obtiene:

$$\ln \left(1 - \left(\frac{(H - H_0)}{H_{max} - H_0} \right)^{1/b_3} \right) = -b_2 D \quad (3)$$

El lado izquierdo se denota como la altura transformada H^* . Asumiendo un valor para b_3 , se hace una regresión lineal (con intercepto igual a cero) para estimar b_2 usando los datos de D . Luego se varía b_3 y se repite el proceso, hasta encontrar la combinación mejor de valores de b_3 y b_2 .

Los valores estimados para los coeficientes para cada una de las especies estudiadas se muestran en la Tabla 11, en el cual se incluye el grupo funcional (GF) al que pertenece la especie. En la misma Tabla se incluyen los coeficientes obtenidos al agrupar las especies restantes por grupo funcional. Las figuras 7-9 se muestran algunas de las relaciones gráficamente.

Para las especies se encontraron coeficientes de determinación (R^2) altos en todos los casos, con valores por encima de 0,80, lo que sugiere una elevada explicación de la relación entre las variables altura total y D . El menor valor se encontró para *Sapium stylare* (0,81). Este resultado es similar al encontrado por Delgado *et al.* (2005) en los bosques de la Reserva Forestal de Imataca con valores entre 0,72 y 0,99. Para los grupos funcionales, conformados por las especies restantes, los valores de R^2 encontrados también son altos, en general por encima de 0,75, con el resultado más bajo para las Tolerantes medias medianas (0,77).

En la Tabla 10 se puede observar una alta variabilidad en la altura a nivel interespecífico, tal y como fue encontrado por Alves y Santos (2002) para las relaciones alométricas de algunas especies arbóreas tropicales de un bosque al sureste de Brasil.

Tabla 10. Estadísticos descriptivos de la altura (H) y el diámetro a la altura de pecho (D) de las diferentes especies arbóreas en las parcelas de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo

Especie	n	Altura (H) (m)				Diámetro a la altura de pecho (D) (cm)			
		Prom.	Mín.	Máx.	CV%	Prom.	Mín.	Máx.	CV%
<i>Attalea butyracea</i>	257	13,42	6	30	24,45	36,52	10,03	70,00	17,29
<i>Brosimum alicastrum</i>	151	11,53	5	30	39,12	18,66	9,99	61,50	67,73
<i>Cecropia peltata</i>	80	15,31	9	23	22,20	19,52	10,70	39,06	28,44
<i>Coccoloba padiformis</i>	71	9,83	5	19	23,89	17,88	10,47	41,60	31,48
<i>Cordia thaisiana</i>	150	15,31	7	30	30,61	21,99	10,03	58,00	55,41
<i>Fissicalyx fendleri</i>	48	13,52	6	25	28,21	19,13	9,93	42,11	38,53
<i>Inga oerstediana</i>	252	12,88	5	25	23,78	19,60	10,03	73,69	48,21
<i>Lonchocarpus pictus</i>	81	12,17	4	20	24,33	22,77	10,03	59,84	45,66
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	116	14,70	7	30	26,28	30,52	10,54	93,68	62,17
<i>Pachira quinata</i>	132	16,74	6	33	36,82	46,24	10,54	139,99	69,29
<i>Pouteria reticulata</i>	298	15,17	6	30	29,11	35,41	10,31	105,01	42,42
<i>Protium crenatum</i>	63	14,27	10	26	24,18	18,03	9,99	53,79	52,62
<i>Sapium stylare</i>	170	14,91	7	26	25,66	27,53	9,87	82,19	53,87
<i>Spondias mombin</i>	190	14,78	5	30	32,64	34,73	10,09	91,99	60,05
<i>Syagrus sancona</i>	81	13,88	6	25	29,15	17,66	10,19	38,96	20,98
<i>Terminalia amazonia</i>	90	16,64	8	29	25,65	29,64	10,19	72,89	46,87
<i>Zanthoxylum culantrillo</i>	72	12,71	8	25	26,06	17,75	10,25	45,61	46,62
Resto de Tolerantes medias pequeñas	28	8,21	5	12	21,05	13,14	10,09	24,06	25,79
Resto de Tolerantes medias grandes	186	14,17	6	30	33,26	27,06	10,03	90,02	65,91
Resto de Tolerantes medias medianas	310	13,38	6	26	25,10	20,38	10,03	79,99	55,81
Resto de Pioneras pequeñas	37	10,89	7	16	19,33	15,15	10,25	31,99	29,52
Resto de Pioneras medianas	103	11,56	6	23	28,70	16,56	10,09	60,00	47,05
Resto de Tolerantes medianas	336	12,12	5	28	33,15	22,50	10,03	79,99	56,80
Resto de Tolerantes pequeñas	160	10,05	4	20	27,74	16,17	9,93	49,97	45,06
Resto de Tolerantes grandes	113	14,35	6	32	33,69	25,05	10,09	79,51	62,34

Tabla 11. Valores estimados de los coeficientes alométricos para las distintas especies y grupos funcionales seleccionados.

NC/GRUPO FUNCIONAL	GF	hmax	b ₂	b ₃	R ²
<i>Attalea butyracea</i>	Palma	30	0,0196	1,2	0,91
<i>Brosimum alicastrum</i>	TG	40	0,0154	1,0	0,91
<i>Cecropia peltata</i>	PM	30	0,0408	1,2	0,91
<i>Coccoloba padiformis</i>	TM	30	0,0259	1,1	0,94
<i>Cordia thaisiana</i>	TG	40	0,0226	1,2	0,89
<i>Fissicalyx fendleri</i>	TG	40	0,0385	1,2	0,94
<i>Inga oerstediana</i>	PM	30	0,0253	1,0	0,88
<i>Lonchocarpus pictus</i>	IG	40	0,0142	1,0	0,93
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	TG	40	0,0126	1,0	0,86
<i>Pachira quinata</i>	IG	40	0,0105	1,0	0,87
<i>Pouteria reticulata</i>	TG	40	0,0122	1,0	0,86
<i>Protium crenatum</i>	TG	40	0,0156	0,8	0,92
<i>Sapium stylare</i>	IG	40	0,0198	0,9	0,81
<i>Spondias mombin</i>	IG	40	0,0139	1,1	0,88
<i>Syagrus sancona</i>	Palma	30	0,0468	1,0	0,94
<i>Terminalia amazonia</i>	IG	40	0,0144	0,9	0,90
<i>Zanthoxylum culantrillo</i>	IM	30	0,0353	1,2	0,92
Resto de Pioneras pequeñas	PP	15	0,0869	1,2	0,92
Resto de Pioneras medianas	PM	30	0,0297	1,1	0,88
Resto de Tolerantes medias grandes	IG	40	0,0147	1,1	0,86
Resto de Tolerantes medias medianas	IM	30	0,0316	1,2	0,77
Resto de Tolerantes medias pequeñas	IP	15	0,0665	1,2	0,87
Resto de Tolerantes grandes	TG	40	0,0199	1,1	0,87
Resto de Tolerantes medianas	TM	30	0,0248	1,2	0,92

IG= Tolerantes medias grandes, IM= Tolerantes medias medianas, IP= Tolerantes medias pequeñas, PM= pioneras medianas, PP= Pioneras pequeñas, TG= tolerantes grandes, TM = tolerantes medianas y TP= tolerantes pequeñas.

Los mayores valores diamétricos son encontrados, como cabría esperar, para el caso de las especies con tolerancia media a la sombra (I) con resultados que alcanzan en algunos casos hasta 140 cm en D, específicamente *Pachira quinata*. Similarmente, las especies tolerantes como *Pouteria reticulata* y *Lonchocarpus sericeus* alcanzan diámetros cercanos a 100 cm (Figura 7b).

Las especies tolerantes medias como *Pachira quinata* parecen asignar una mayor cantidad de recursos para el crecimiento vertical durante las primeras etapas de desarrollo, y es a partir de los 15 m de altura aproximadamente cuando se observa un incremento significativo en el crecimiento diamétrico de estas especies, acentuándose en el caso de las zonas intervenidas en donde ambas aceleran el crecimiento secundario, acorde con las características de su grupo funcional (ver Figura 7a).

Al considerar los resultados obtenidos para cada grupo funcional, encontramos que la correlación (R^2) es mayor para el caso de los grupos de las pioneras pequeñas, tolerantes medianas y pioneras medianas con valores superiores a 0,90.

Es importante mencionar que la asignación de recursos para el crecimiento de especies pioneras y tolerantes medias parece ser similar. Ambos grupos tienden a concentrar sus recursos hacia el crecimiento vertical, en primer lugar, y luego al crecimiento secundario. Sin embargo, como es sabido, esa tendencia para las primeras no ocurre durante todo el ciclo de vida como en el caso de especies colonizadoras. Es decir, *P. quinata* y *S. mombin* por ejemplo, fortalecen su crecimiento vertical hasta un período dado, aguardando por determinadas condiciones microambientales o microclimáticas que “disparen” su crecimiento para alcanzar y dominar en muchos casos el dosel o estrato superior del bosque.

Según algunos autores es de esperarse que especies con rasgos ecológicos similares presenten relaciones alométricas similares (King 1990, Kohyama y Hotta 1990). Al revisar los valores estimados de b_2 , coeficiente que determina la rapidez de aproximación a la altura máxima, observamos que el valor para las pioneras pequeñas es un poco mayor que el de las pioneras

grandes. Esto puede explicarse considerando que las especies pioneras con periodos de vida cortos, invierten más en crecimiento en altura que en fuerza y longevidad (Sposito y Santos 2001).

El coeficiente b_2 en el caso de las tolerantes es muy similar entre las medianas y pequeñas, las grandes tienen un valor menor. Estas especies, de crecimiento lento, no pueden monopolizar los claros y necesitan sobrevivir periodos de supresión de luz, expandiéndose durante aquellos cuando disponen de suficiente, hasta alcanzar la madurez (Hartshorn 1978). Kohyama *et al.* (2003) encontraron en estudios de las alometrías de especies arbóreas de un bosque de dipterocarpáceas que las especies del sotobosque tienen alturas menores al mismo diámetro del tronco, y copas más profundas que las especies del dosel, mostrando una morfología adaptativa a la sombra. Así mismo, Sterck y Bongers (2001) encontraron que la altura del árbol y la apertura del dosel están correlacionadas significativamente. En el caso de las tolerantes medias no se observó mayor diferencia entre los valores de b_2 estimados.

Los bosques tropicales poseen una estructura vertical compleja en comparación con otros tipos de bosques. Dicha estructura determina que la asignación de recursos durante el ciclo de vida de las especies arbóreas sea muy variable y compleja. Estos patrones de asignación sugieren que existe una dicotomía entre esas especies; es decir, unas invierten en el crecimiento en altura para asegurar mejores condiciones en el futuro (especies que conforman el dosel) y otras con una mayor asignación a la expansión de sus copas para asegurar la sobrevivencia bajo condiciones de sombra.

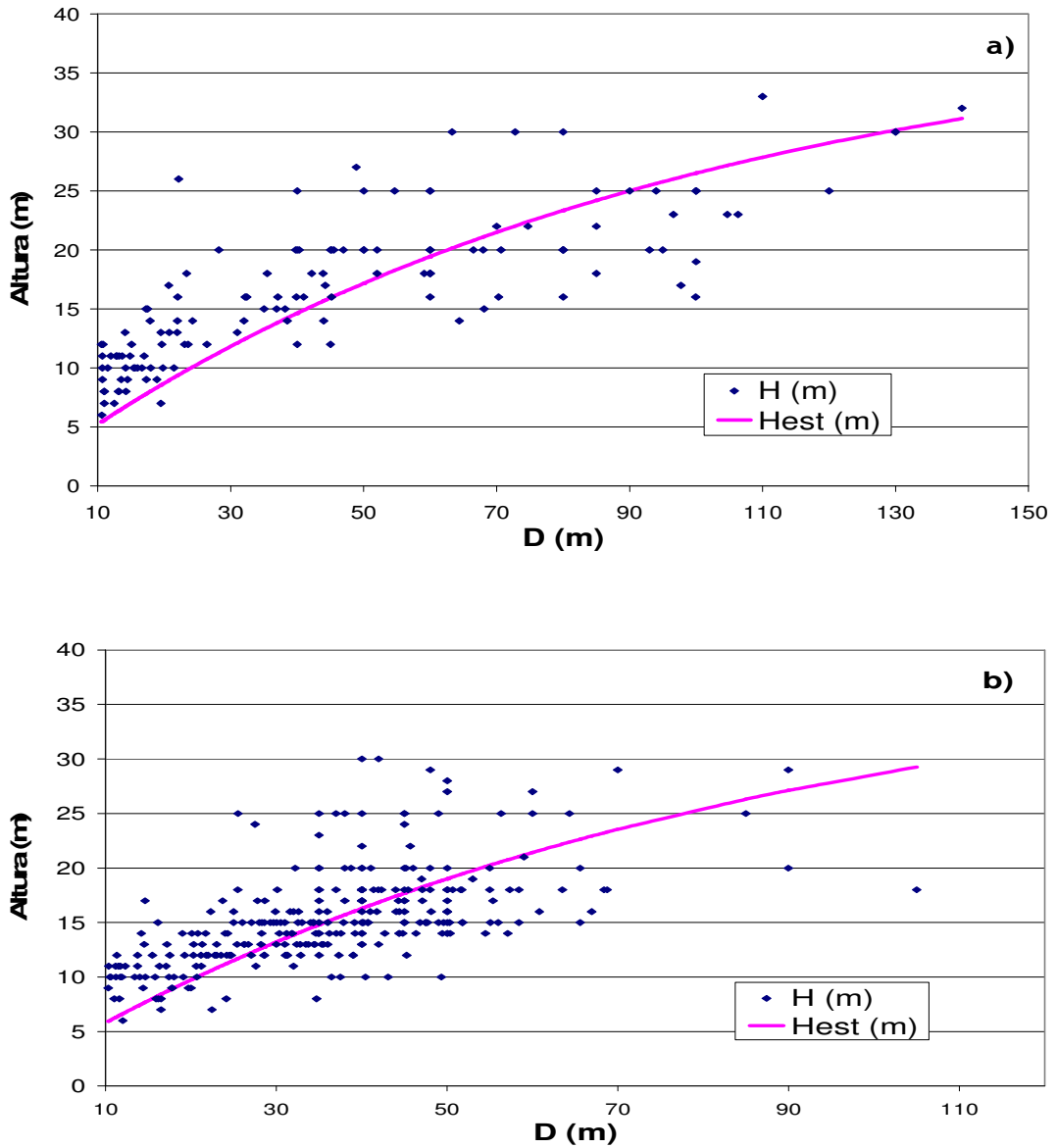


Figura 7. Comparación entre las alturas observadas y las estimadas con la ecuación resultante de la regresión para las especies a) *Pachira quinata* ($r^2= 0,87$) y b) *Pouteria reticulata* ($r^2= 0,87$).

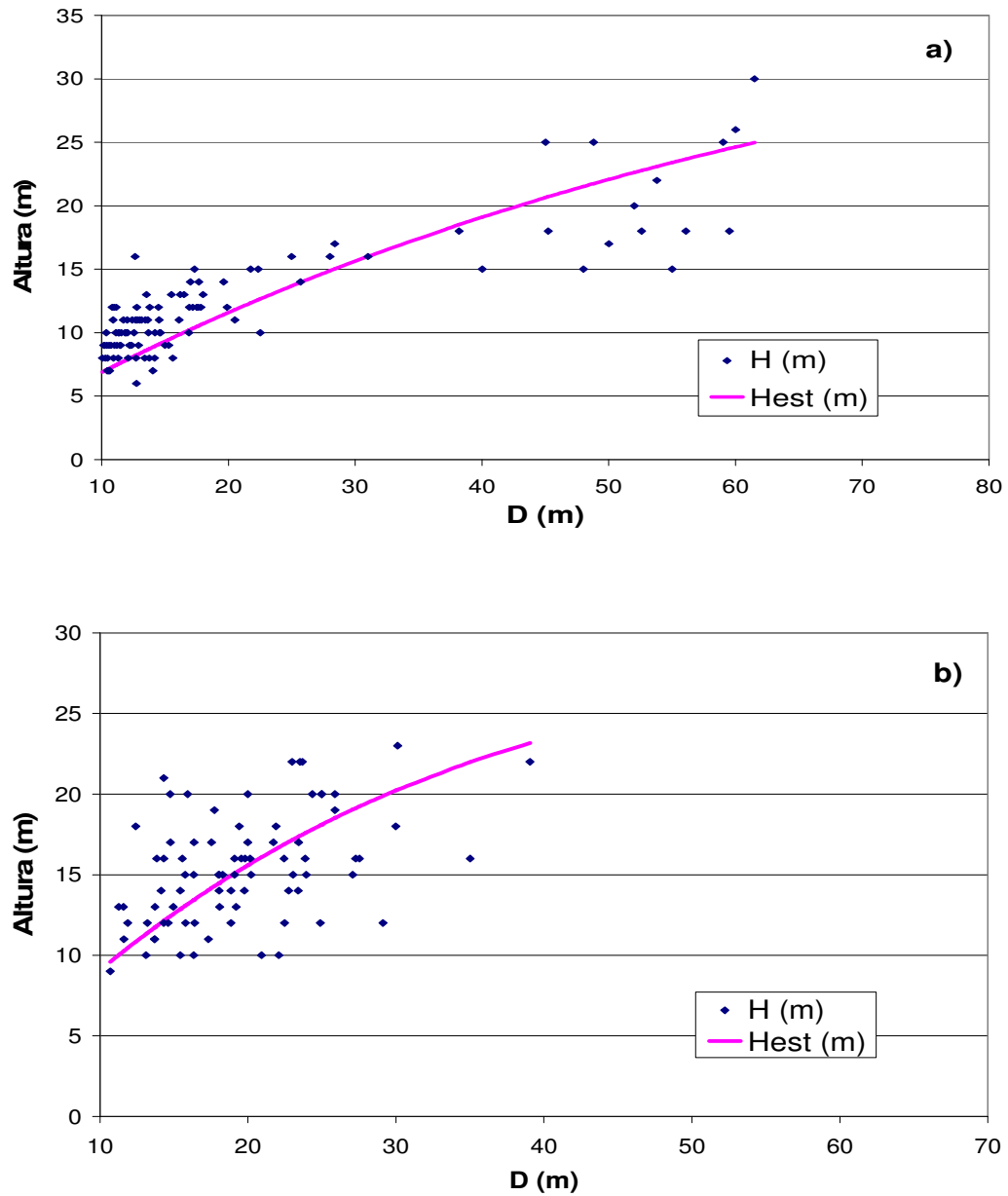


Figura 8. Comparación entre las alturas observadas y las estimadas con la ecuación resultante de la regresión para las especies a) *Brosimum alicastrum* ($r^2= 0,91$) y b) *Cecropia peltata* ($r^2= 0,91$).

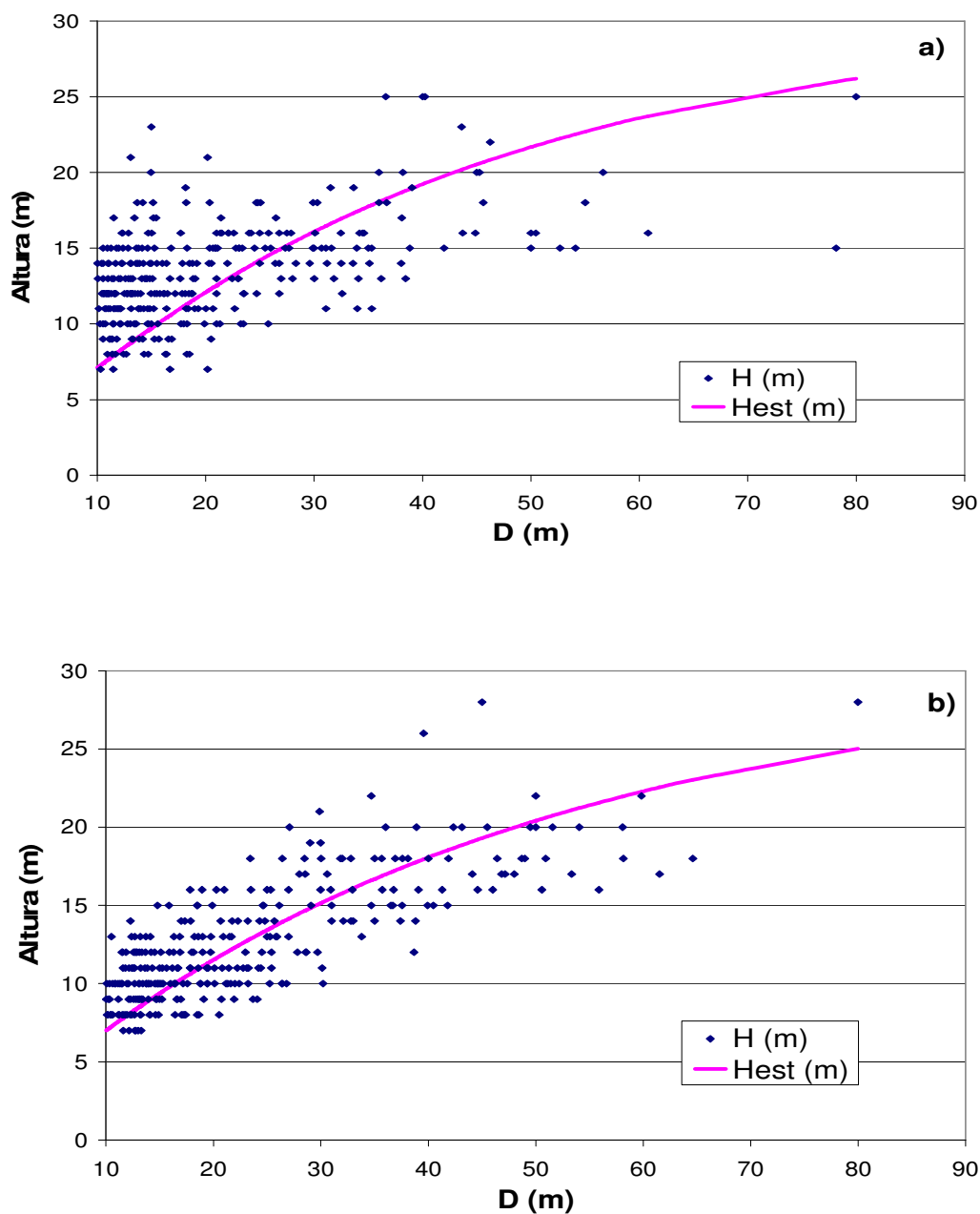


Figura 9. Comparación entre las alturas observadas y las estimadas con la ecuación resultante de la regresión para las especies restantes pertenecientes a los grupos a) Tolerantes medias medianas ($r^2= 0,77$) y b) Tolerantes medianas ($r^2= 0,92$).

Conjugando la influencia de la luz y la competencia en las relaciones alométricas de los árboles se puede afirmar, tal y como lo hacen Claussen y Maycock (1995) que la selección natural puede favorecer a aquellos árboles con un diseño arquitectural que les permita obtener suficientes condiciones, tanto para una captura óptima en cuanto a la cantidad de luz para maximizar su tasa de crecimiento, como para permanecer compitiendo entre sus “vecinos”. Con base a la discriminación de especies arbóreas en grupos funcionales a partir de la tolerancia a la sombra y a los resultados obtenidos aquí, hemos podido caracterizar parcialmente una aparente distribución de los espacios ocupados dentro del bosque. Así por ejemplo, algunas de las tolerantes medias poseen estructuras arquitecturales particulares que les permiten cumplir eficientemente con la captura de luz y la competencia.

VII. TASAS DE CRECIMIENTO

7.1. MARCO TEÓRICO

En las últimas décadas, el entendimiento del funcionamiento de los bosques tropicales se ha incrementado; sin embargo, aún existen problemas para comprender los procesos subyacentes de la dinámica en los bosques tropicales, ecosistemas estos de gran importancia en términos de biodiversidad y biogeoquímica global (Clark y Clark 2001, Köhler *et al.* 2003).

La comprensión de la dinámica de un bosque involucra el conocimiento de diferentes variables, entre las que destaca el crecimiento. Este puede definirse como el incremento de las dimensiones (diámetro, altura, área basal, volumen, biomasa, entre otras) de un individuo o de su masa, en un periodo dado de tiempo (e.g. crecimiento en volumen en $\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{año}^{-1}$) (Vanclay 1994). El crecimiento vegetal depende de factores ambientales (e.g. luz, humedad, temperatura y nutrientes) y características propias de las especies, las cuales pueden afectar solas o en conjunto el crecimiento de los árboles (Lambers *et al.* 1998).

El crecimiento del bosque es importante tanto económica como ecológicamente, por su utilidad para estimar y predecir el rendimiento forestal (Vanclay 1994), así como por su rol en el entendimiento de la demografía poblacional y dinámica del bosque (e.g. Swaine y Lieberman 1987). Las tasas de crecimiento de los árboles en los bosques tropicales reflejan la variación en las estrategias de la historia de vida, contribuye a la determinación de los límites de distribución de las especies, coloca límites a la cosecha de madera y controla el balance de carbono de los

rodiales (Baker *et al.* 2003a). El mismo sigue una tendencia previsible con la edad. En bosques jóvenes, se acelera mientras el dosel se desarrolla y luego declina sustancialmente poco después de que el mismo se cierra (Binkley *et al.* 2002).

En los bosques tropicales se observa una gran variabilidad en las tasas de crecimiento, a nivel inter- e intra-específico en espacio y tiempo; es decir, entre vecinos y entre intervalos de tiempo consecutivos. Factores endógenos y exógenos afectan ese crecimiento y pueden producir variaciones en el mismo aún en árboles adultos. La combinación de esos factores puede ser la responsable de las variaciones en las tasas de crecimiento en una población (Manokaran y Swaine 1994, Peâlissier y Pascal 2000, Lewis *et al.* 2004). A nivel de rodal, la variación espacial de la tasa de crecimiento depende tanto de las diferencias en la disponibilidad de recursos como en la composición funcional de los bosques tropicales (Baker *et al.* 2003a). El conocimiento de esa variabilidad es vital para el entendimiento de los patrones de crecimiento en los bosques tropicales.

Algunos autores han cuestionado la conveniencia de los estudios de dendrocronología para los árboles tropicales argumentando la ausencia de una fuerte estacionalidad en los trópicos húmedos. No obstante, algunas investigaciones han encontrado algún patrón de formación de madera en algunas especies arbóreas tropicales relacionado a la periodicidad de la precipitación, específicamente en bosques con una fuerte estación anual de sequía o con inundación anual (Worbes 1999, Dünish *et al.* 2003, Fichtler *et al.* 2003, Brienen y Zuidema 2005). Sin embargo, el análisis de los anillos de crecimiento de árboles tropicales es menos confiable que en las regiones templadas, dado que estos no siempre se forman anualmente (Brienen y Zuidema 2005).

Es por ello, que gran parte de los estudios del crecimiento diamétrico de los árboles tropicales se ha basado en estimaciones a partir de mediciones repetidas sobre parcelas permanentes de diferente tamaño (Finegan y Camacho 1999, da Silva *et al.* 2002). El crecimiento arbóreo es generalmente medido como incremento diamétrico, pues se ha encontrado que el diámetro a la altura de pecho (D) es el mejor indicador de la biomasa de un árbol, aunque el crecimiento en altura es muy importante en las especies pioneras (Manokaran y Swaine 1994).

El entendimiento de los patrones de crecimiento arbóreo es un objetivo fundamental de la investigación ecológica en bosques tropicales. Los patrones de asignación de recursos durante el crecimiento reflejan las diferencias en la historia de vida entre especies. Esto es particularmente llamativo en los bosques tropicales, donde las especies arbóreas aunque pueden diferir grandemente en sus tasas de crecimiento y edades de madurez pueden alcanzar tamaños en el dosel similares (Enquist *et al.* 1999).

Ha habido poca investigación sobre como varían las tasas de crecimiento de árboles adultos a través de gradientes ambientales. Esa variación podría resultar crítica para la distribución y abundancia de las especies, el crecimiento lento está ligado a una alta mortalidad o bajas tasas de reclutamiento. Por ejemplo, en un bosque semicaducifolio en Ghana se encontró que los árboles con crecimiento lento mostraron las mayores tasas de mortalidad (Swaine y Lieberman 1987).

Aun cuando existe poca información sobre los patrones espaciales de crecimiento arbóreo en el trópico, es claro que este se ve limitado por las

variables ambientales a diferentes escalas temporales y espaciales. La radiación, disponibilidad de agua y de nutrientes en el suelo pueden ser factores importantes que determinen las tasas de crecimiento (Baker *et al.* 2003b). En algunos estudios se ha encontrado que la variación en la precipitación está correlacionada con los patrones de crecimiento arbóreo (Bullock 1997, Worbes 1999).

Así mismo, en un bosque siempreverde en India el crecimiento mostró variaciones estacionales significativas sobre una base anual debido a la alternancia regular entre estaciones lluviosa y seca y las especies de crecimiento rápido exhibieron la mayor amplitud de variaciones estacionales. Además, se observó que las tasas de crecimiento individual dependen de una combinación del tamaño del árbol, características ecológicas específicas y vecindario (Peâlissier y Pascal 2000).

Baker *et al.* (2003b) observaron una variación intraespecífica significativa en las tasas de crecimiento para dos especies tanto a escala temporal como espacial (diferentes posiciones topográficas) en bosques de Ghana. La posición topográfica tuvo un efecto significativo sobre el régimen hídrico del suelo, con un incremento en la disponibilidad de agua y una estación seca más corta en las posiciones más bajas, efecto este que fue particularmente marcado en el bosque semi-caducifolio.

Por otro lado, la variación interespecífica en la tasa de crecimiento potencial máximo es uno de los factores más importantes en la definición de grupos funcionales robustos, dado que esa tasa integra numerosos rasgos que subyacen en los compromisos entre las estrategias para la adquisición de recursos, defensa contra enemigos naturales y asignación a reproducción (Baker *et al.* 2003a). Los autores distinguen, en términos de tasas de

crecimiento, una clasificación funcional de las especies arbóreas tropicales, que contrasta especies de crecimiento rápido (pioneras) y de crecimiento lento o de menor respuesta a la disponibilidad creciente de recursos (de sombra). En tal sentido, en un bosque semicaducifolio en Ghana encontraron que las pioneras asociadas con bosques de alta precipitación, con suelos menos fértiles, tienen tasas de crecimiento significativamente menores que las pioneras que son más abundantes en bosques con poca precipitación con suelos más fértiles.

Se ha encontrado, en árboles adultos en campo, que las pioneras usualmente crecen más rápido que las más tolerantes a la sombra. En un bosque semicaducifolio en Ghana se reportó que las tasas de crecimiento de las pioneras fueron superiores (más del doble) que en las más tolerantes a la sombra (Swaine 1994 citado por Baker *et al.* 2003a).

Sin embargo, debe considerarse la importante variación que se encuentra en la tasa de crecimiento en las especies no-pioneras más allá del estadio de plántula debido a cambios en los requerimientos de luz durante la ontogenia (Clark y Clark 1992, 1999). Por ejemplo, muchas especies tolerantes a la sombra en el estadio de plántulas requieren un incremento grande en la iluminación de dosel como árboles jóvenes para alcanzar el dosel (Clark y Clark 1992). Además, se han encontrado especies de pequeña estatura cuyos requisitos para el establecimiento de plántulas son comparables con los de las pioneras, pero que más adelante en su vida toleran mucha sombra, y se comportan como tolerantes a esta. Un cambio ontogénico análogo en el requerimiento de luz es mostrado por el árbol del dosel *Alseis blackiana* en la Isla de Barro Colorado, Panamá, que se establece sólo en claros de dosel pero persiste durante varios años en la sombra después del cierre de dosel (Dalling *et al.* 2001).

Las tasas de crecimiento de árboles adultos de especies no-pioneras pueden ser modificadas por variación en la demanda de luz durante la ontogenia, y el tamaño máximo puede no estar asociado con cualquier variación sistemática en la tasa de crecimiento para especies pioneras. Clasificaciones de especies basadas en su asociación con condiciones edáficas y climáticas particulares puede ser útil para categorizar la importante variación en la ecología de las especies pioneras en bosques tropicales (Baker *et al.* 2003a).

Igualmente, el tamaño es importante, tanto ecológicamente como un factor determinante del éxito competitivo, y para silvicultura donde los rendimientos en madera son determinados típicamente sobre la base de volumen. En contraste, las tasas de crecimiento calculadas en términos de cambios en contenido de carbono en las plantas están más estrechamente relacionadas con la variación en tasas de fotosíntesis y respiración y, por tanto, con la disponibilidad de recursos, y son importantes para calcular el balance de carbono a nivel de rodal (Baker *et al.* 2003a).

Las dos cantidades están relacionadas a través de la variación en estrategias de asignación, las cuales varían tanto a lo largo de gradientes de recursos y entre grupos funcionales. En términos de crecimiento aéreo, la inclusión de la densidad de la madera en los cálculos de las tasas de crecimiento de árboles adultos es esencial para entender como las diferentes estrategias de historia de vida se comparan en términos de captura de carbono (e.g. Enquist *et al.* 1999).

La tasa de crecimiento promedio está relacionada directamente con la altura máxima que la especie puede alcanzar (Thomas 1996). Las especies

de gran estatura muestran tasas de crecimiento mayores que las pequeñas (Vanclay 1991; Gourlet-Fleury y Houllier 2000). Asimismo, las mayores tasas de crecimiento se han reportado para los juveniles del dosel (Thomas 1996; Sterck *et al.* 2001). Las posibles razones para la tendencia de las tasas de crecimiento a incrementarse con el tamaño de los individuos puede ser resultado de diferencias intrínsecas en sus capacidades de crecimiento, como resultado de niveles de luz creciente a través del dosel y también como consecuencia de una correlación inherente entre tamaño e incrementos absolutos de crecimiento incluyen cambios dependientes de la estatura en alometría y capacidad fotosintética (King *et al.* 2006)

En Malasia, en un estudio en un bosque de dipterocarpáceas, King *et al.* (2006) encontraron que la tasa de crecimiento medio se incrementó sustancialmente con la estatura, particularmente entre los árboles grandes. Todas las clases de individuos estudiados mostraron incremento en las tasas de crecimiento con el incremento en diámetro, este patrón fue más pronunciado en las especies del dosel y las emergentes, excepto para la mayor clase diamétrica en las emergentes. De igual manera, Thomas (1996) encontró que las especies con altura máxima superior a los 30 m mostraron tasas de crecimiento marcadamente mayores que las de estatura más pequeña.

Las tasas de crecimiento varían mucho entre especies. En promedio, las pioneras muestran crecimiento rápido y corta longevidad, las especies del subdosel tienen crecimiento lento y alta longevidad, y las del dosel y emergentes tienen crecimiento moderado a alto y generalmente alta longevidad. En la Amazonía, por ejemplo, se encontró que en promedio, las especies del subdosel tienen tasas de crecimiento significativamente menores que las pioneras, del dosel y emergentes, mientras que las

pioneras tuvieron un crecimiento significativamente mayor que las del dosel (Laurance *et al* 2004).

Otro elemento importante es el peso específico de la madera, el cual varía ampliamente entre las especies arbóreas tropicales y está estrechamente relacionado a las diferencias en las tasas de crecimiento diamétrico y a la estrategia de vida (Whitmore 1998). Existe una asociación entre bajos niveles de luz con crecimiento lento y alta densidad de la madera en especies del sotobosque (Thomas 1996).

Asimismo, existe una relación positiva entre crecimiento y precipitación, una cantidad reducida de esta limita el primero. Ello ha sido encontrado en varios estudios (Brienen y Zudeima 2005). El gradiente de precipitación y la estacionalidad de la lluvia influye fuertemente la fisiología de las plantas causando la caída de las hojas y reducción del crecimiento (Roig *et al.* 2005). Por otro lado, dentro de los bosques tropicales, la disponibilidad de agua tiene una importante influencia sobre las tasas de crecimiento de los árboles, especialmente en bosques estacionales, donde determina tanto los patrones inter como intraanuales (Baker *et al.* 2003a).

De igual manera, la disponibilidad de agua en el suelo varía a escalas espaciales pequeñas, difiriendo entre posiciones topográficas tanto en bosques siempreverdes como en semicaducifolios; pero la influencia de esas diferencias sobre el crecimiento arbóreo ha sido muy poco estudiada. No obstante, la variación topográfica en disponibilidad de agua en el suelo influye sobre las relaciones agua-planta y patrones de actividad cambial en bosques estacionales (Baker *et al.* 2003a).

La variación en irradiación es el factor primario que limita el crecimiento de los rodales forestales, y posiblemente sobre largas escalas de tiempo para bosques no estacionales como un todo. La variación en la fertilidad del suelo parece ser importante para determinar la variación en las tasas de crecimiento de algunas especies, pero puede tener un rol menor en controlar patrones de crecimiento a nivel de rodal. Sin embargo, actualmente no se cuenta con comparaciones verdaderas a gran escala de un gran número de sitios.

Algunos autores coinciden al afirmar que la mayoría de las especies de los bosques tropicales son en algún sentido dependientes de la apertura de claros, en la medida en que requieren para su crecimiento y reproducción de niveles lumínicos mejorados, y muestran respuestas positivas en crecimiento a la apertura del dosel (Denslow 1987, Clark y Clark 1984).

7.2. METODOLOGÍA

7.2.1. CÁLCULO DE LAS TASAS DE CRECIMIENTO

Las tasas de crecimiento de las especies, uno de los parámetros más importantes para la parametrización, se establecen en función de mediciones realizadas en parcelas permanentes, en periodos largos de ser posible. Para nuestro caso contamos con un máximo de 10 y un mínimo de 5 mediciones del diámetro de cada uno de los individuos arbóreos presentes en las parcelas, a partir de 10 cm de D , correspondientes a un periodo de 18 años.

El crecimiento es simulado en términos de una ecuación que predice el incremento diamétrico anual esperado para un árbol de un diámetro y

especie dado, creciendo bajo condiciones óptimas. Ese crecimiento óptimo es reducido usando funciones de respuesta ambiental.

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

Para el cálculo de las tasas de crecimiento se utilizó un programa elaborado en el paquete estadístico R, que permite establecer las tasas de crecimiento de cada uno de los grupos funcionales, de acuerdo con la categoría diamétrica en que se encuentre, considerando 10 categorías de D (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 cm y más).

Para ello se prepararon archivos con la información de las mediciones sucesivas de D, para cada una de las especies y grupos de especies considerados. Estos archivos fueron procesados con una rutina en R que discrimina el crecimiento para cada una de las categorías diamétricas, y genera un archivo de salida con las tasas de crecimiento, que junto con un archivo contentivo de los parámetros relativos a coeficientes alométricos, diámetro a la altura de pecho (D) y altura máxima, es procesado con otra rutina para calcular la tasa de crecimiento potencial, según la fórmula usada por FACET.

7.2.2. CÁLCULO DE LAS TOLERANCIAS TÉRMICAS

Las tolerancias térmicas se refiere a los valores de temperatura entre los que ocurre la estación de crecimiento, en el caso de los bosques tropicales no existen limitaciones en este sentido, por lo que se optó por establecer un solo valor para todas las especies, con base en los resultados obtenidos por Ramírez (1995) para el Bosque El Caimital, al ajustar el programa de soporte Weather de ZELIG, éste da un indicador de 7671,4 grados-día de crecimiento con una desviación estándar de 71,8, por lo que se asumió los valores de 5000 y 10000, de forma tal de asegurar que las especies no sufran estrés térmico. El número de grados-día es un acumulado para un año de la temperatura media diaria estimada para el área de estudio.

7.3. RESULTADOS

7.3.1. TASAS DE CRECIMIENTO ANUAL

Las estadísticas básicas que se presentan en la Tabla 10 muestran un análisis descriptivo del diámetro a la altura de pecho (D), por especies y grupos. Se observa que los mayores diámetros corresponden a las especies *Pachira quinata* y *Pouteria reticulata*.

En cuanto a la variabilidad, las especies *Pachira quinata* y *Brosimum alicastrum* presentan coeficientes de variación altos, cercanos a 70% (69,29 y 67,73, respectivamente), en los grupos los mayores valores corresponden a los de mayor altura, tanto tolerantes medias como tolerantes (65,91 y 62,34, respectivamente), lo que indica que estos grupos y especies tienen individuos con muchos valores heterogéneos de diámetro, tanto altos que representarían individuos con una edad mayor, como bajos que pertenecerían a un grupo de árboles más jóvenes.

En lo que se refiere a la densidad por categorías diamétricas, se encontró que en todas las posiciones fisiográficas el bosque presenta una estructura típica, con el mayor número de individuos concentrados en las primeras categorías diamétricas (figuras 10, 11 y 12). También resalta que en todas las clases dominan los individuos que alcanzan mayor altura, con el máximo para las tolerantes seguidas por las tolerantes intermedias. La dominancia de estos grupos podría explicarse por el grado de desarrollo alcanzado por el bosque, considerando que el mismo debe tener una edad aproximada de unos 200 años. Al aplicar la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para la densidad total se encontraron diferencias significativas para los grupos funcionales ($H=223,31$, 8 g.l. $p<2,2 \cdot 10^{-16}$) mas no entre posiciones fisiográficas ($H=2,86$, 2 g.l. $p=0,24$).

Las especies pertenecientes al grupo de las pioneras tanto medianas como pequeñas se observan en las categorías diamétricas inferiores, pero desaparecen en las intermedias y superiores. Este comportamiento es característico de este grupo, pues su sobrevivencia adulta es baja, con una duración de vida de alrededor de 50 años y no alcanzan grandes diámetros (Martínez-Ramos 1985).

La distribución diamétrica de las tolerantes es diferente entre las grandes, medianas y pequeñas. Este grupo se caracteriza por contener especies de larga vida y menores tasas de crecimiento. Para las tolerantes grandes el comportamiento en el periodo es aparentemente similar, mostrando altas frecuencias en las categorías bajas que disminuyen en las superiores. Las tolerantes pequeñas se concentran en pocas categorías inferiores lo que nos corrobora sus características básicas, de no encontrarlos en categorías diamétricas superiores.

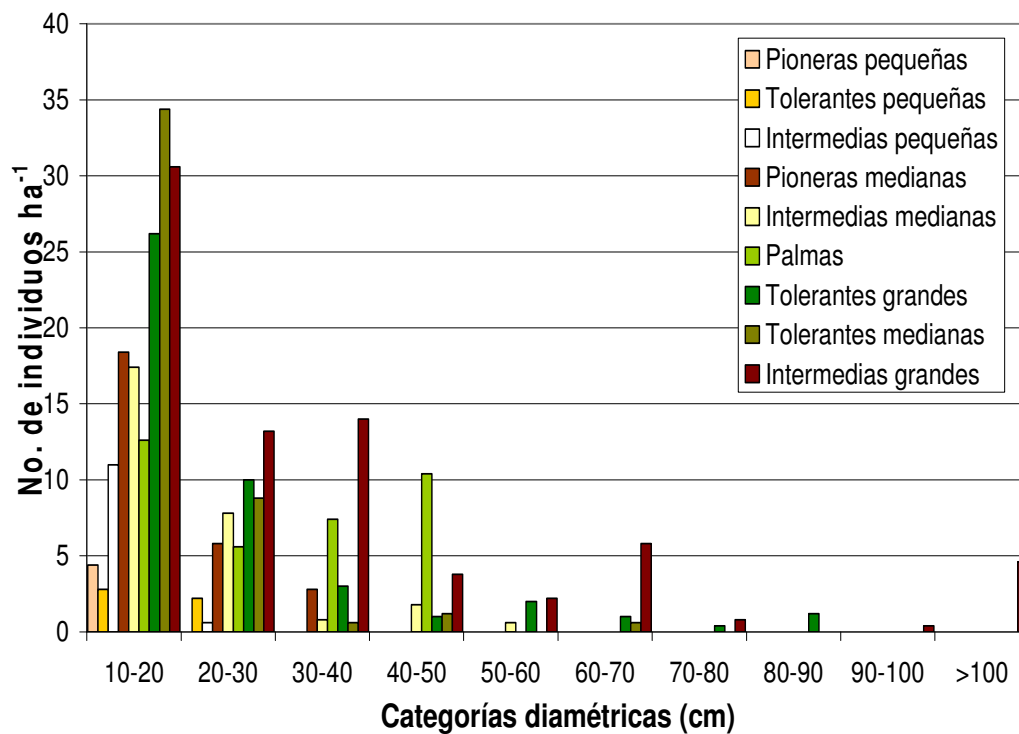


Figura 10. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en banco.

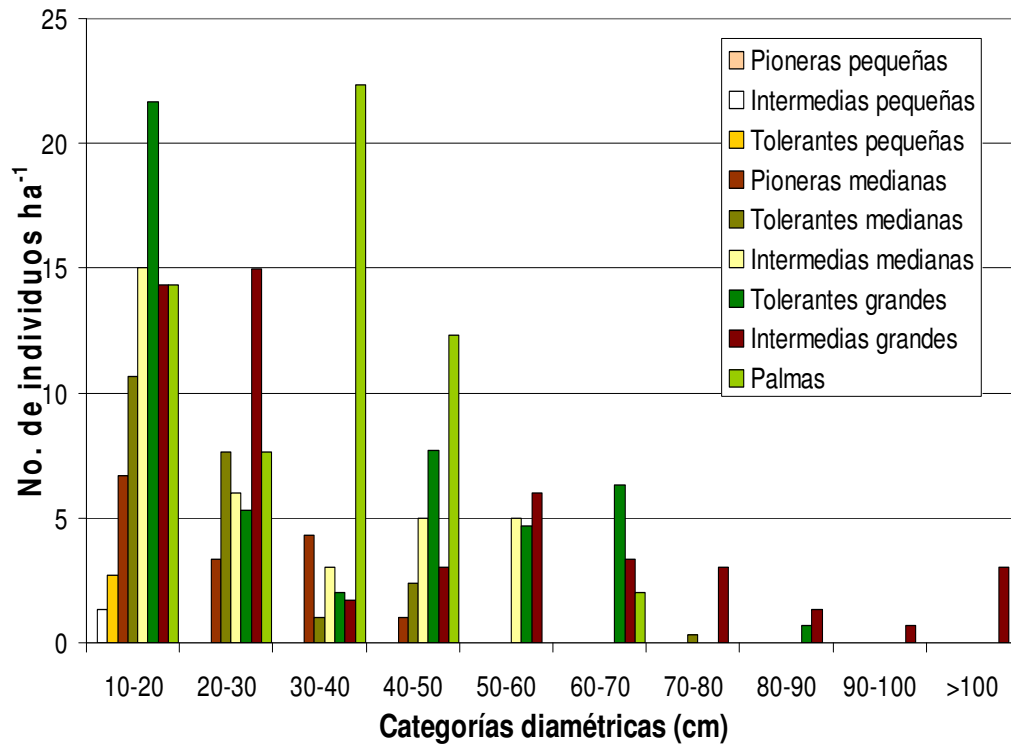


Figura 11. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en sub-banco.

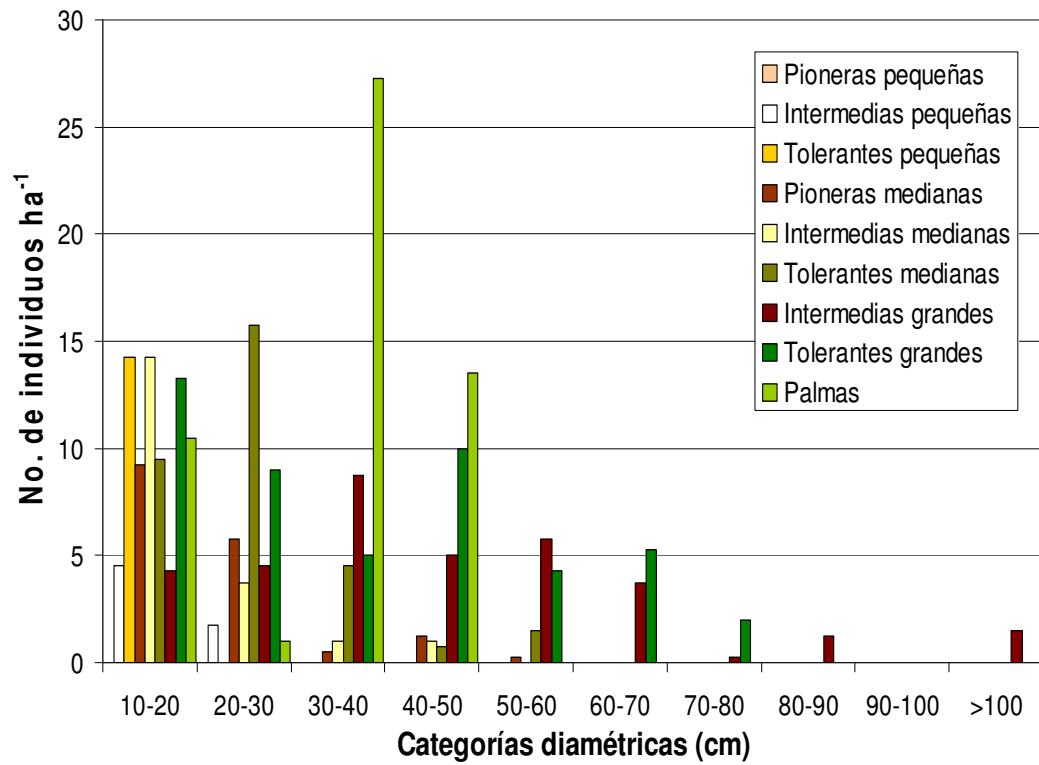


Figura 12. Distribución de los individuos pertenecientes a cada uno de los grupos funcionales por categoría diamétrica en bajo.

En lo que respecta a las tasas de crecimiento no se hallaron diferencias estadísticamente significativas ($F= 0,5375$, 2 g.l., $p= 0,5868$) para las posiciones fisiográficas. Para los diferentes grupos de especies se encontraron diferencias altamente significativas entre ellas ($F= 7,32$, 8 g.l., $p=1,13 \times 10^{-5}$). Al comparar las medias con la diferencia de Tukey se conformaron cuatro grupos 1) tolerantes medianas, tolerantes pequeñas y tolerantes intermedias pequeñas; 2) tolerantes intermedias medianas, tolerantes intermedias grandes y tolerantes grandes; 3) pioneras pequeñas y palmas; 4) pioneras medianas. Las palmas son las que presentan la mayor tasa de crecimiento, seguidas por las pioneras medianas y pequeñas (Figura 13). Si se compara la tasa del primer grupo con la de las tolerantes pequeñas, conseguimos que la diferencia coincide con lo reportado por Swaine (1994), citado por Baker *et al.* (2003a), para pioneras en un bosque semicaducifolio, donde observó tasas de crecimiento más del doble que las del grupo de las tolerantes a la sombra. Las pioneras tienen una velocidad de crecimiento mayor, ya que sus tasas de fotosíntesis y respiración son relativamente elevadas (Bonaf *et al.* 2000).

En la Figura 14 se muestran las tasas de crecimiento promedio para cada una de las categorías diamétricas, destaca que los mayores valores corresponden a las clases intermedias, lo que se corresponde con el comportamiento esperado. Esta situación se repite para los grupos funcionales por separado (Figuras 15, 16 y 17), con excepción de las tolerantes pequeñas.

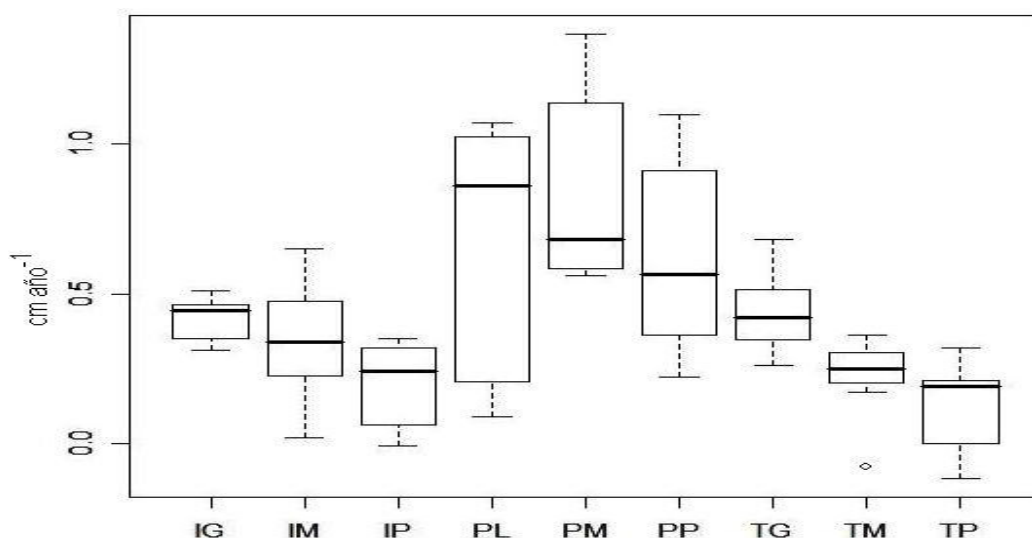


Figura 13. Crecimiento medio de cada uno de los grupos funcionales; en todas las posiciones fisiográficas.

IG: Tolerantes intermedias grandes, IM: Tolerantes intermedias medianas, IP: Tolerantes intermedias pequeñas, PL: Palmas, PM: Pioneras medianas, PP: Pioneras pequeñas, TG: Tolerantes grandes, TM: Tolerantes medianas, TP: Tolerantes pequeñas

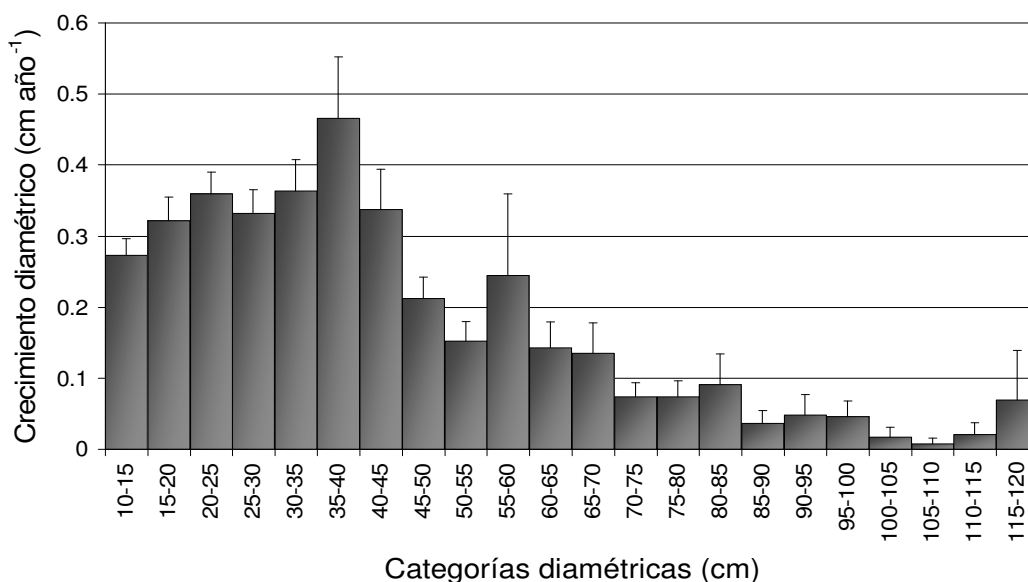


Figura 14. Crecimiento diamétrico por clases en todas las parcelas evaluadas en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, Venezuela. Las barras representan el error estándar.

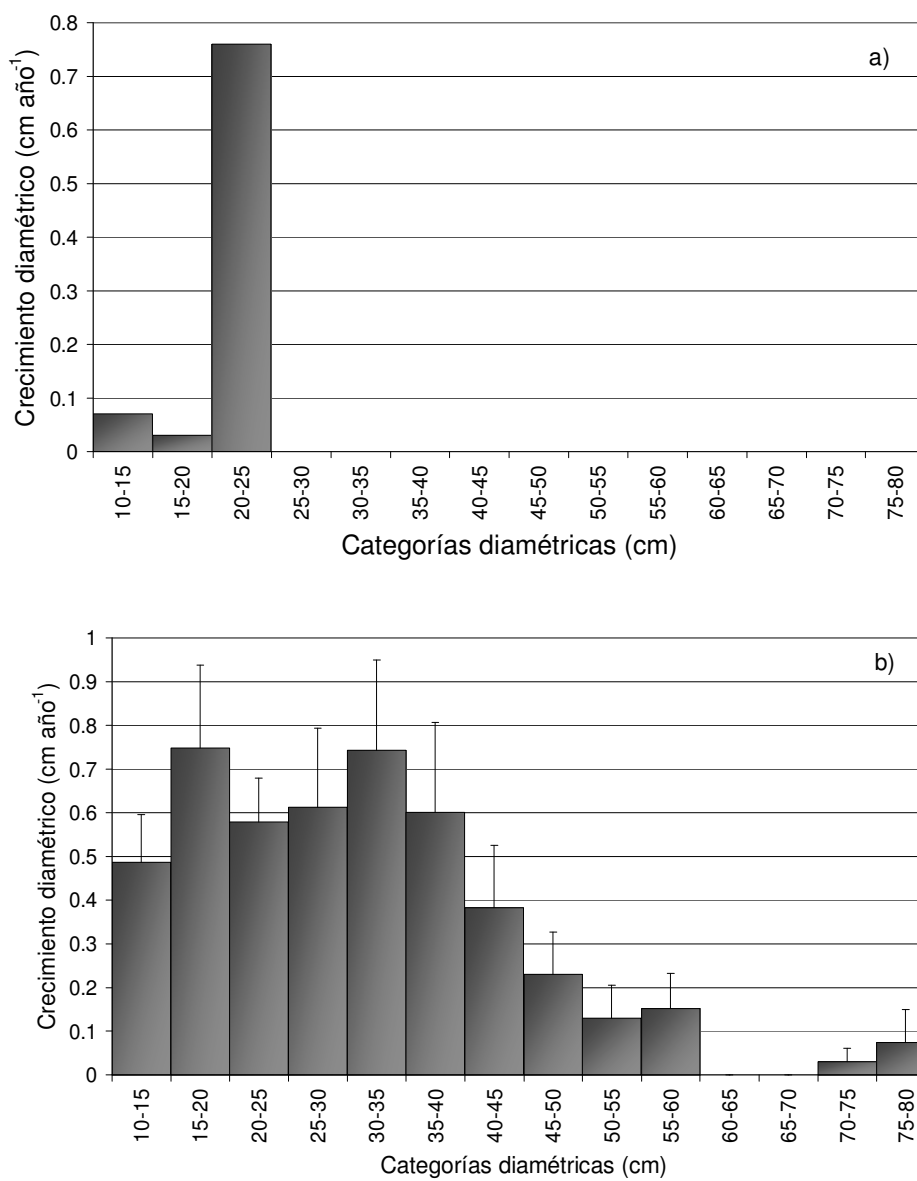


Figura 15. Crecimiento por clases diamétricas de los individuos pertenecientes al grupo de las pioneras a) pequeñas y b) medianas; en todas las posiciones fisiográficas.

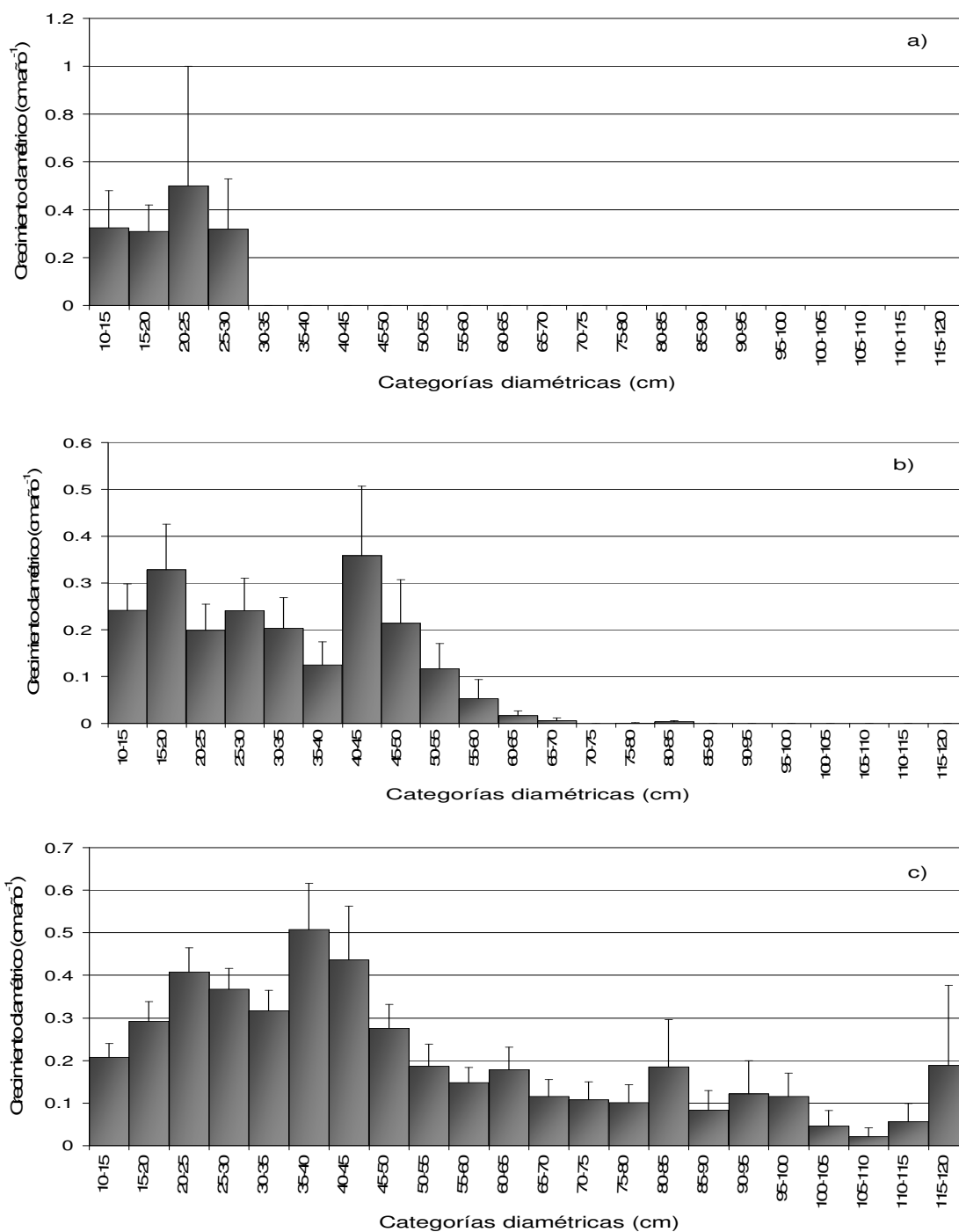


Figura 16. Crecimiento por clases diamétricas de los individuos pertenecientes al grupo de tolerantes intermedias a) pequeñas, b) medianas y c) grandes; en todas las posiciones fisiográficas.

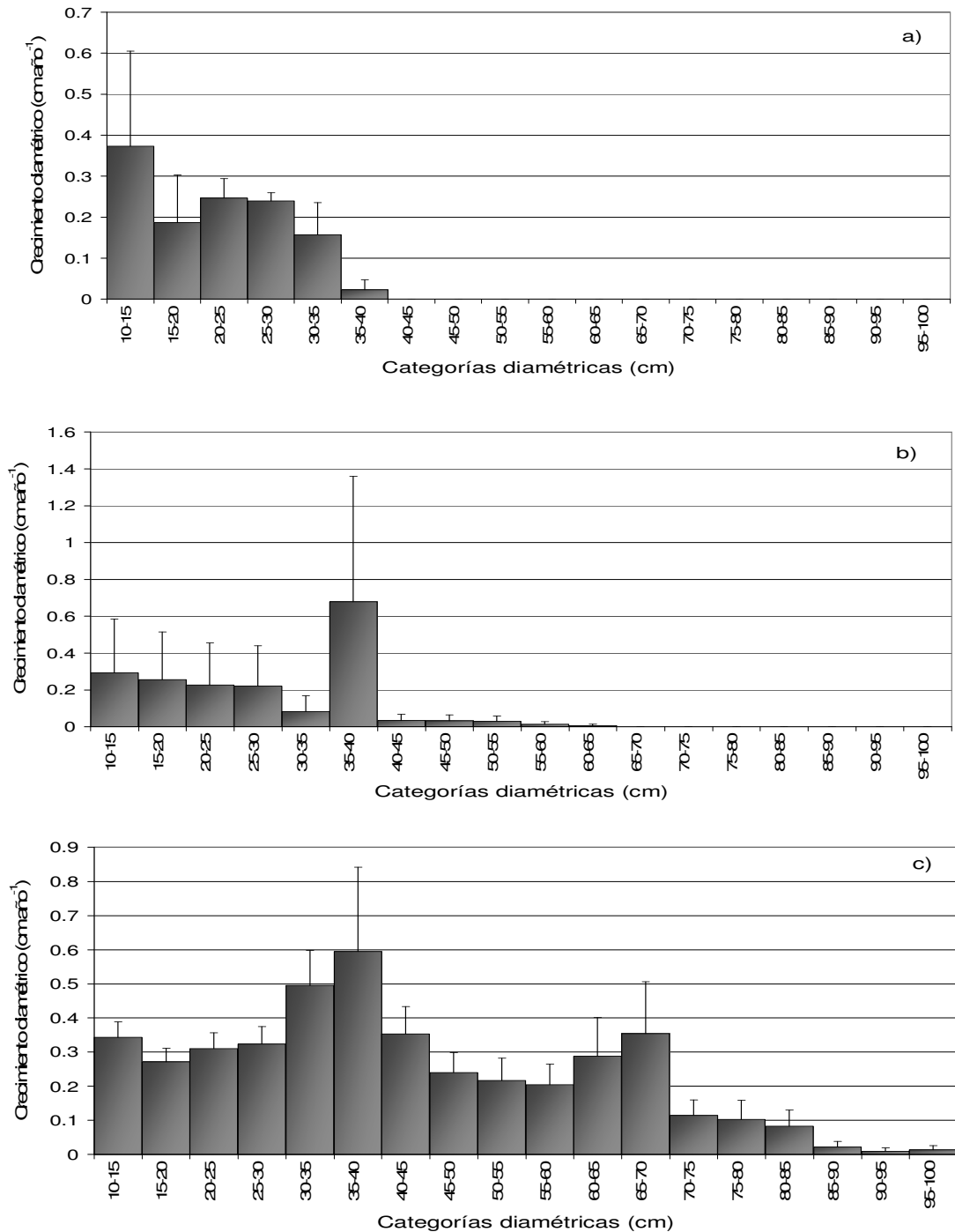


Figura 17. Crecimiento por clases diamétricas de los individuos pertenecientes al grupo de tolerantes a) pequeñas, b) medianas y c) grandes; en todas las posiciones fisiográficas.

Es importante resaltar que las tolerantes pequeñas reportan la menor tasa de crecimiento; esto puede ser consecuencia de las características propias de las especies de este grupo y a que la estructura superior del dosel es muy densa, lo que ocasiona poca entrada de luz y, en consecuencia, se tiene poca regeneración y baja tasa de crecimiento diamétrico. El crecimiento de los árboles sigue una tendencia general previsible con la edad. En bosques jóvenes, se acelera en la medida que los doseles se desarrollan; y disminuye substancialmente poco después de que el área foliar total del dosel es alcanzada (Binkley *et al.* 2002).

En general, los valores encontrados son similares a los encontrados por varios autores en la zona tropical. Por ejemplo, del Valle-Arango (1998) encontró, en los bosques de *guandal* en el Pacífico Sur colombiano, tasas de crecimiento promedio de 1,32 cm año⁻¹ para *Otoba gracilipes*, 0,44 cm año⁻¹ para *Eugenia* spp., 0,40 cm año⁻¹ para *Pithecellobium latifolium* y 0,24 cm año⁻¹ para *Swartzia amplifolia*. Asimismo, León-Peláez y Giraldo (2000) consiguieron incrementos medios del diámetro entre 0,12 y 0,21 cm año⁻¹ en robledales (*Quercus humboldtii*) localizados en Antioquia, Colombia.

En bosques secundarios y primarios en el bosque muy húmedo premontano en Puerto Rico, se obtuvieron valores de crecimiento medio anual para todas las especies del orden de 0,39 cm año⁻¹ a 0,42 cm año⁻¹ (del Valle 1981, citado por León Peláez y Giraldo 2000). En un estudio realizado al norte de Manaus, Brasil, da Silva *et al.* (2002) encontraron un incremento diamétrico medio anual de 0,16 ± 0,021 cm año⁻¹ con mínimo y máximo entre 0,048 y 1,141 cm. En La Selva, Costa Rica, Clark y Clark (1999) consiguieron valores de 0,5 -1,8 cm año⁻¹.

Denslow (1987) y Clark y Clark (1984) coinciden al afirmar que la mayoría de las especies de los bosques tropicales son en algún sentido dependientes de la apertura de claros, en la medida en que requieren para su crecimiento y reproducción de niveles lumínicos mejorados, y muestran respuestas positivas en crecimiento a la apertura del dosel. Esta característica explica las bajas tasas de crecimiento encontradas, puesto que este es un ecosistema forestal que no ha sido objeto de intervenciones recientemente, habiendo sido reportado que la última explotación se realizó en forma selectiva hace 50 años.

7.3.2. TASAS DE CRECIMIENTO PARA EL MODELO

Los resultados se presentan en las tablas 12 y 13, y las figuras 18 y 19 ilustran algunos casos. De los mismos se desprende que, en general, las tasas de crecimiento son mayores en la posición de bajío. Así mismo, y como es de esperarse, los mayores valores los muestran las pioneras, lo cual es característico de este grupo funcional, que tiene una velocidad de crecimiento mayor, ya que sus tasas de fotosíntesis y respiración son relativamente elevadas (Bonafant *et al.* 2000). Las tolerantes intermedias presenta valores intermedios, este grupo, como señala Martínez-Ramos (1985), corresponde a árboles que crecen favorecidos por los claros pequeños o con condiciones medias de luz, con tasas intermedias de crecimiento, menores a las máximas de las pioneras y mayores a las de las tolerantes.

Tabla 12. Tasas de crecimiento (G adimensionales) de las especies arbóreas de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo.

Especie	G	Especie	G
<i>Attalea butyracea</i>	7253	<i>Pachira quinata</i>	6588
<i>Brosimum alicastrum</i>	4609	<i>Pouteria reticulata</i>	3648
<i>Cecropia peltata</i>	7369	<i>Protium crenatum</i>	7067
<i>Coccoloba padiformis</i>	8320	<i>Sapium stylare</i>	7688
<i>Cordia thaisiana</i>	7075	<i>Spondias mombin</i>	5959
<i>Fissicalyx fendleri</i>	6510	<i>Syagrus sancona</i>	2665
<i>Inga oerstediana</i>	9048	<i>Terminalia amazonia</i>	3894
<i>Lonchocarpus pictus</i>	3679	<i>Zanthoxylumculantrillo</i>	3418
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	6544		

Tabla 13. Tasas de crecimiento (G adimensionales) de los grupos funcionales, conformados por las especies arbóreas restantes, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo.

Grupo	Banco	Subbanco	Bajío
Intermedias grandes	2950	3233	4850
Intermedias medianas	2921	7625	4625
Intermedias pequeñas	3420	2007	4650
Pioneras medianas de banco	6575	4852	12500
Pioneras pequeñas de banco	4800	-	4800
Tolerantes grandes	4498	7073	7089
Tolerantes medianas	1732	3057	2842
Tolerantes pequeñas	3243	1275	1811

Calibración de la Tasa de Crecimiento de *Inga oerstediana*

Hmax= 30 b3= 1 b2= -0.0253 G= 4140

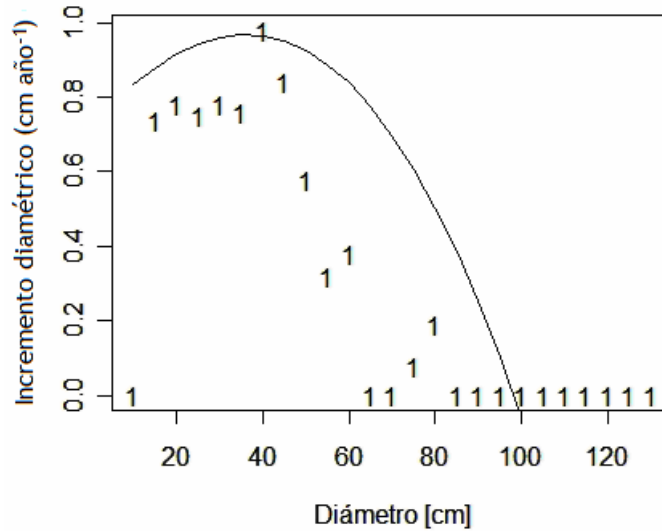


Figura 18. Curva de crecimiento de la especie *Inga oerstediana*, Unidad Experimental de la R.F. Caparo, Venezuela.

Calibración de la Tasa de Crecimiento de Tolerantes grandes - Subbanco

Sp= 15 Hmax= 30 b3= 1 b2= -0.0468 G= 7825

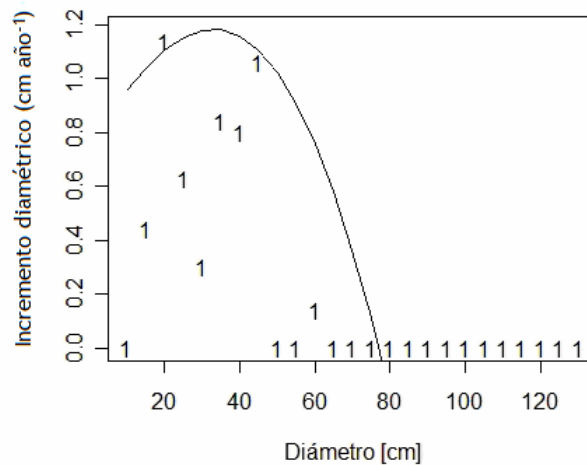


Figura 19. Curva de crecimiento del grupo funcional tolerantes grandes, en la posición fisiográfica sub-banco de la Unidad Experimental de la R.F. Caparo, Venezuela.

VIII. EL MODELO FACET

Existe una creciente necesidad de conocer la dinámica de los ecosistemas forestales; sin embargo, dada la gran longevidad del componente arbóreo se requeriría de varias generaciones humanas para hacer el seguimiento con un enfoque experimental. Los modelos de simulación han sido usados para responder dichas preguntas, desde la década de los 1970's se han desarrollado un gran número, principalmente para los bosques en la zona templada.

En esta región, los modelos de simulación han sido usados ampliamente, entre otros para predecir la dinámica de los bosques, (e.g. Hartshorn 1975, Hamilton 1990, Vanclay 1995), para estudiar el funcionamiento del bosque como sistema (Botkin 1993), evaluar el manejo forestal (Howard y Valero 1992) y cambios clima-vegetación (Shugart y Smith 1992). No obstante, en los bosques neotropicales han sido poco aplicados (cf. Acevedo 1981, Doyle 1981, Fernández-Grey 1995, Ramírez 1995, Ramírez *et al.* 2006, Delgado 2000). Esta relativa escasez puede explicarse entre otras razones por: a) en los bosques tropicales son pocos los registros de datos de crecimiento y otras variables que permitan la calibración de modelos; y b) estos ecosistemas son mucho más complejos y diversos que los templados (Liu y Ashton 1995).

Esta complejidad se manifiesta en una gran abundancia de plantas, las cuales son muy diversas, tanto en términos de número de especies arbóreas, como en su biología funcional; presentando muchas diferencias tanto en forma de crecimiento como en requerimientos de radiación solar y patrones de reproducción (Swaine y Whitmore 1988, Field y Vásquez-Yanes 1993). En estas condiciones los “modelos de base individual” y “modelos de

claros” parecieran ser los más indicados para estudiar y predecir la dinámica forestal.

Para simplificar el proceso de simulación, Acevedo *et al.* (1996) recomiendan agrupar las especies con un criterio adecuado. Considerando el *continuum* de respuesta de las especies arbóreas a la luz, durante años se han reconocido al menos tres "temperamentos": demandantes de luz (heliófilas - pioneras), tolerancia media (nómadas) y tolerancia alta (esciófilas - tolerantes) (Swaine y Whitmore 1988, Martínez-Ramos 1985).

Por otra parte, en contraste con la situación típica en los trópicos, donde prácticamente no existe información, en Venezuela contamos con la serie de parcelas permanentes establecidas y monitoreadas por el Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal de la Universidad de Los Andes, que fue mencionada en el Capítulo 2.

Los modelos de claros han sido usados para describir sistemas ecológicos y procesos de la dinámica forestal en períodos largos de tiempo (Shugart 1984). FACET es una extensión del modelo de claros ZELIG. El presente trabajo tiene como objetivo parametrizar el modelo FACET para un bosque de los llanos occidentales venezolanos, en la Unidad Experimental de la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas.

8.1. MODELOS DE CLAROS

El primer modelo de claros fue desarrollado por Botkin *et al.* (1972), el cual fue titulado JABOWA, que luego fue modificado y recibió el nombre de FORET (Shugart y West 1977a). A partir de ellos han surgido diferentes variaciones desarrolladas para casos particulares.

Estos modelos requieren de información específica acerca de las características de las especies individuales y también de las condiciones del sitio. El tamaño de la parcela es definido por la zona de influencia de un árbol dominante del dosel, o por el claro que este deja al morir. La parcela es considerada horizontalmente homogénea y verticalmente heterogénea, ya que la utilización de la luz solar resulta diferente para cada especie, por ejemplo, los árboles más pequeños reciben menos radiación solar debido a la intercepción por las copas de los árboles más altos.

Los modelos de claros tienen una estructura adecuada para simular los procesos demográficos de regeneración, crecimiento y mortalidad. Eso se hace a partir de la optimización de las condiciones que influyen en un resultado potencialmente esperado. El ambiente se define en términos de radiación solar, humedad, fertilidad del suelo y temperatura. Entre estas variables se da énfasis a la disponibilidad de radiación solar (Urban y Shugart 1992).

Los modelos de claros simulan los bosques calculando establecimiento, crecimiento diamétrico y mortalidad de árboles individuales sobre una parcela pequeña (celda), escalada al tamaño de la zona de influencia de un árbol del dosel dominante. La demografía arbórea es ajustada a las condiciones de sequía, estrés por nutrientes, bajas temperaturas o sombreado (Acevedo *et al.* 2001a). El área de celda se transforma en claro cuando el árbol muere o es explotado. Estos claros son colonizados por nuevos árboles, aprovechando el nuevo microambiente, especialmente la mayor disponibilidad de luz. El bosque es simulado como un conjunto de celdas.

MODELO FACET

El modelo FACET es una extensión del modelo de claros ZELIG, diseñado para simular un sitio como una red o rejilla de celdas del tamaño de un árbol a cualquier elevación o posición topográfica (pendiente, aspecto). Cada celda corresponde a una parcela convencional de un modelo de claros. Esa red o rejilla puede sustentarse en un mapa de elevación y 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 solar). Las aplicaciones típicas simulan rejillas desde 10 x 10 a 50 x 50 celdas, correspondiendo a rodales de ~1-20 ha. FACET es llamado así porque las variables climáticas 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) pueden ser ajustados internamente por elevación y topografía usando gradientes altitudinales de precipitación y temperatura estimadas con base a datos locales o regionales. La radiación es predicha por un sub-modelo o ajustada a partir de datos empíricos. FACET requiere como datos de entrada la latitud, temperatura media mensual mínima y máxima, la precipitación mensual (promedio y desviación estándar) y la variabilidad interanual (desviación estándar) (Cosby *et al.* 1984 citados por Urban y Miller 1996, Urban *et al.* 2000) y cambios altitudinales de estas dos últimas (Acevedo *et al.* 2001 b).

La fertilidad del suelo es aproximada por valores de productividad del sitio (máximo incremento de biomasa maderable anual) inferidos de datos

regionales. Como entrada el modelo requiere fertilidad del suelo y número de capas; espesor, capacidad de campo y punto de marchitez permanente para cada capa del suelo.

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

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

FACET tiene cinco submodelos conceptuales (Figura 20), los cuales tienden a comportarse con reacciones positivas o negativas en el modelo. Por

ejemplo, con el desarrollo del dosel se incrementa el sombreado y se retarda el crecimiento (una reacción negativa). Por contraste, el desarrollo de dosel aumenta la cantidad de hojarasca lo que incrementa la mineralización del N, con un incremento del crecimiento del bosque (una reacción positiva). Los submodelos son acoplados por relaciones físicas y por características de la historia de vida de las especies arbóreas. En la versión utilizada para esta tesis no se incluye la mineralización.

DEMOGRAFÍA DE LOS ÁRBOLES

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

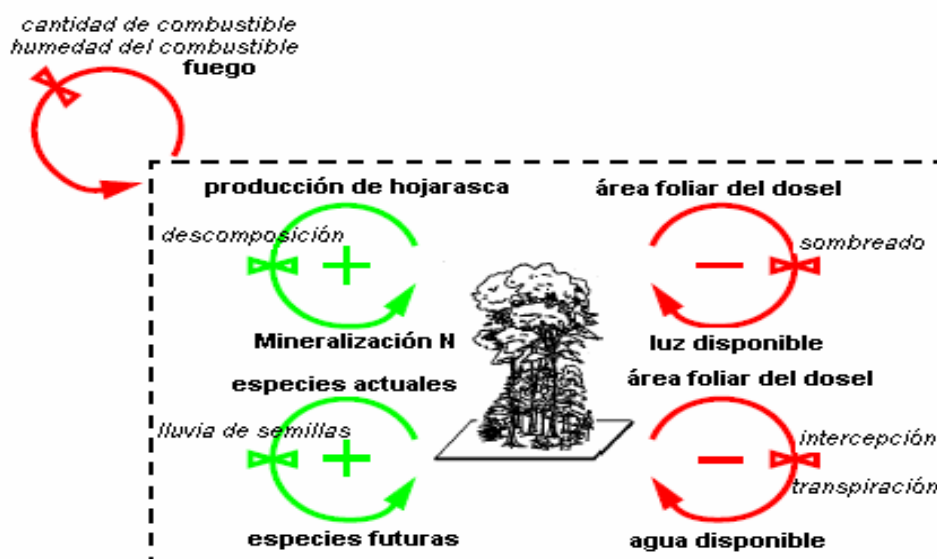


Figura 20. Esquema de los submodelos e intercambios a nivel de sistema implementados en el modelo FACET. Fuente: Urban *et al.* (1999)

ESTABLECIMIENTO: el establecimiento de plántula es marcado fuertemente por la disponibilidad de luz a nivel del suelo y el estado hídrico de la capa superficial del suelo. Cada especie tiene una tasa máxima de establecimiento y en cada año de simulación las especies son filtradas por multiplicadores de luz, temperatura y humedad del suelo que reducen la tasa óptima. El resultado de ese filtrado es plantado y seguido por un número de años hasta que las plántulas son elegibles para ser establecidas como árboles (Urban *et al.* 1999).

CRECIMIENTO: el crecimiento de los árboles es simulado usando una ecuación diferencial que predice el incremento diamétrico anual esperado para un individuo de un diámetro y especie dada, bajo condiciones óptimas. Ese crecimiento óptimo es reducido usando funciones de respuesta ambiental con parámetros estimados de datos de campo (Acevedo *et al.* 2001a).

Esos parámetros son rasgos específicos de historia de vida (e.g. tasa de crecimiento, tolerancia a la sombra; Minore 1979 citado por Acevedo *et al.* 2001a) o relaciones alométricas (e.g., Means *et al.* 1994, Garman *et al.* 1992 citados por Acevedo *et al.* 2001a). Incluyen edad máxima, diámetro máximo (D); altura máxima, tasa de crecimiento relativas, grados días de crecimiento mínimo y máximo, tolerancias a la sombra, sequía y requerimientos de nutrientes (Acevedo *et al.* 2001a).

Los árboles bajo sombra natural muestran un crecimiento más lento. El sombreado es modelado integrando una función de respuesta a la sombra con un dosel arbóreo, usando el régimen de luz, computado como fue descrito antes. La humedad del suelo afecta el crecimiento haciéndolo más lento de acuerdo con un índice de días secos máximo específico para cada especie (Urban *et al.* 1999).

La respuesta a nutrientes es simulada con base en la relación de suministro sobre demanda de N para la parcela. Si el suministro es adecuado los árboles no son restringidos, si la situación es inversa, el crecimiento es reducido. La respuesta a la temperatura en este modelo asume que existe una temperatura fría a la cual la respuesta de la especie es baja por razones fisiológicas y el efecto de la temperatura alta es expresado en gran parte por su efecto en el equilibrio hídrico, enmascarando algún efecto directo en la fisiología de árbol (Urban *et al.* 1999).

Los factores ambientales interactúan para restringir el crecimiento. El modelo asume interacción entre restricciones sobre y debajo del suelo, pero que la humedad del mismo y nutrientes están tan fuertemente interrelacionados que son inseparables para los propósitos del modelo. De manera que la restricción total es el producto de la temperatura, luz y factores bajo el suelo (humedad o nutrientes) (Urban *et al.* 1999).

MORTALIDAD: Hay una tasa de línea base baja de mortalidad puramente estocástica que se estima de la longevidad esperada de la especie; esta probabilidad anual es independiente de la edad y tamaño. Una segunda causa es la falta del vigor, que se invoca cuando un árbol falla en lograr un umbral mínimo de crecimiento por más de dos años sucesivos. Los árboles de cualquier tamaño pueden ser objeto de estrés crónico por sequía en sitios extremos, o en sequías aguda en cualquier sitio en un año extremo. Los efectos de la temperatura son en gran parte crónicos antes que agudos, y son una limitante dominante sólo en el extremo "frío" del rango de una especie (Urban *et al.* 1999).

8.2. CAMBIOS EN EL MODELO PARA SIMULAR ANEGAMIENTO

El modelo FACET no consideraba estrés por anegamiento, lo cual representa una debilidad en la representación de la dinámica hídrica en los suelos de los llanos occidentales venezolanos, que pasan una parte del año en condición de inundación.

Hay algunas áreas donde es de interés la respuesta de las especies a saturación del suelo. Algunas especies son menos tolerantes que otras a exceso de humedad en el suelo o suelo inundado. Por ello se ha desarrollado una nueva respuesta de las especies para contabilizar este rango de tolerancia (Acevedo 2006).

Para construir una función de respuesta fue necesario desarrollar un factor de exceso de agua en el suelo que fue programado en la dinámica hídrica en el suelo de FACET. Este factor está basado en la misma lógica del factor de sequía de ZELIG V. FACET 2.4, el cual es calculado como número de días en que la humedad del suelo está en el punto de marchitez dividida por el número total de días de la estación de crecimiento. De donde, para la respuesta de las especies al exceso de agua en FACET, se ha usado una proporción de días húmedos en el suelo durante la estación de crecimiento. Estos son definidos como aquellos días cuando el agua en el suelo está a saturación (Acevedo 2006).

Para la misma precipitación, la humedad del suelo puede variar a través del paisaje o área de estudio debido a la posición topográfica. Por ejemplo, el suelo de un rodal localizado a bajas elevaciones y terreno plano puede tener más humedad que un rodal a mayores elevaciones o un terreno escarpado (inclinado). Así, un factor importante es la cantidad de flujo recibido de otras áreas del paisaje (Acevedo 2006).

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

Las condiciones de entrada son agregadas al archivo de entrada ENT para representar el agua de lluvia que escurre hacia una parcela en posiciones bajas de las áreas circundantes.

8.3. DINÁMICA DE AGUA EN EL SUELO EN FACET: FACTOR SEQUÍA Y FACTOR SATURACIÓN

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

$$q_{on} = \frac{Q_{on}}{n_c} = \frac{r \times (C/100) \times A_c \times n_c \times \sqrt{A_p}}{n_c} \quad (1)$$

Donde:

Q_{on} cantidad adicional de agua
 r : precipitación
 C coeficiente de escorrentía
 A_c : área de captación
 n_c : número de celdas
 A_p : área de la parcela

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

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

Donde:

ri contabiliza la intercepción.

Esta entrada de agua se infiltra en el suelo cada día a una tasa que depende del tipo de suelo y la cantidad de agua de ese día en el suelo. La tasa de infiltración es acompañada con una nueva función de escorrentía en la rutina existente en el código de FACET. Una vez que el suelo se satura, el agua restante escurre y llega a ser caudal para la parcela aguas abajo. Este caudal de agua se añade a la cantidad no-interceptada de la lluvia para la parcela, y una porción de este total puede infiltrarse; el restante se hace escorrentía y, por lo tanto, caudal adicional para la próxima parcela aguas abajo. El proceso se repite hasta la escorrentía en la última fila, convirtiéndose en la escorrentía total de la columna (Figura 21) (Acevedo 2006).

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

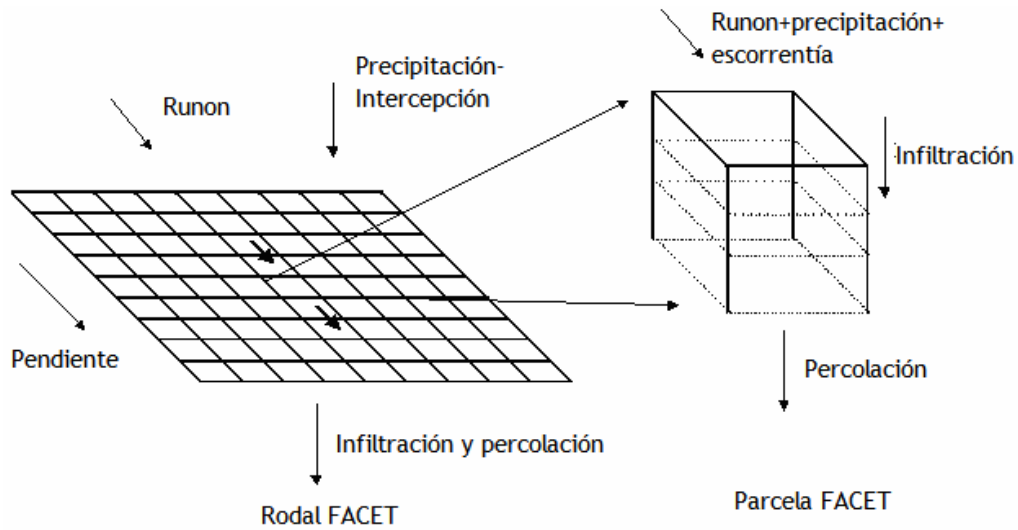


Figura 21. Infiltración y percolación. Fuente: Acevedo 2006.

La nueva tasa de infiltración en FACET usa dos nuevos parámetros en el suelo: tasa de infiltración seca l_d y tasa de infiltración en suelo húmedo l_w . Ellos son leídos del archivo de entrada SITIO como l_{di} y l_{wi} y dadas en cm/hr. Estos son ingresados luego a la fracción de flujo rápido. Ver Figura 22.

En el código son convertidos a las unidades de dinámica de agua en el suelo en FACET multiplicando por 24. La tasa de infiltración real es decidida con base en el déficit. Este es calculado para cada nivel como la diferencia entre capacidad de campo y contenido de humedad. El déficit de la columna de suelo total es calculado sumándolos todos. Si el acumulado es cero ($D_w=0$) entonces todas las capas de suelo están a capacidad de campo y la infiltración se coloca igual a la saturación o tasa de infiltración húmedo $l=l_w$. Para déficit diferente de cero ($D_w > 0$) la tasa de infiltración alcanza la máxima dada por la tasa de infiltración en suelo seco l_d cuando el déficit mas la l_w excede la l_d de otro modo la tasa de infiltración incrementa con el déficit (Acevedo 2006).

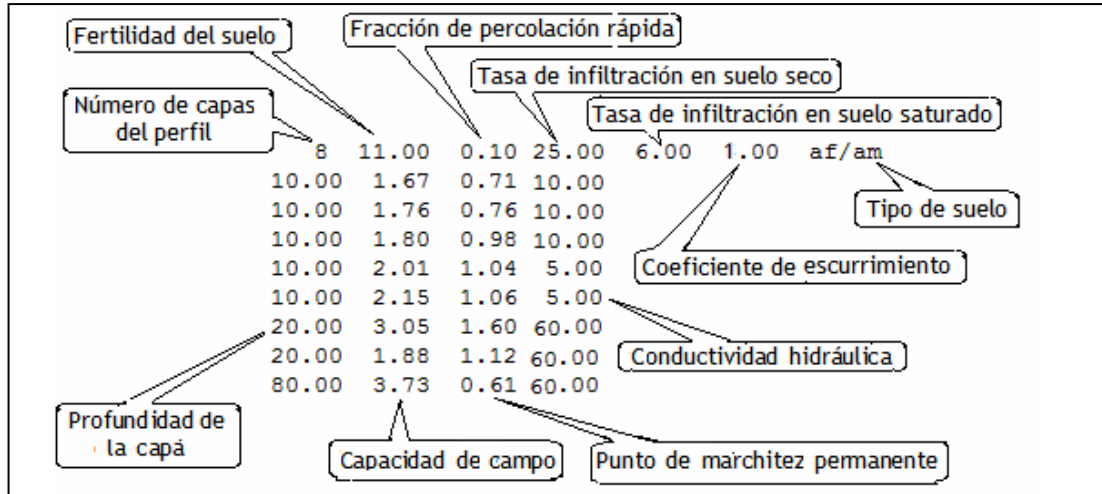


Figura 22. Tasas de infiltración agregadas a los parámetros de suelo. Fuente: Acevedo 2006.

8.4. RESPUESTA DE LAS ESPECIES A DÍAS SECOS Y ANEGADOS

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

$$\begin{aligned}
 Md &= \exp\left(\frac{-2dd}{ddt} / ddt\right)^2 / 2 \\
 Mw &= \exp\left(\frac{-2dw}{dwt} / dwt\right)^2 / 2
 \end{aligned}
 \tag{3}$$

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

En la Figura 23 se puede observar el multiplicador de la tasa de crecimiento para las especies de la U.E. Caparo, con valores de tolerancia a suelo seco (DD) que van desde 0,10 para las intolerantes a la sequía y 0,4 para las tolerantes. La Figura 24 muestra el multiplicador de la tasa de crecimiento con valores de tolerancia a días con suelo saturado (WD) entre 0,10 para una intolerante a días saturados y 0,95 para una tolerante.

La respuesta puede verse en la Figura 25 para las posiciones fisiográficas banco, sub-banco y bajío, para algunas especies. Para el banco la simulación se realizó para un terreno con pendiente=1%, acumulación de flujo=0 celdas, porcentaje de escorrentía C=0,1%. Para sub-banco el terreno tiene una pendiente=0,3%, acumulación de flujo de 0 celdas, porcentaje de escorrentía C=0,1%. Para bajío el terreno tiene una pendiente=0,1%, acumulación de flujo de 2 celdas, porcentaje de escorrentía C=0,1%. En esta figura se compara el agua en el suelo simulado vs. observado para todas las posiciones (banco, sub-banco y bajío) simultáneamente, así como la relación entre DD, WD y la respuesta de cada especie, tanto para plántulas como para árboles.

8.5. CALIBRACIÓN DEL MODELO

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

Archivo ENT: Contiene los valores de entrada del modelo que incluyen los nombres de los archivos de entrada, la posición fisiográfica, elevación (m), pendiente (%), aspecto en grados, tipo de suelo, acumulación de flujo (# celdas), tamaño de celda (m), coeficiente de escorrentía (%), área de la parcelas (m²), altura del dosel (m), precipitación anual (cm), daño por huracán (no usado para Caparo) (Figura 26).

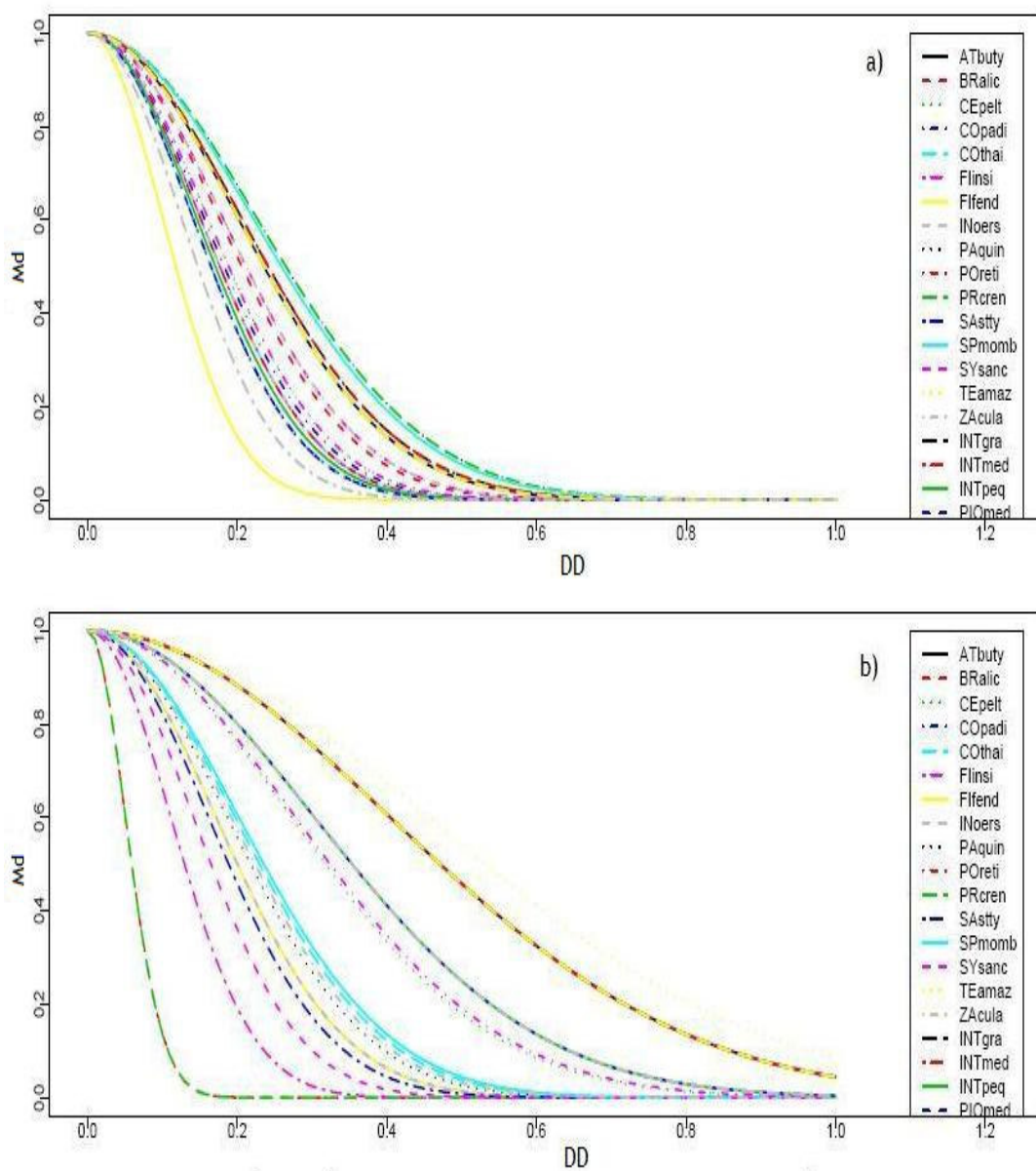


Figura 23. Respuesta de especies arbóreas a días con suelo seco, DD es la proporción de días con suelo seco y $smfd$ el multiplicador para la respuesta de las especies a días secos, a) para plántulas y b) árboles

ATbuty: *Attalea butyracea*, BRalic: *Brosimum alicastrum*, CEpelt: *Cecropia peltata*, COPadi: *Coccoloba padiformis*, COthai: *Cordia thaisiana*, Flinsi: *Ficus insipida*, Flfend: *Fissicalyx fendleri*, Inoers: *Inga oerstediana*, PAquin: *Pachira quinata*, POreti: *Pouteria reticulata*, PRcren: *Protium crenatum*, SAstty: *Sapium stylare*, SPmomb: *Spondias mombin*, SYsanc: *Syagrus sancona*, TEamaz: *Terminalia amazonia*, ZAcula: *Zanthoxylum culantrillo*, INTgra: Intermedias grandes, INTmed: Intermedias medianas, INTpeq: Intermedias pequeñas, PIOmed: Pioneras medianas.

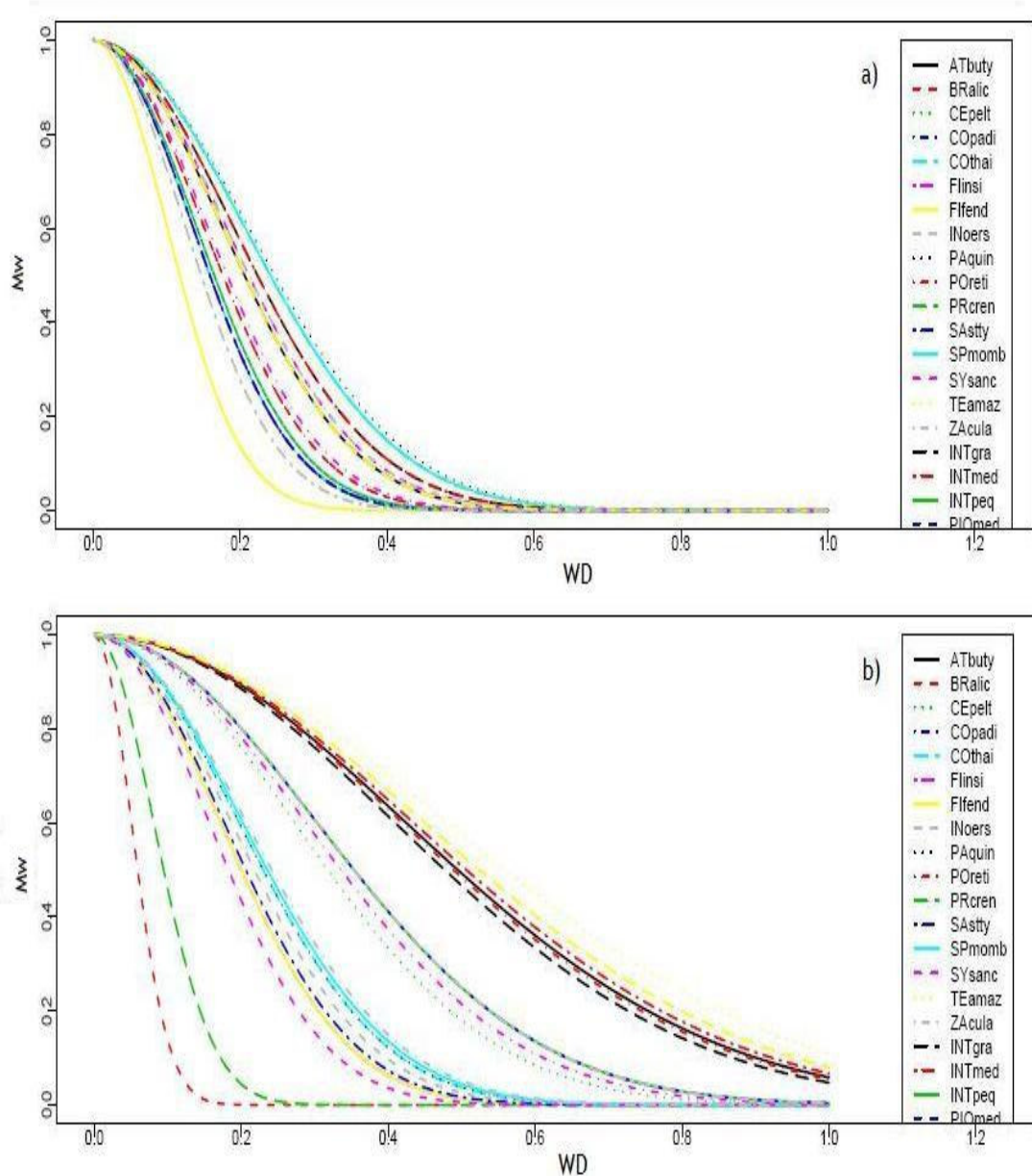


Figura 24. Respuesta de especies arbóreas a días con suelo saturado, WD es la proporción de días con suelo saturado y $smfw$ el multiplicador para la respuesta de las especies a días saturados, a) para plántulas y b) árboles

ATbuty: *Attalea butyracea*, BRalic: *Brosimum alicastrum*, CEpelt: *Cecropia peltata*, COPadi: *Coccoloba padiformis*, COthai: *Cordia thaisiana*, Flinsi: *Ficus insipida*, Flfend: *Fissicalyx fendleri*, INoers: *Inga oerstediana*, PAquin: *Pachira quinata*, POreti: *Pouteria reticulata*, PRcren: *Protium crenatum*, SASsty: *Sapium stylare*, SPMomb: *Spondias mombin*, SYSanc: *Syagrus sancona*, TEamaz: *Terminalia amazonia*, ZAcula: *Zanthoxylum culantrillo*, INTgra: Intermedias grandes, INTmed: Intermedias medianas, INTpeq: Intermedias pequeñas, PIOMed: Pioneras medianas.

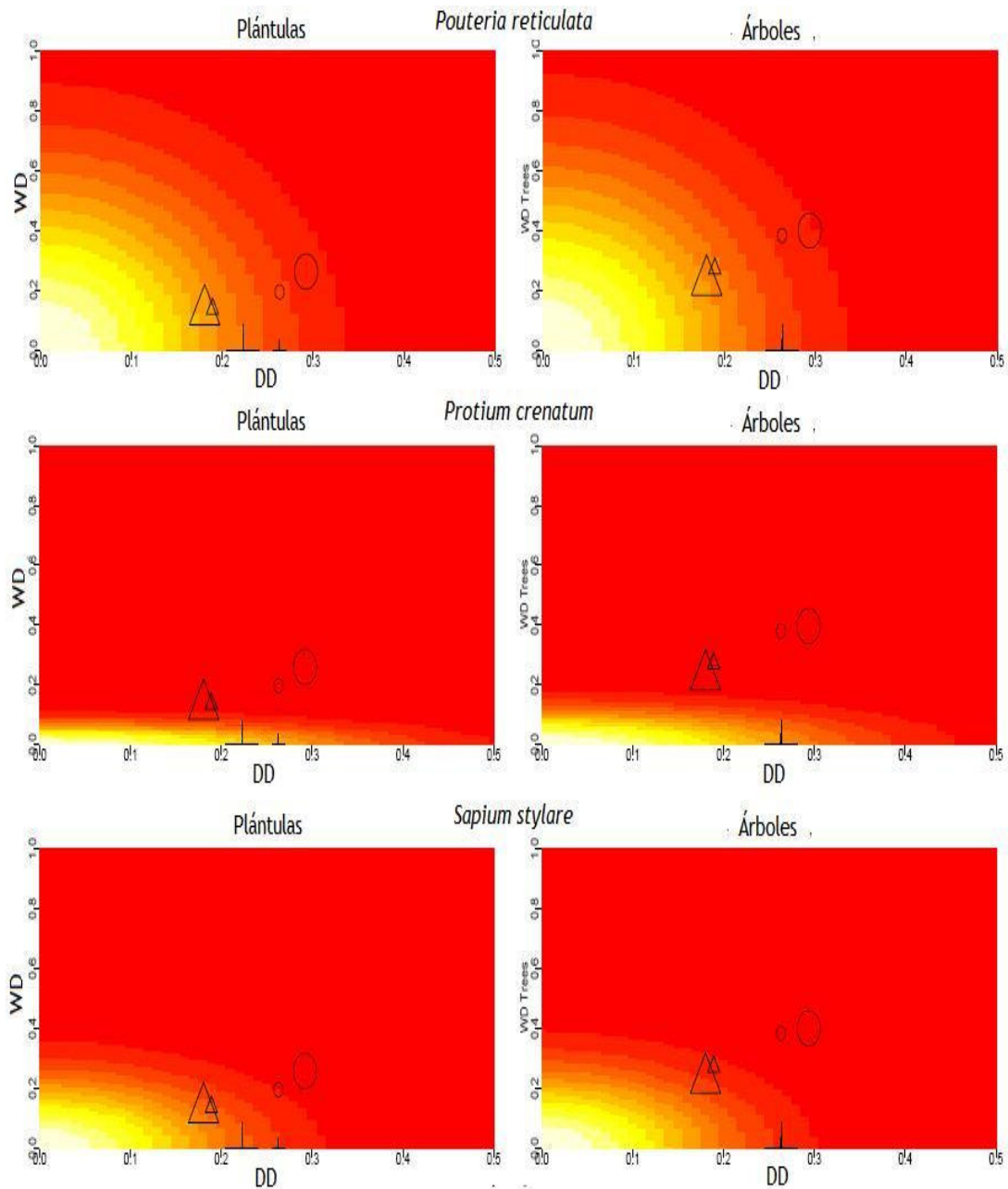


Figura 25. Planos de respuesta de especies arbóreas a días secos y saturados, DD: días secos y WD: días con suelo saturado.

Se representa la cantidad de días de suelo seco y de suelo saturado promedio de los 500 años de simulación (marcador grande) y el promedio observado (marcador pequeño) según datos de tensiómetro de Franco (1982). Las cruces (se ven como barras) son para banco, los triángulos para sub-banco y los círculos para bajo. El área amarilla corresponde a áreas del plano DD -WD donde la especie crece mejor, así pues la relación de la posición del marcador en el plano con respecto al área amarilla indica la viabilidad de esa especie en esas condiciones, tanto para plántulas como para árboles.

Control	Nombre del archivo control
sitecap.cti	Nombre del archivo de entrada sitio
sppcap.cti	Nombre del archivo de entrada especies
moscap.cti	Nombre del archivo de entrada mosaic
inicap.cti	Nombre del archivo de entrada inicial
banco	Nombre de la posición fisiográfica
140	elevación (m)
1	pendiente en %
90	aspecto en grados
1	tipo de suelo
0	Acumulación de flujo (# celdas)
30	tamaño de celda (m)
0.1	Coefficiente de escorrentía (%)
400	Área de la parcelas (m ²)
45	Altura del dosel (m)
175	Precipitación anual (cm)
1	Daño por huracán (no usado para Caparo)
0	Switch para la generación de número aleatorio para semilla
0	Switch para no calibración

FIGURA 26. EJEMPLO DE ARCHIVO DE ENTRADA ENT.

Archivo CONTROL: En este el usuario especifica las opciones para la simulación, incluyendo modo de las corridas (interacción con los otros individuos en lo relativo a sombreado), dimensiones de las celdas (cantidad de columnas y filas), años de simulación e intervalo de los archivos de salida. El modelo se ejecutó en modo interactivo entre celdas, partiendo de suelo desnudo, con una matriz de 10 x 10 m y un período de simulación de 210 años, intentando reconstruir las condiciones actuales, correspondientes a un bosque no explotado (Figura 27).

Archivo SITIO: Contiene los parámetros del mismo, incluye la localidad, datos de suelo y clima (Figura 28). 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, fertilidad tasa de percolación rápida (cm hora⁻¹), tasa de infiltración en suelo seco (cm hora⁻¹), tasa de infiltración en suelo saturado (cm hora⁻¹),

coeficiente de escurrimiento y tipo de suelo. 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 ($\text{Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y toma valores desde <5 a 25 (fertilidad ilimitada). El archivo también contiene información sobre temperatura y precipitación mensual y su desviación estándar interanual. Además incluye valores de radiación solar, y temperatura máxima y mínima del mes más cálido.

Landscape Facet Caparo	
1	* MODE
0	* INDATA
10	* NROWS
10	* NCOLS
210	* NYRS
20	* IPRT
999	* IPCH
1	* ITRX
999	* ILAI
100	* ILOG
1	* IDEN
1	* ITOT

Figura 27. Especificaciones del Archivo control usado en la ejecución del modelo FACET

MODE: modo de ejecución (interactivo o no), 1 significa que los individuos dan sombra a sus vecinos y son sombreados por estos

INDATA: se tienen dos opciones: 0: La simulación se inicia con terreno desnudo y genera un archivo de salida que puede ser usado con la opción 1; 1: La simulación se inicia de acuerdo con unas condiciones iniciales especificadas por el usuario.

NROWS y NCOLS: son las dimensiones de la matriz o grilla.

NYRS: número de años a simular

IPRT: intervalo para el archivo de salida z.print

IPCH: intervalo para el archivo de salida z.punch

ITRX: intervalo para el archivo de salida z.tracer

ILAI: intervalo para el archivo de salida z.lai

ILOG: intervalo para el archivo de salida z.log

IDEN: intervalo para el archivo de salida z.density

ITOT: intervalo para el archivo de salida z.total

MODELO DE DINÁMICA DE BOSQUES TROPICALES ESTACIONALES EN LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

U.E. Caparo	* Localidad											
7.4	70.7	* Latitud, Longitud										
7	* Número de tipos de suelo											
8	14.00	0.10	25.00	0.00	1.00	aF/am	número de niveles en el perfil, fertilidad, tasa de percolación rápida tasa de infiltración en suelo seco tasa de infiltración en suelo saturado coeficiente de escurrimiento tipo de suelo.					
10.00	1.67	0.71	10.00									
. . .												
. . .												
10	9.00	0.10	12.00	3.00	1.00	F/am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	4.15	1.77	5.00									
.												
.												
9	14.00	0.10	12.00	0.00	1.00	FA/F-am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	3.52	1.43	5.00									
.												
.												
10	9.50	0.10	0.40	0.10	1.00	FA/F-am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	3.34	1.53	1.00									
.												
.												
7	15.00	0.00	0.40	0.00	1.00	A/am	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	4.00	2.38	40.00									
.												
.												
9	9.50	0.10	5.00	1.00	1.00	aF/FA	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	1.58	0.57	30.00									
.												
.												
9	9.50	0.10	0.40	0.10	1.00	F/FA	profundidad, capacidad de campo, punto de marchitez, conductividad hidráulica para cada capa					
10.00	2.18	0.73	3.00									
.												
.												
140.00												
18.1	18.6	21.1	20.0	20.9	19.1	20.1	19.2	19.3	21.5	20.3	17.6	* Temperatura mínima media por mes
34.0	35.5	34.4	34.3	30.7	31.0	29.5	31.9	31.9	33.2	33.4	32.8	* Temperatura máxima media por mes
0.3	0.3	0.2	0.8	0.4	0.6	0.1	0.3	0.1	0.2	0.2	1.1	* Desviación estándar de la temperatura
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	* Sesgo de la temperatura
1.1	1.0	3.8	11.5	18.3	27.6	26.2	20.7	20.7	19.8	12.1	3.5	* Precipitación en cm
1.3	1.2	4.4	8.4	8.5	11.1	6.4	8.0	6.7	7.3	5.1	3.0	* Desviación estándar de la precipitación
5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	* Cambio altitudinal de la temperatura mínima
5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	* Cambio altitudinal de la temperatura máxima
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	* Cambio altitudinal de la precipitación
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	* Cambio altitudinal de la precipitación
1	* Switch para activar el cambio altitudinal de prec. (1)											
1	1.0	1.0	* Datos de radiación (2). Fracción de radiación									
382.0	399.0	390.0	356.0	358.0	365.0	379.0	390.0	405.0	378.0	363.0	351.0	* Radiación
1.00	* Factor de advección											
900	950	* Frecuencia de huracanes (-)										

(-) Con estos valores no ocurrirá entre 600 y 700 años

Figura 28. Archivo Sitio

Archivo ESPECIES: Contiene los valores para los parámetros estimados para cada grupo de especies (Figura 29). Estos son: edad máxima A_{max} (años), diámetro a la altura de pecho máximo D_{max} (cm) y altura máxima h_{max} (m), coeficientes alométricos, forma del árbol, coeficiente alometría $H_{Total}-H_{fuste}$, límites de temperatura estimados como grados-día de crecimiento mínimos (dd_{min}) y máximos (dd_{max}), tasa de crecimiento (g), tolerancias ambientales referidas a la sombra, sequía, anegamiento y respuesta a los nutrientes y tasa de establecimiento de plántulas y capacidad de rebrote y brote.

En lo relativo a edad máxima se estableció con base en referencias y dependiendo del grupo funcional. En el caso de tolerancia a la sombra se estableció de acuerdo con el grupo funcional. Para la tolerancia a sequía y anegamiento se estableció de acuerdo a la posición fisiográfica en la cual la especie se encuentra. Las demás tolerancias ambientales se establecieron de acuerdo con la información disponible en referencias bibliográficas.

Las tolerancias a la sombra y a la sequía pueden tomar valores entre 1 y 5, correspondiendo 1 a la clase muy intolerante y 5 a la muy tolerante; y la respuesta a los nutrientes (*nutri*) con valores de 0= fijadora de nitrógeno, 1= sensible y 3= no sensible y tolerante al estrés. Los límites de temperatura son estimados como grados-día de crecimiento mínimos (dd_{min}) y máximos (dd_{max}) sobre una base de 5,56 °C; los cuales son calculados con el programa WEATHER. Los valores para respuesta a los nutrientes y tasa de establecimiento de plántulas se establecieron de acuerdo al grupo al cual pertenece cada una de las especies. El modelo usa algunas relaciones alométricas que son determinadas por la caducifolia del árbol, que están codificados como 2=siempreverde, 9= caducifolia.

MODELO DE DINÁMICA DE BOSQUES TROPICALES ESTACIONALES EN LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

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

Figura 29. Archivo Especies

400 100 30 -0.0248 1.200 2667 2 0.57 5000 10000 3 0.40 0.35 0.80 0.89 1 3 0 0 5 3 *

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

La tasa de establecimiento de plántulas (*seed*) es un valor relativo entre las especies. La capacidad de rebrote y brote es especificada por el número de brotes que se espera sobrevivan y lleguen a ser árboles grandes (*npvt*) y por el diámetro máximo para el cual se podrían esperar brotes (*sdmax*). En la simulación estos dos últimos valores se asumieron como cero (0) por no poseer suficiente información al respecto.

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, el *switch* y umbrales de los roles para altura, para las capas del dosel y para la altura del dosel. Este archivo no se usó puesto que el mismo sirve de enlace al modelo de paisaje el cual no fue usado.

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

El modelo genera varios archivos de salida, entre ellos están los siguientes: *z.print* con informaciones a nivel de parcela; *z.tracer* con informaciones sobre el área basal para cada especie para cada año de simulación; y *z.log* con el diagnóstico total.

Archivo PRINT: Muestra las condiciones iniciales de sitio, el número de especies simuladas y sus parámetros y la estructura del rodal por especies para los años indicados en el archivo CONTROL a través del *iprt*. Además presenta en un resumen los datos de estructura del rodal por especies que contienen los datos de D y densidad (No. ha⁻¹ en clases de 10 cm). En cuanto a la composición de especies, muestra las especies presentes, densidad absoluta y relativa, área basal, área basal relativa, Índice de Valor (IV200) y frecuencia. También muestra los agregados a nivel de rodal de densidad total, área basal, D promedio, biomasa total, índice de área foliar y altura del dosel promedio.

Archivo LOG: El archivo *z.log* muestra los resultados para clima y condiciones de sitio, para el intervalo *ilog*. También reporta los valores resumidos de mortalidad de los árboles por clase diamétrica, incluye la mortalidad natural y por estrés y el estado para cada árbol de la parcela, incluyendo especie, D, altura total, altura comercial, factor de luz disponible, humedad del suelo, fertilidad, factor grados-día, factor de crecimiento, incremento diamétrico, disminución por crecimiento lento.

Incluye también un resumen por parcela de lo que ocurre con la regeneración, donde *Nposs* y *NPoss2* son los espacios posibles disponibles antes y después del establecimiento de brotes-rebotes, *NSStot* y *NSS* son los brotes-rebotes actuales y potenciales y *NStot* y *NS* son las plántulas actuales y potenciales para la parcela. Adicionalmente muestra el perfil de área foliar y luz para la parcela.

Archivo TRACER: Para el intervalo *itrax*, el modelo genera un archivo de salida condensado a nivel de rodal, el cual puede ser exportado

directamente a un paquete gráfico, para ilustrar la dinámica temporal del área basal del rodal simulado por especie.

Archivo TRANS: El modelo genera dos archivos de salida que funcionan como archivos de entrada para el modelo de paisaje MOSAIC. Estos archivos contienen información sobre el estado o tipo de cobertura en cada etapa de la simulación o en el tiempo seleccionado por el usuario.

Archivo ENVTR: este es un archivo trazador ambiental que es producido a la misma frecuencia del archivo *z.tracer* que muestra para cada fila y columna de la parcela la información de día de inicio y finalización de la estación de crecimiento, duración de la estación, grados-día para el año, ET Potencial y real para el año (en cm), cantidad adicional de agua de la posición superior del terreno, precipitación (en cm), escorrentía de la parcela en cm (si es la ultima fila, esta es la escorrentía de la columna), percolación profunda de parcela (en cm), intercepción de la precipitación por el dosel en la parcela (en cm), días secos para las plántulas y para los árboles y días húmedos para plántulas y árboles (Acevedo 2006).

8.6. AJUSTE DEL MODELO

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

Debe tomarse en cuenta que las tasas demográficas usadas para la parametrización del modelo fueron medidas sobre un periodo de tiempo relativamente corto. Si se considera la longevidad de los árboles y las bajas tasas de los procesos, cambios notables en la composición del bosque pueden esperarse solo después de un largo periodo de tiempo. Por tanto, la estructura y composición debe estar relacionada con tasas demográficas del pasado mientras que los cambios en las tasas demográficas actuales llevarán a cambios en la estructura y composición en el futuro. Por ahora solo podemos usar los datos disponibles para parametrizar el modelo, lo cual dará proyecciones sobre el futuro del bosque bajo la premisa de que las tasas demográficas en bosques no perturbados no cambiarán significativamente en el futuro cercano (cf. Arets *et al.* 2005).

8.6.1. BANCO

En la posición fisiográfica banco los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies, muestran un ajuste muy bueno respecto a lo observado en las parcelas permanentes (Figura 30).

En cuanto a los distintos parámetros se observa que, en general, están dentro de lo esperado. Para el año 200, el área basal total estimada por el modelo es de $25,76 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (Figura 31a) mientras el valor promedio observado en campo es de $25,69 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ para individuos $>10 \text{ cm}$ de D, con un mínimo de $14,97$ y un máximo de $32,63 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. El valor simulado está dentro del rango que estimó Vincent (1970) para este tipo de bosque y dentro del hallado por Kammesheidt (1998) de $16,8-66,0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

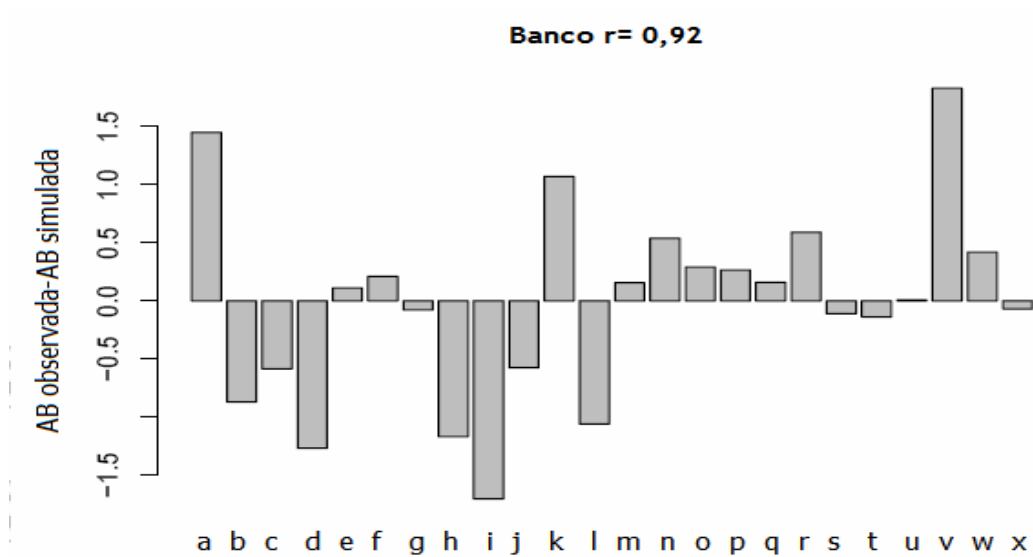


Figura 30. Comparación del Área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica banco.

(a) *Attalea butyracea*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Cecropia peltata*, (d) *Coccoloba padiformis*, (e) *Cordia thaisiana*, (f) *Ficus insipida*, (g) *Fissicalyx fendleri*, (h) *Inga oerstediana*, (i) *Pachira quinata*, (j) *Pouteria reticulata*, (k) *Protium crenatum*, (l) *Sapium stylare*, (m) *Spondias mombin*, (n) *Syagrus sancona*, (o) *Terminalia amazonia*, (p) *Zanthoxylum culantrillo*, (q) Tolerantes medias grandes, (r) Tolerantes medias medianas, (s) Tolerantes medias pequeñas, (t) Pioneras medianas, (u) Pioneras pequeñas, (v) Tolerantes grandes, (w) Tolerantes medianas, (x) Tolerantes pequeñas.

Respecto a la biomasa maderable total, el modelo estima para el año 200 281,87 Mg ha⁻¹ (Figura 31b), inferior a lo reportado por Vitousek y Stanford (1986) para algunas zonas tropicales que presentan moderada a baja fertilidad de suelos como los de Panamá (316 Mg ha⁻¹); en los bosques amazónicos brasileños (405 Mg ha⁻¹); en el estado Amazonas de Venezuela de (335 Mg ha⁻¹) y dentro del intervalo de 300 a 1000 Mg ha⁻¹ reportado por Wadsworth (2000), para bosques tropicales húmedos de tierras bajas. En cuanto al número de árboles mayores a 10 cm de D, se encontraron en el bosque, para el año 200, 326 árb ha⁻¹ (min= 292, max= 380 arb ha⁻¹) mientras el valor simulado es de 374,25 árb ha⁻¹ (Figura 31c).

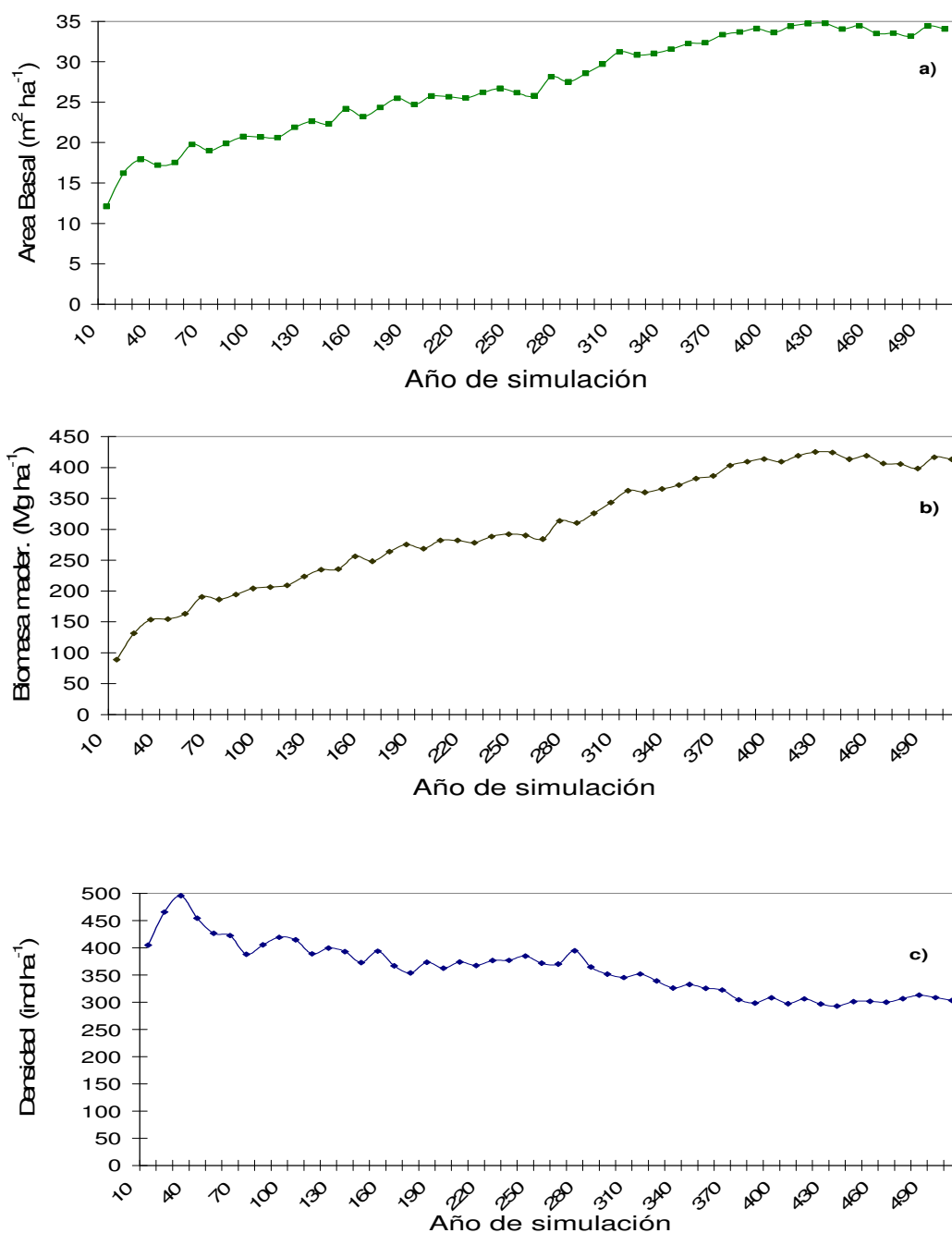


Figura 31. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de DAP (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en banco.

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

8.6.2. SUB-BANCO

En la posición fisiográfica sub-banco se observa que los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies, muestran un ajuste menor que lo encontrado en las otras posiciones fisiográficas (Figura 32). Al observar los valores simulados para el año 200, para el área basal total el modelo estima 30,79 (Figura 33a), mientras que el observado es de 28,95 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$, para individuos >10 cm de D, con un mínimo de 18,04 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ y un máximo de 40,03 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$.

En lo que respecta a la biomasa maderable el modelo estima 338,86 Mg ha^{-1} (Figura 33b), dentro del intervalo de 300 a 1000 Mg ha^{-1} reportado por Wadsworth (2000), para bosques tropicales húmedos de tierras bajas. El valor simulado para la densidad de individuos con D mayor a 10 cm (430,25 ind ha^{-1}), aunque entre los límites, es mayor que el promedio observado (301,97 ind ha^{-1} , min= 194,55 y max= 432 ind ha^{-1}) (Figura 33c).

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

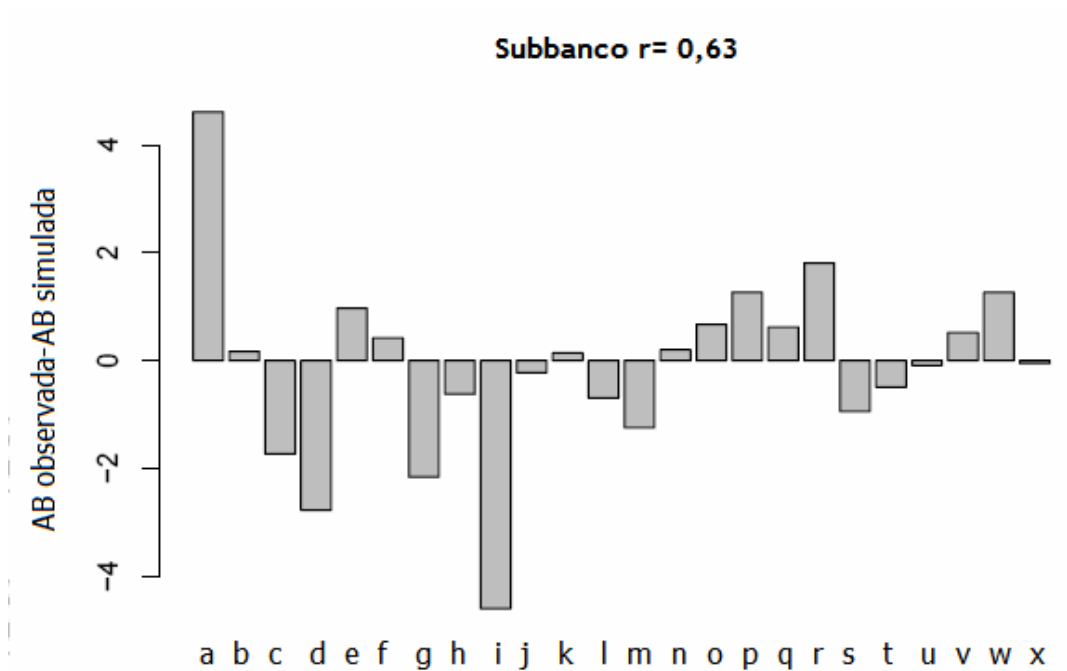


Figura 32. Comparación del Área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica sub-banco.

(a) *Attalea butyracea*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Cecropia peltata*, (d) *Coccoloba padiformis*, (e) *Cordia thaisiana*, (f) *Ficus insipida*, (g) *Fissicalyx fendleri*, (h) *Inga oerstediana*, (i) *Pachira quinata*, (j) *Pouteria reticulata*, (k) *Protium crenatum*, (l) *Sapium stylare*, (m) *Spondias mombin*, (n) *Syagrus sancona*, (o) *Terminalia amazonia*, (p) *Zanthoxylum culantrillo*, (q) Tolerantes medias grandes, (r) Tolerantes medias medianas, (s) Tolerantes medias pequeñas, (t) Pioneras medianas, (u) Pioneras pequeñas, (v) Tolerantes grandes, (w) Tolerantes medianas, (x) Tolerantes pequeñas.

8.4.3. BAJÍO

En la posición fisiográfica bajío se observa que los resultados obtenidos en la simulación del área basal de las especies, se ajustan bastante bien a los valores observados (Figura 34). Sin embargo, el área basal total simulada es inferior a la observada.

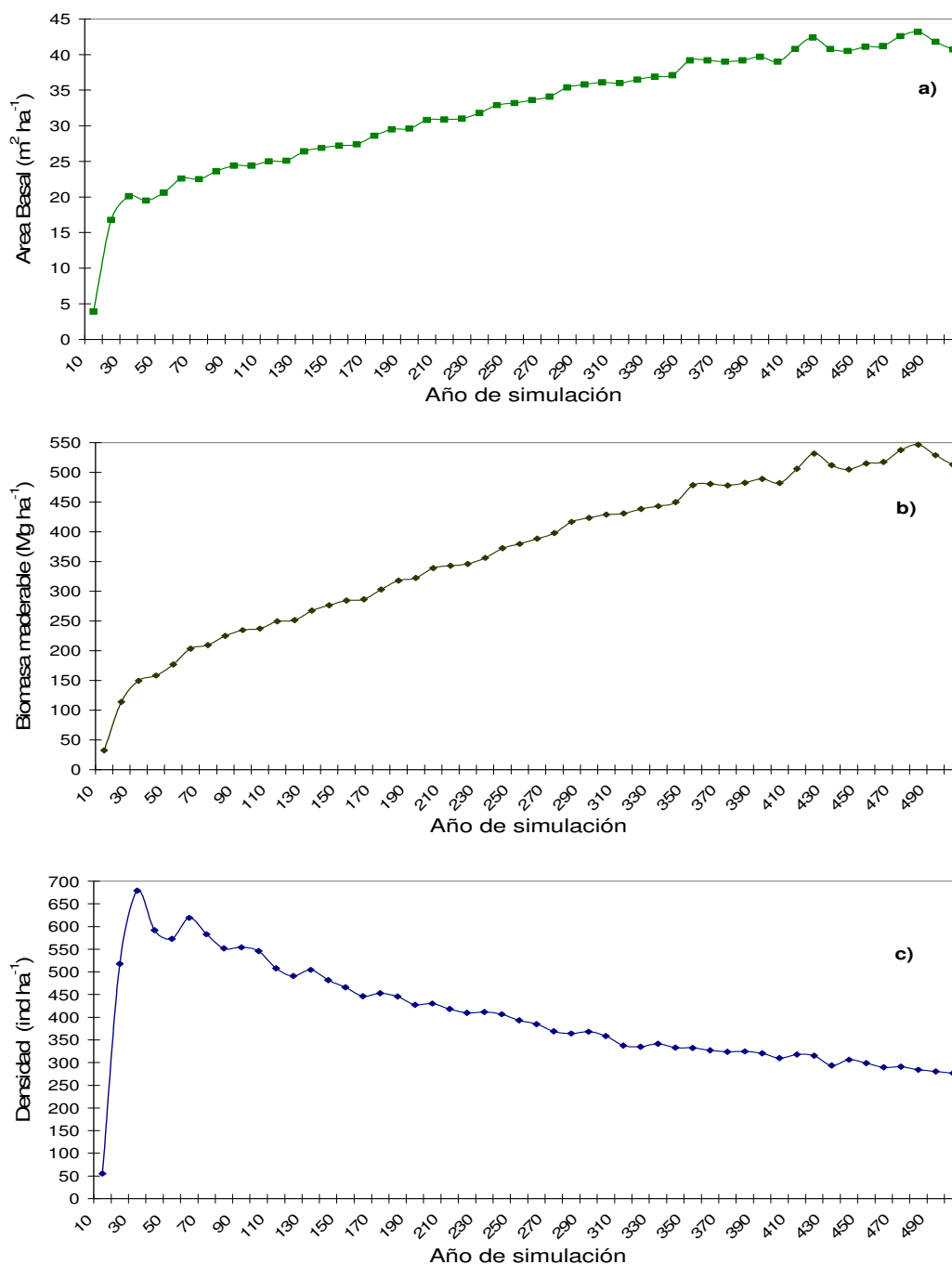


Figura 33. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de D (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en sub-banco.

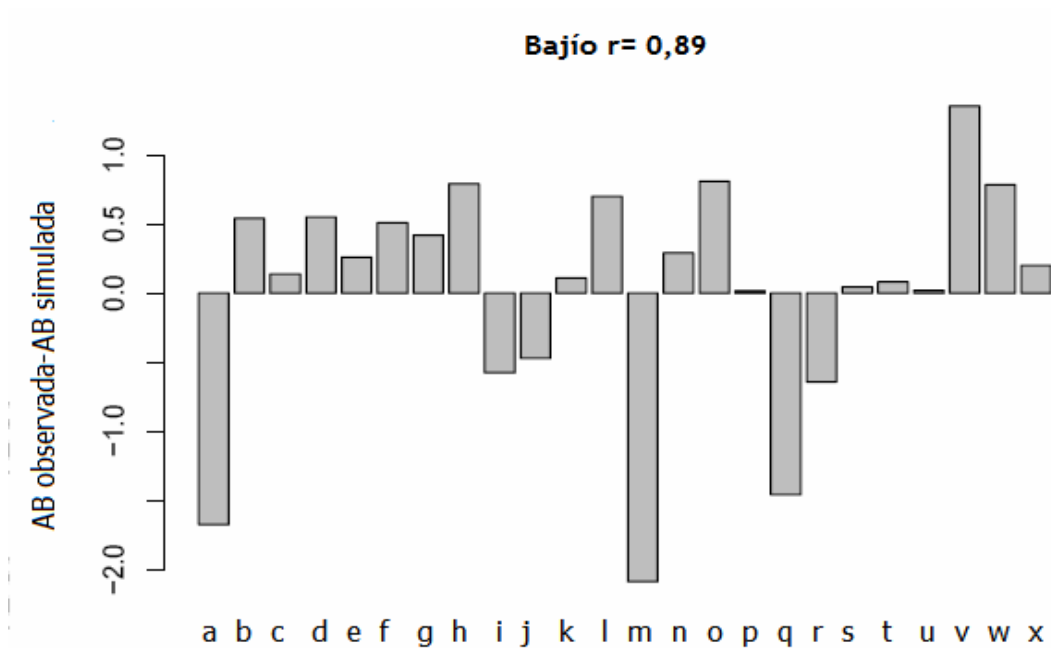


Figura 34. Comparación del Área basal simulada promedio para el periodo 150-300 años vs. observada en las parcelas permanentes de la Unidad Experimental Caparo en la posición fisiográfica bajío.

(a) *Attalea butyracea*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Cecropia peltata*, (d) *Coccoloba padiformis*, (e) *Cordia thaisiana*, (f) *Ficus insipida*, (g) *Fissicalyx fendleri*, (h) *Inga oerstediana*, (i) *Pachira quinata*, (j) *Pouteria reticulata*, (k) *Protium crenatum*, (l) *Sapium stylare*, (m) *Spondias mombin*, (n) *Syagrus sancona*, (o) *Terminalia amazonia*, (p) *Zanthoxylum culantrillo*, (q) Tolerantes medias grandes, (r) Tolerantes medias medianas, (s) Tolerantes medias pequeñas, (t) Pioneras medianas, (u) Pioneras pequeñas, (v) Tolerantes grandes, (w) Tolerantes medianas, (x) Tolerantes pequeñas.

Sin embargo, los resultados de la simulación para el año 200 reflejan un área basal total de $22,61 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; inferior a la observada en las parcelas con un promedio de $23,81 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, para los individuos $> 10 \text{ cm D}$ pero entre los límites (min= $17,8$ y max= $33,10 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) (Figura 35a). Respecto a la biomasa maderable total, el modelo estima $226,44 \text{ Mg ha}^{-1}$ (Figura 35b) superior en $1/3$ al encontrado por Bello (1996) de $158 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 62$ para un bosque similar.

En relación a la densidad de árboles mayores a 10 cm de D , aunque el promedio en las parcelas es de 263 ha^{-1} (min= 204 , max= 429 ha^{-1}), el

modelo estima 468,75 arb ha⁻¹ (Figura 35c). Se observa, además, una gran variabilidad en el comportamiento de los valores, el cual puede deberse a las condiciones particulares de esta posición fisiográfica, caracterizada por periodos de inundación anual.

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

8.7. ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD

8.7.1. MÉTODOS

Con el análisis de sensibilidad se pueden revelar cuáles parámetros del modelo son más sensibles (Jørgensen y Bendoricchio 2001). Cambios pequeños en esos parámetros producen grandes variaciones en los resultados del modelo, por lo que un análisis de sensibilidad muestra cuáles son los parámetros claves en el modelo. El conocer estos parámetros puede mostrar las áreas donde se deben hacer esfuerzos de investigación para obtener los mejores estimados de los mismos.

Debido al alto número de parámetros se optó por probar la sensibilidad de aquellos que son establecidos con menor grado de precisión, o sin contar con mucha información de campo y cuyo rango permite realizar los cambios sin obtener valores fuera del mismo. Los parámetros evaluados fueron uno demográfico: el crecimiento y dos tolerancias: sequía y anegamiento.

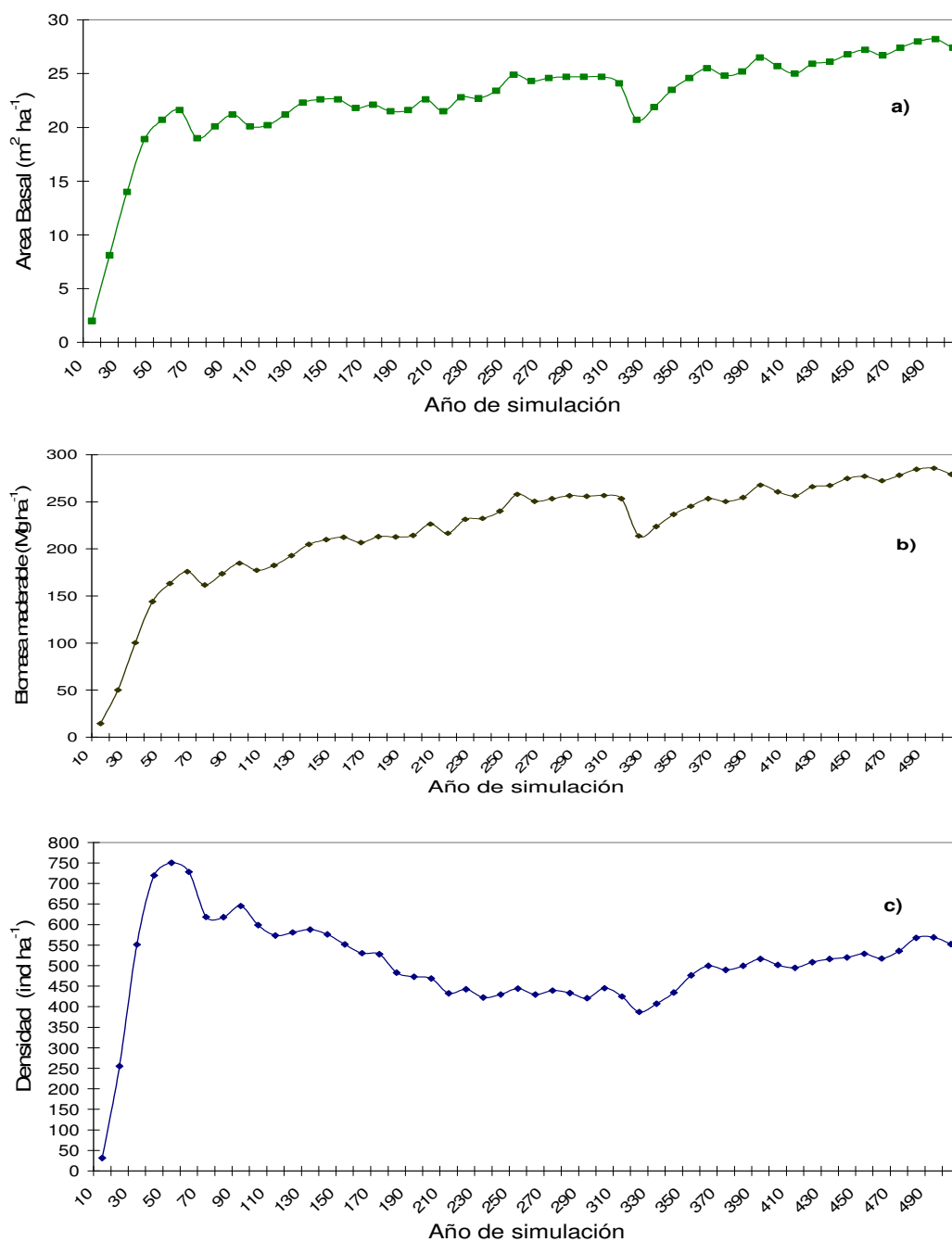


Figura 35. Comportamiento del área basal (a), la biomasa (b), y de la densidad de árboles con más de 10 cm de DAP (c), durante un período de simulación de 500 años a partir de suelo sin cobertura, en la condición de bajo.

El análisis de sensibilidad se realiza variando parámetros en el modelo por una pequeña cantidad fija (e.g. 10% del valor nominal) (Urban en línea). Para asegurar que los cambios sean iguales, se aplicaron a todas las especies y grupos. Se evaluaron los cambios en los parámetros seleccionados en las salidas relacionadas con IV para cada una de las especies, área basal y densidad total. Luego se determinó la sensibilidad $S(P, v)$, del parámetro P para la variable resultante v, usando el método propuesto por Jørgensen y Bendoricchio (2001):

$$S(P, v) = \frac{\partial v / v}{\partial P / P}$$

Donde:

$\partial v / v$ es el cambio relativo en la variable resultante v, y

$\partial P / P$ es el cambio relativo del parámetro P.

Como el cambio que se realizó fue de 10%, si se obtiene un valor $S=1$ significa que el cambio relativo en la variable resultante es equivalente al cambio en el parámetro. La sensibilidad se estimó para cuatro años: 50, 100, 150 y 200.

8.7.2 RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD

El análisis de sensibilidad mostró que en la posición de banco los parámetros más sensibles son la tolerancia a la sequía y la tasa de crecimiento a partir del año 100 de simulación, mientras que cambios en las tasas de días saturados producen pocos cambios. En el caso de la tolerancia a la sequía y la tasa de crecimiento, se observa que su incremento produce mayores cambios en el año de simulación 200, con su mayor incidencia en las variables área basal y biomasa maderable; la variación fue más visible cuando se disminuyó en 10% la tasa (Figura 36).

En la posición de sub-banco el único parámetro que produjo cambios fue la tasa de crecimiento, cuando se disminuyó en 10% se incrementó la densidad pero en el año 50 y en la biomasa y el área basal en el año 200 (Figura 37).

En el bajío todos los cambios en los parámetros produjeron cambios en las tres características analizadas, más resaltantes a partir del año 100. Las disminuciones en los tres parámetros produjeron cambios hasta de un orden de 4 en la biomasa maderable y el área basal. El incremento en la tasa de crecimiento produjo variaciones muy pequeñas (Figura 38).

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

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

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

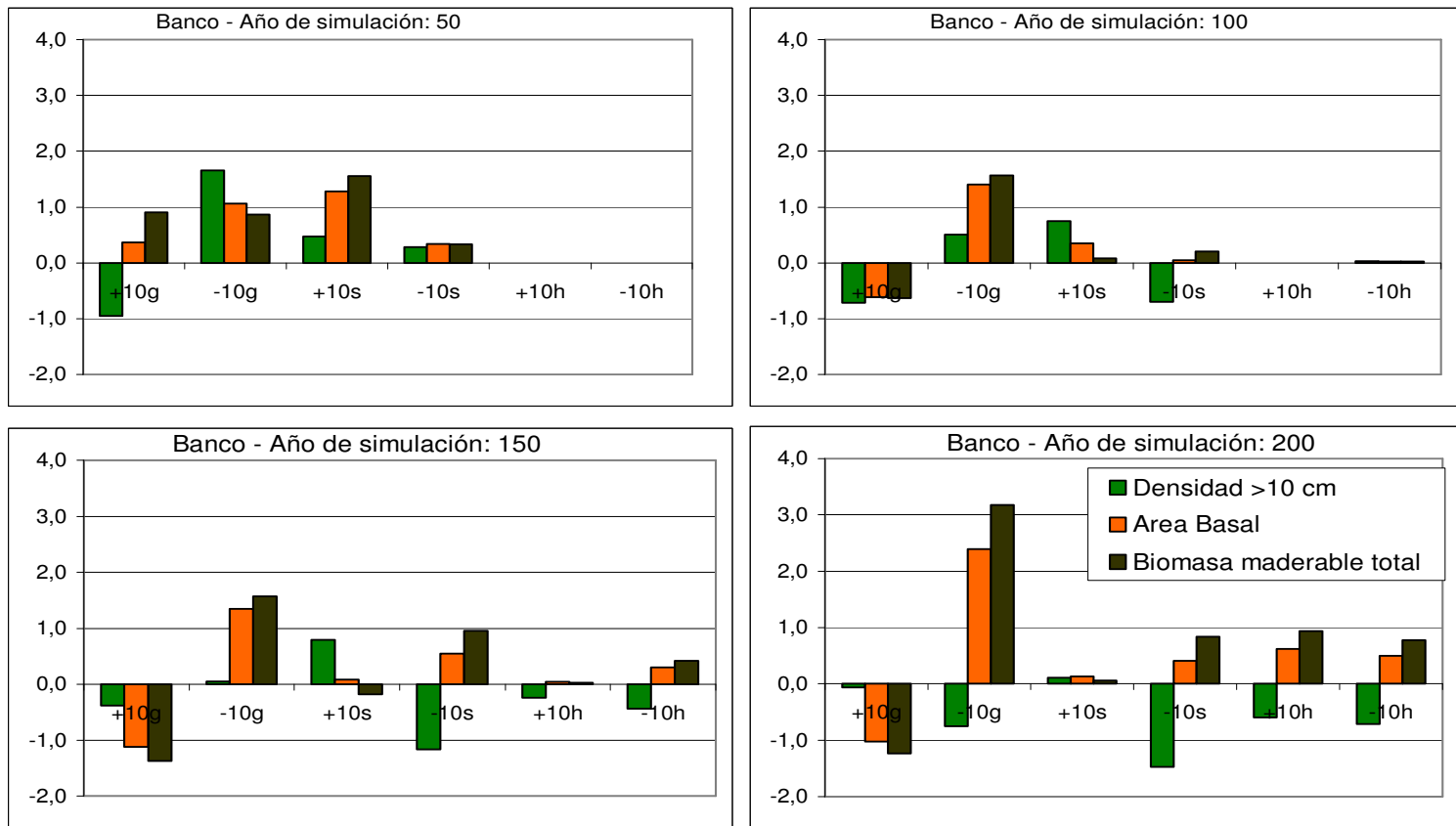


Figura 36. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica banco.

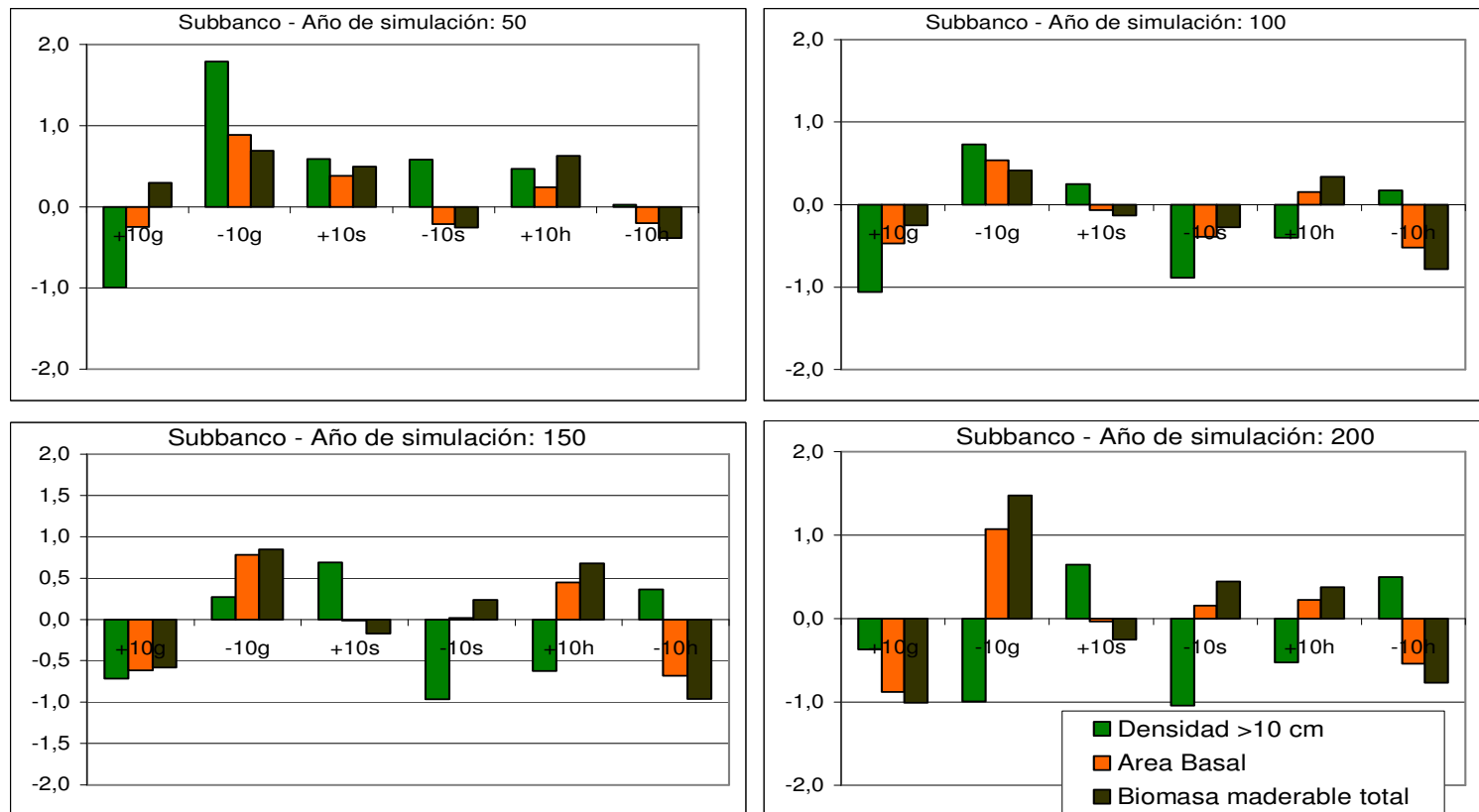


Figura 37. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica subbanco.

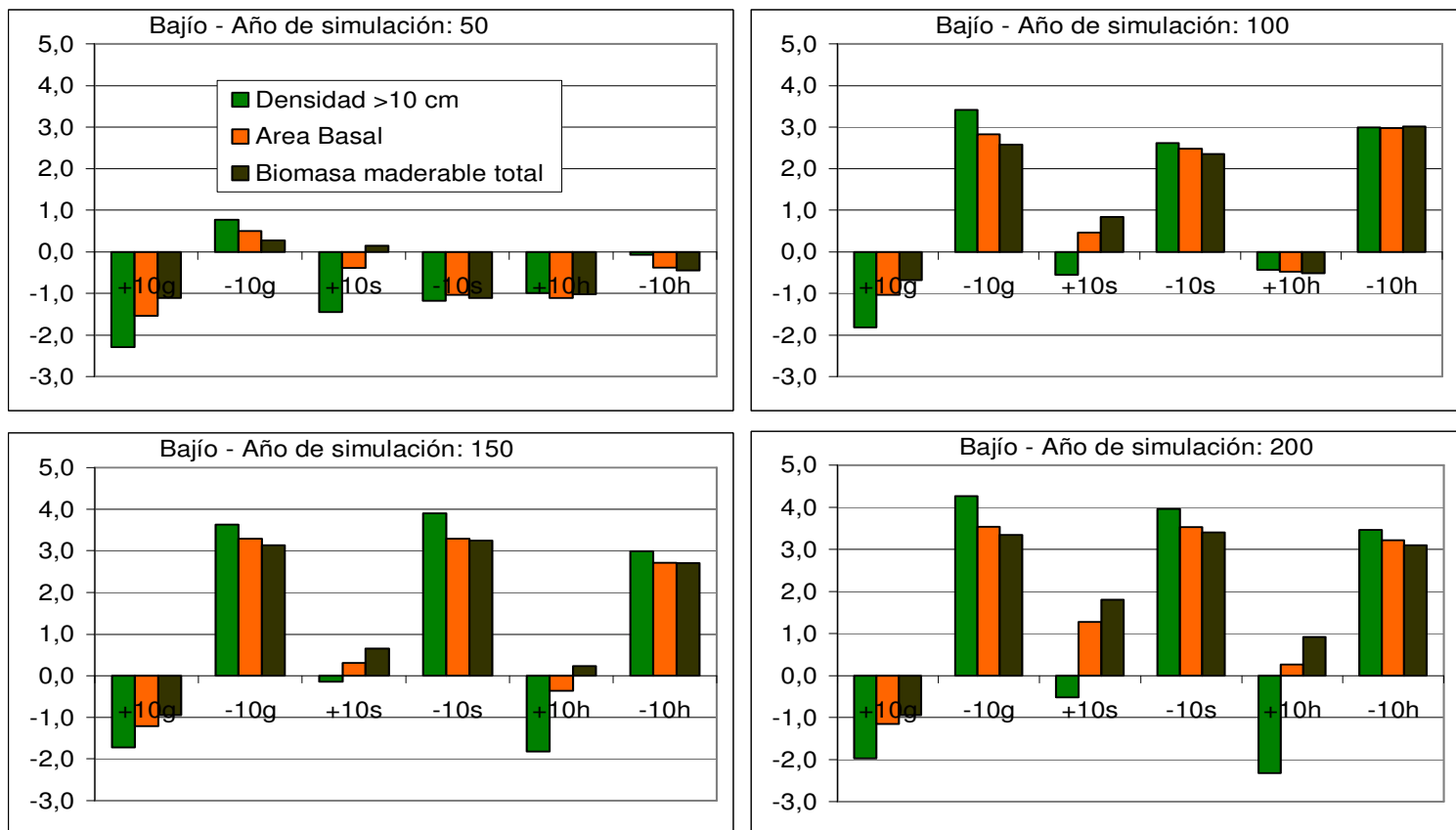


Figura 38. Resultados del análisis de sensibilidad de los parámetros tasa de crecimiento (g), tolerancia a días de suelo seco (s) y a días saturados (h), para los años de simulación 50, 100, 150 y 200, para la posición fisiográfica bajío.

IX. SIMULACIÓN DE LA DINÁMICA DE UN BOSQUE APROVECHADO CON EL MODELO FACET

9.1. MARCO TEÓRICO

9.1.1. LA EXPLOTACIÓN FORESTAL

Los bosques tropicales han sido explotados selectivamente por un periodo de tiempo considerable. Ese aprovechamiento genera daños al bosque remanente que pueden ser importantes (Johns 1988, Kammesheidt *et al.* 2001b). Para asegurar la sustentabilidad del manejo forestal se debe contar con información que permita conocer las consecuencias a largo plazo de las prácticas de extracción aplicadas. Sin embargo, en el caso de los bosques se consiguen algunas dificultades derivadas de las características de uno de sus principales componentes como son las especies arbóreas, las cuales generalmente tienen una longevidad superior a la vida de los seres humanos.

Para estudiar esas consecuencias se pueden aplicar dos estrategias: 1) monitoreo a largo plazo de bosques aprovechados (*e.g.* ter Steege *et al.* 2002, D'Jesús *et al.* 2001) y 2) aplicación de modelos de simulación para evaluar el impacto de diferentes escenarios de manejo.

Los bosques son un recurso potencialmente renovable con la capacidad para responder a perturbaciones mediante los procesos de regeneración, sucesión y recuperación, si no hay cambios significativos en el ambiente abiótico y fuentes suficientes y próximas de semillas (Kariuki 2006). Esa característica de renovabilidad depende del uso que se haga del bosque.

En forestería, a menudo se distingue entre cosecha de madera (“timber harvesting”) y explotación (“logging”). Explotación generalmente se refiere

al proceso de tumba y extracción de madera de los bosques, mientras la cosecha de madera incluye planificación pre-cosecha, supervisión técnica y evaluaciones post-cosecha que reflejen la preocupación sobre los valores de los recursos no maderables y sobre el estado futuro del bosque. Sin embargo, el término "explotación de impacto reducido" se hace esencialmente intercambiable con cosecha de madera (Dykstra 2002). Asimismo, en algunas regiones, como Latinoamérica, el término explotación tiene una connotación peyorativa, como equivalente a extracción de madera sin considerar el principio del rendimiento sostenido. Por tanto, algunos prefieren utilizar el término aprovechamiento.

Desde finales de los 1950s, debido al incremento en el uso de maquinaria pesada para la extracción de madera, el impacto de la explotación convencional (EC) sobre los bosques tropicales ha atraído la atención de los manejadores de bosques. El conocimiento creciente de la necesidad de proteger las funciones ecosistémicas del bosque en producción y mantener su diversidad biológica ha promovido la introducción del manejo de impacto reducido (RIL) en varias regiones (Sist *et al.* 2002).

RIL es definido como "Implementación cuidadosamente controlada y planeada intensivamente de operaciones de cosecha para minimizar el impacto sobre los rodales y suelos forestales, usualmente en cortas de árboles seleccionados individualmente" (Killmann *et al.* 2002). Dykstra (2002) afirma que es un término colectivo que se refiere al uso de principios ingenieriles y científicos, en combinación con educación y entrenamiento, para mejorar las labores, equipamiento y métodos operativos en la cosecha industrial de madera.

El manejo de impacto reducido se caracteriza por: a) entrar al rodal solo a un ciclo de corta predeterminado, el cual generalmente no puede ser más corto de 20 años; b) no debe extraerse más de 1/3 del área basal y se recomienda altamente realizar un inventario operacional pre-cosecha; c) la vialidad de acceso debe ser bien construida antes de la cosecha y las lianas deben ser cortadas hasta dos años antes de la misma (Killmann *et al.* 2002).

La planificación consiste en el marcado de los árboles, mapeo y planificación de la dirección de caída y debe estar ligada a la disposición de un número mínimo de equipos de extracción. Una vez que los troncos son removidos, deben ser colocados en patios de tamaño mínimo. Las operaciones sólo deben ser realizadas bajo condiciones favorables (e.g. cuando los suelos están secos). Los trabajadores y supervisores deben ser bien entrenados para que puedan asegurar los impactos negativos mínimos, hacer uso máximo de los árboles derribados, incurrir en el daño mínimo a árboles remanentes y regeneración avanzada, y facilitar la rehabilitación de los impactos negativos que puedan haber ocurrido. Finalmente, los trabajadores y los supervisores deben ser bien calificados para realizar las evaluaciones post-cosecha (Pinard *et al.* 1995, Killmann *et al.* 2002).

9.1.2. DAÑOS POR EXPLOTACIÓN

Los valores de número de individuos aprovechados por superficie en la extracción selectiva varían entre los diferentes sitios; así en la Guayana venezolana se extraen entre 1,5 a 3 árboles por hectárea o 3 a 5,3 m³ha⁻¹ (World Resources Institute 2002) mientras que en la Amazonía oriental la intensidad es de 6- arb ha⁻¹ para 38 m³ ha⁻¹ (Verissimo *et al.* 1992). En el área en estudio se extrajeron entre 20 y 40 m³ ha⁻¹ (D' Jesús datos sin publicar). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que estos valores

corresponden al método de cubicación oficial que subestima el volumen extraído hasta en un 35 % (Centeno 1990).

Los impactos de la explotación convencional en bosques tropicales suelen ser muy altos. Diferentes estudios han encontrado que el número de árboles >10 cm D dañados por cada árbol cosechado está entre 26 y 50 individuos (Uhl y Viera 1989, Uhl *et al.* 1991, Verissimo *et al.* 1992, Whitman *et al.* 1997). En la Amazonía oriental, específicamente Paragominas, encontraron que con un aprovechamiento de 6% del área basal total un 28% fue destruido o dañado severamente bajo operaciones típicas de explotación (Uhl y Viera 1989). En general, bajo condiciones de intensidad de explotación alta (e.g. >30 m³ ha⁻¹), 40 - 70 % del área es impactada (Uhl y Viera 1989, Pinard *et al.* 1995, Hinrichs *et al.* 2002). En menores intensidades (e.g. <20 m³ ha⁻¹), la perturbación del suelo es de 6-13 % del área (Uhl *et al.* 1991, White 1994).

Según Bruenig (1996) el arrastre y recorrido excesivo sobre el área acarrea fuerte compactación y erosión que hacen que ciclos de corta de 25 a 50 años no sean sostenibles y sean más realistas ciclos de 60 a 100 años. Por ejemplo, para la explotación de 52 ha se construyeron 9,25 km de vialidad, 1,67 km de vías primarias de un ancho de 12,5 m, las secundarias con una longitud de 5,38 km y un ancho promedio de 3 m y las terciarias se extendieron por 2,18 km con 2,2 m de ancho promedio, lo que representa un 8% del área total cosechada (Uhl y Viera 1989). Uhl *et al.* (1991) reportaron que en promedio por cada árbol tumbado se construyeron 56 m de vialidad, con un promedio de superficie clareada de 5,8% del área total.

Con las técnicas RIL, el daño podría ser reducido en un 50% en comparación a operaciones convencionales. En una intensidad mayor a los 8 arb ha⁻¹ la

efectividad de estas técnicas en limitar los daños al rodal residual fue reducida significativamente, principalmente debido al incremento en el daño por tumba. Asimismo, altas intensidades de explotación modifican substancialmente la composición florística del bosque, afectan el patrón de distribución de las especies y no permiten alcanzar suficiente volumen cosechable en un periodo de 35 años (Sist *et al.* 1998, Sist *et al.* 2002, Martins *et al.* 2003).

La hipótesis de RIL es que el grado al cuál la diversidad biológica y las funciones del ecosistema son retenidas está directamente correlacionado al grado en el cual el bosque cosechado retiene el estado en que se encontraba inmediatamente antes de la cosecha (Fredericksen y Putz, 2003).

La implementación de manejo de impacto reducido disminuye el daño al suelo y al dosel en al menos un 50% (Johns *et al.* 1996, Pinard y Putz 1996, Wellhöfer 1998, Pinard *et al.* 2000, Tay *et al.* 2002, Sist *et al.* 2002). Asimismo en RIL el daño más severo es menor; es decir, 15% vs. 41% en explotación convencional (Pinard y Putz 1996, Pinard *et al.* 2000); sin embargo, cuando la intensidad de explotación es alta, no se reduce el daño efectivamente (Sist *et al.* 2002). RIL no es solo una herramienta para reducir el daño a los árboles residuales, perturbación al suelo e impactos sobre la vida silvestre; sino que se espera el mantenimiento de la capacidad de rendimientos maderables y biodiversidad (Putz *et al.*, 2000, Sist *et al.* 2002).

La capacidad del bosque para regenerarse y mantener sus funciones ecológicas depende en primer lugar de las técnicas e intensidad de explotación y el grado del daño. Por esta razón, el aprovechamiento es

considerado el tratamiento silvicultural más importante. Minimizar el efecto de la explotación es insuficiente para alcanzar el manejo sostenible del bosque. Es igualmente importante definir las intensidades compatibles con las capacidades de regeneración y rendimiento forestal (Sist *et al.* 2002).

En áreas bajo explotación convencional el volumen de madera extraído en la segunda y tercera corta será muy inferior al de la primera, requiriéndose 75-100 años, mientras que con una corta planificada las posteriores podrían rendir aproximadamente el mismo volumen que la inicial, pudiéndose hacer en un ciclo de 30-40 años (Verissimo *et al.* 1995, Johns *et al.* 1996, Pulkki 1999, Sist *et al.* 2002).

9.1.3. APLICACIÓN DE LAS TÉCNICAS DE IMPACTO REDUCIDO

Desafortunadamente, aunque los beneficios silviculturales, ambientales y económicos de RIL han sido reconocidos y las técnicas conocidas ampliamente, la mayoría de las operaciones de explotación que se dan en los bosques tropicales son no planificadas y si muy destructivas para los bosques. Una razón para ello puede ser la necesidad de planificación y supervisión detalladas de las operaciones de aprovechamiento. Esto lleva a un aumento en el costo pero, al mismo tiempo, a incrementar la eficiencia de la cosecha y a una reducción de los costos de maquinaria y del ciclo de corta dado que hay un menor daño a los árboles remanentes; en consecuencia, la operación podría costar 20-45% menos en términos generales (Dykstra y Henrich 1992, Pinard *et al.* 1995, Wellhöfer 1998, Barreto *et al.* 1998, Putz *et al.* 2000, Fredericksen y Putz, 2003, Huth y Tietjen 2007).

Asimismo, la dirección de caída inapropiada puede causar daño a árboles que podrían ser potencialmente cosechables en el futuro. La evaluación

post-cosecha es necesaria para dar una valiosa retroalimentación en cuanto al éxito o el fracaso de la operación de cosecha sobre la sostenibilidad a largo plazo (Dykstra y Heinrich 1992).

De una revisión de artículos publicados desde 1950 sobre RIL, Killmann *et al.* (2002) encontraron que la mediana de los costos de planificación en RIL fue 0,28 US\$ más por m³ que el de EC y para la tumba 0,56 US\$ más por m³ que EC. La comparación indica un incremento en los costos totales de más de 43%. Los autores plantean que la mayoría de los estudios establecen que los costos totales podrían ser mayores para RIL pero que los menores niveles de daño en el rodal remanente podrían compensar por algunos de los costos adicionales en el futuro. Así también otro factor es que RIL es relativamente nuevo y que es probable que los costos se reduzcan en la medida que haya más experiencia.

Por otra parte, mientras las estrategias de manejo convencionales con un ciclo de corta de periodos bajos (20 años) producen rendimientos bajos y causan cambios severos en la composición de especies arbóreas, una estrategia de impacto reducido con un ciclo más largo (60 años) lleva a rendimientos relativamente altos y causa cambios moderados en la composición de especies. Así, ciclos más largos son preferibles desde un punto de vista ecológico. Sin embargo, los aspectos económicos también influyen las decisiones de explotación, de manera que un análisis más detallado de los aspectos económicos adicionales de la administración del bosque es inevitable (Huth y Tietjen 2007).

El valor de los bosques aprovechados para producción maderera futura y su contribución a la conservación de la biodiversidad dependerá en gran medida de cuanto daño se le hizo al bosque durante la extracción inicial. A

través del diseño de vías y el control de la intensidad de explotación un manejador puede tener impacto sustancial sobre el daño, tiempo de reingreso y regeneración en bosques intervenidos (Gullison y Hardner 1993).

Los beneficios ambientales van más allá de la conservación del rendimiento e incluyen la conservación de suelos y nutrientes, la retención de agua, y la conservación de la biodiversidad. Aparte de la técnica de explotación, el ciclo de corta es un factor que influye fuertemente en el mantenimiento del bosque. Los ciclos demasiado cortos que ignoran la capacidad natural de regeneración del bosque, llevan a degradación adicional. Los ciclos de corta actuales parecen demasiado cortos, teniendo como resultado una disminución de rendimientos (Huth y Tietjen 2007).

Existe una creciente presión por la adopción de prácticas sostenibles y manejo de impacto reducido como una alternativa ambientalmente más benigna que la explotación convencional. Las comparaciones de esos dos sistemas se han enfocado fuertemente en las diferencias en eficiencia financiera e impactos inmediatos sobre la estructura del rodal, reservas de madera remanente y el ambiente físico (Valle *et al.* 2007).

Sist y Ferreira (2007) encontraron en la Amazonía que las técnicas de RIL solas no pueden lograr el manejo sostenible del bosque y confirmaron los resultados hallados previamente en el sudeste asiático. Sistemas silviculturales más sofisticados deben ser urgentemente elaborados e implementados para asegurar que los bosques sean manejados sosteniblemente sobre una base de largo plazo.

Además debe considerarse el ciclo de corta, uno óptimo es aquel que asegure la recuperación completa del bosque y reclutamiento suficiente de

tallos en la clase de diámetro aprovechable. Su longitud está relacionada a la intensidad de explotación, la cual es también afectada por la composición de especies, distribución diamétrica, masa forestal total, características silviculturales de las especies comerciales, costos de explotación y necesidades financieras de los manejadores (Dykstra *et al.* 1996).

9.1.4. CASO LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

El aprovechamiento forestal en la Unidad Experimental de Caparo, bajo la administración de la Universidad de los Andes se inició a principios de los 1970 y se ejecutaba en todos los sitios. En la primera fase solo se aprovechaban *Pachira quinata*, *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Cordia thaisiana*. En la actualidad no se hacen explotaciones en el área, pero hacia mediados de los 1990 se aprovechaban más de 20 especies maderables. El incremento de especies cosechadas así como la mecanización del proceso se tradujo en un incremento del daño sobre los bosques remanentes respecto a los inicios.

En cuanto al impacto de la extracción selectiva sobre la estructura del bosque, Kammesheidt (1994) encontró que en rodales explotados a inicios de los 1970s y en los 1980, fueron dañados 32 y 25%, respectivamente, del número total de árboles remanentes, y de ellos 52 y 67% fueron severamente dañados.

En la R.F. Ticoporo se encontró que la tumba de 24 arb ha⁻¹ redujo el número de árboles con $D > 10$ cm en un 37%, además 25% fueron ligera o severamente dañados. La mortalidad se debió en alrededor de 80% al arrastre de rolas, un indicador de la extracción no planificada (Plonczak 1989).

Los métodos de explotación en los llanos occidentales venezolanos causan daño excesivo en términos de la proporción árboles remanentes casi completamente destruidos y el porcentaje de árboles dañados en zonas de arrastre y caída (cf. Kammesheidt *et al.* 2001b).

Los modelos de simulación pueden ayudar a encontrar mejores estrategias de manejo forestal (Huth y Tietjen 2007). Para estudiar las consecuencias del aprovechamiento forestal en los llanos occidentales venezolanos se utilizó el modelo FACET. Se estudiaron los efectos de diferentes regímenes de manejo forestal.

9.2. METODOLOGÍA

9.2.1. ARCHIVO Z.DUMP

El archivo de salida *z.dump* es generado por el modelo cuando se usa la opción 0 de INDATA en el archivo CONTROL y reporta los valores para cada celda de la parcela para el último año de simulación; contiene datos del número de árboles, especie, el diámetro y la altura. Este archivo fue utilizado para seleccionar los árboles que superaban los diámetros mínimos de corta. Los mismos fueron eliminados y el modelo se corrió de nuevo a objeto de generar los resultados para intervención. Estos se comparan con los resultados para un escenario sin intervención.

9.2.2. ESCENARIOS DE APROVECHAMIENTO

Se realizó el aprovechamiento de las especies maderables comerciales, extrayendo 12 arb ha^{-1} , que corresponde a un 23% del área basal. Se consideró que la explotación se realizó de manera convencional y planificada y se incluyó el daño que ocasiona la extracción a la vegetación

remanente. El mismo se estimó tomando como referencia las evaluaciones de Uhl y Guimaraes (1989), Uhl *et al.* (1991) y Verissimo *et al.* (1992).

Se consideraron los diámetros mínimos de cortabilidad establecidos en Venezuela, que son para *Pachira quinata* 60 cm y para el resto de las especies 40 cm de diámetro a la altura de pecho (D). Asimismo, se utilizaron tres ciclos de corta: 30 (generalmente usado en los llanos occidentales), 60 y 100 años.

9.3. RESULTADOS

9.3.1. MASA FORESTAL EXTRAÍDA

La explotación simulada fue de 12 árboles ha⁻¹ lo que corresponde a un área basal de 5,88 m² ha⁻¹ (22,88% de la masa original). En términos de volumen se extrajeron 61,96 m³ ha⁻¹.

9.3.2. RESPUESTA DEL BOSQUE A LA EXPLOTACIÓN

En la simulación, para el año de intervención (200), el área basal alcanzó 25,76 m² ha⁻¹. La recuperación de los valores iniciales de este parámetro tomó 140 años para la explotación convencional (Figura 39). En cuanto a la biomasa maderable simulada para el momento de la extracción era de 281,87 Mg ha⁻¹. Luego del aprovechamiento, la recuperación requirió el mismo número de años que en el caso del área basal (Figura 40).

En el escenario de aprovechamiento planificado el tiempo de recuperación fue inferior al de la explotación convencional, aunque sigue siendo alto, tomando 120 años tanto para el área basal (Figura 39), como para la biomasa maderable (Figura 40).

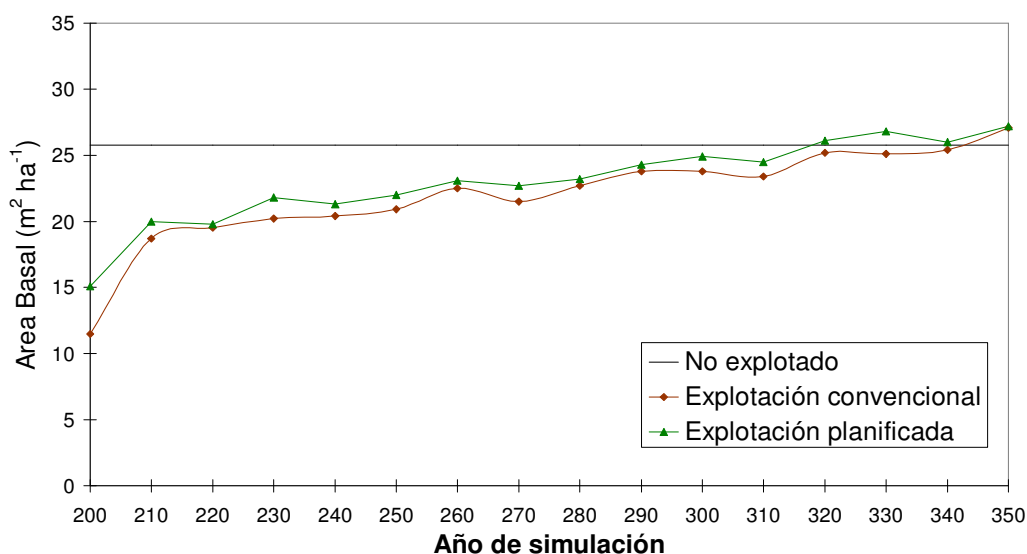


Figura 39. Comparación del Área basal simulada para un periodo de 150 años en el bosque explotado respecto al área basal inicial en la Unidad Experimental Caparo.

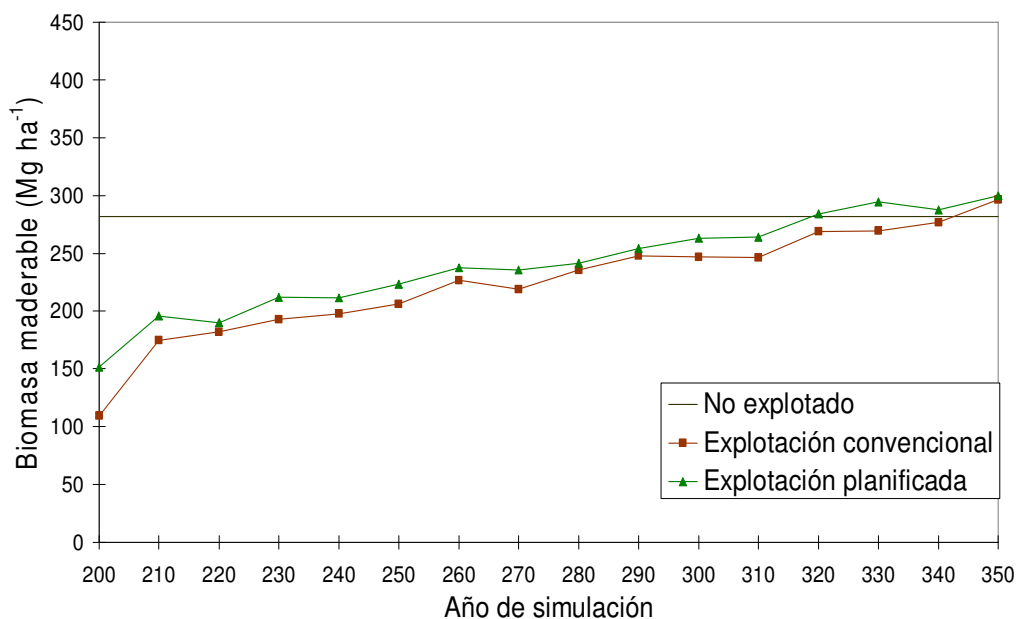


Figura 40. Comparación de la biomasa maderable simulada para un periodo de 150 años en el bosque explotado respecto a la biomasa inicial en la Unidad Experimental Caparo.

De los resultados obtenidos se puede afirmar que los daños por la explotación son muy altos, si se considera que aún transcurridos 100 años no se logran igualar los valores del bosque no aprovechado. Al revisar los resultados para el ciclo de corta de 30 años se observa que en la nueva intervención el bosque no suministraría cantidades similares de madera; pero lo más importante es que aún no ha logrado recuperar los valores relativos a área basal y biomasa maderable.

La cantidad de madera disponible para una segunda explotación, luego de los 30 años, es muy inferior a la obtenida en la primera cosecha, un 41% de la explotada en el primer año en el escenario planificado y solo un 30% para el convencional. Solo hacia el año 100 el volumen de madera disponible es similar al inicial, un 82% en el escenario planificado y un 67% para el convencional (Figura 41). Para bosques tropicales bolivianos, Dauber *et al.* (2005) estimaron que la recuperación del volumen en la segunda cosecha (ciclos de corta de 25 años) varió de 4 a 28% del volumen potencialmente aprovechable.

El espacio de tiempo entre dos cosechas es demasiado corto, lo que no permite el reemplazo de los árboles cosechados o afectados durante las operaciones de corta simuladas. Esto también fue encontrado por Kammesheidt *et al.* 2001b, quienes establecen que ciclos de corta de 30 años con extracción de $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ciclo}^{-1}$, con explotación convencional no aseguran rendimientos sostenibles con los diámetros mínimos de corta de 35 o 50 cm. Sólo los ciclos de 60 años lo permiten, recuperando volúmenes similares al bosque maduro no aprovechado, pero la composición de especies fue muy diferente. En los escenarios con impacto reducido se obtiene un volumen de madera mayor que bajo corta convencional.

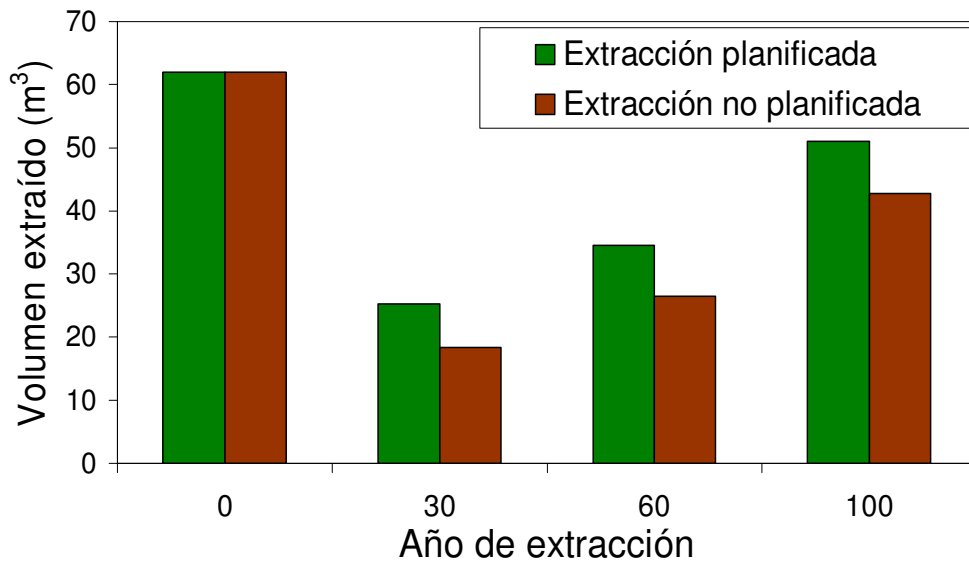


Figura 41. Comparación del volumen para el bosque al momento del aprovechamiento y 30, 60 y 100 años después.

Con el modelo de base individual SYMFOR/SIMFLORA simulando los efectos a largo plazo de RIL y CL sobre un bosque cercano a Paragominas en Amazonia oriental se encontró que la recuperación del volumen comercial y total es más rápido en RIL que en CL, y que toma 10 y 30-40 años para recuperar el volumen total y comercial en RIL mientras bajo CL toma 35-40 y sobre 60 años, respectivamente. A pesar de los beneficios de RIL, tal como se practica actualmente este sistema no resulta en rendimientos sostenidos a largo plazo. En ausencia de tratamientos silviculturales, el modelo sugiere que cosechas sucesivas de RIL con las intensidades actuales producirán rodales dominados por especies pioneras, con pocos árboles del grupo de emergentes y una proporción incrementada de árboles defectuosos en clases de tamaño comerciales (Valle *et al.* 2007).

En la Amazonía brasileña usando el modelo Simflora, simulando bajo las regulaciones de manejo con un máximo de $35 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ y un ciclo de corta de 30 años, van Gardingen *et al.* (2006) hallaron que este tipo de manejo no es sostenible. Probando diferentes escenarios los autores encontraron que la combinación de $10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ y un ciclo de 30 años o $20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ con un ciclo de 60 años fueron las mejores, aun cuando su sustentabilidad la denominan como “marginal” y sugieren que el volumen a explotar no sea mayor de 33% del volumen comercial en pie. Valle *et al.* (2007), en un estudio con el mismo modelo en otra región de la Amazonia brasileña, reportan que la explotación planificada resultó en menor impacto a largo plazo, de manera que la recuperación del volumen cosechable tomó menos tiempo que en la explotación convencional.

En Guayana Francesa, en simulaciones con explotación con diámetros mínimos de corta de $>60 \text{ cm}$ y ciclos de 65 años se encontró que las dos especies comerciales más importantes no recuperaron los valores iniciales al final del ciclo, mostrando un gran descenso en densidad y área basal (Degen *et al.* 2006).

En Malasia, Huth y Ditzer (2001) aplicaron el modelo FORMIX3 para investigar los impactos a largo plazo de diferentes escenarios de manejo forestal consistentes en diferentes ciclos de corta (20-100 años) y modalidades de explotación (convencional y de bajo impacto) y encontraron que ciclos de menos de 40 años sobreutilizan el bosque, obteniéndose rendimientos bajos y una perturbación alta de la estructura forestal y recomiendan ciclos de 80 a 100 años combinados con explotación de impacto reducido para mantener la estructura y evitar riesgos de erosión.

Tal como se puede esperar, las especies pioneras *Cecropia peltata* e *Inga oerstediana*; así como los grupos de pioneras medianas y pequeñas se beneficiaron de la perturbación ocasionada por la explotación, mostrando la mayor respuesta en lo que respecta a incrementos en área basal en los primeros 30 años posteriores a la explotación (Figura 42), con incrementos de hasta 250% en el caso de las pioneras pequeñas en el escenario de explotación convencional y de 225% en la planificada. Estos resultados se corresponden con lo reportado para las especies pioneras en cuanto a la necesidad de condiciones de alta luminosidad (e.g. Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Peña-Claros 2003). Sist *et al.* (2002) encontraron que la densidad de las pioneras también se incrementó, alcanzando su más alta densidad 20 años después de la corta y su máxima área basal a 30 años, entrando en una fase de senescencia para alcanzar su densidad original registrada antes de la explotación a los 80 a 100 años después.

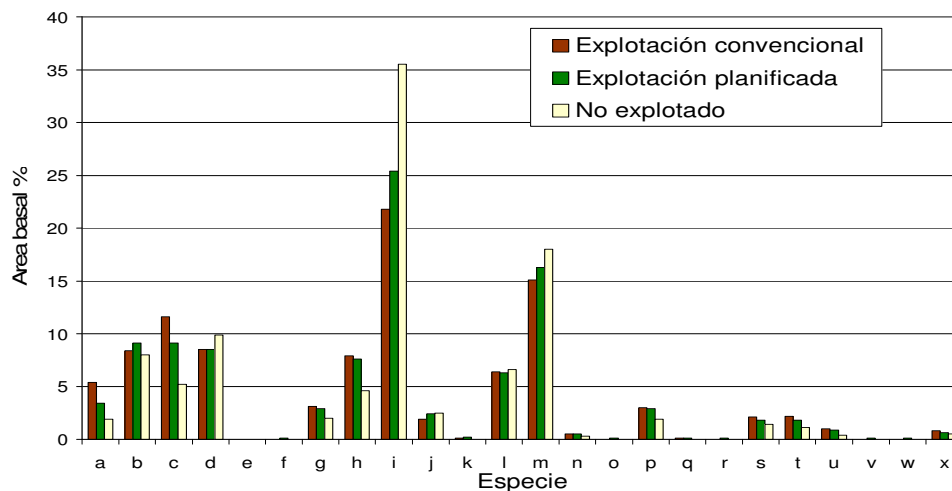


Figura 42. Comparación del área basal en el bosque explotado y no aprovechado, luego de 30 años de la intervención.

(a) *Attalea butyracea*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Cecropia peltata*, (d) *Coccoloba padiformis*, (e) *Cordia thaisiana*, (f) *Ficus insipida*, (g) *Fissicalyx fendleri*, (h) *Inga oerstediana*, (i) *Pachira quinata*, (j) *Pouteria reticulata*, (k) *Protium crenatum*, (l) *Sapium stylare*, (m) *Spondias mombin*, (n) *Syagrus sancona*, (o) *Terminalia amazonia*, (p) *Zanthoxylum culantrillo*, (q) Tolerancia media grandes, (r) Tolerancia media medianas, (s) Tolerancia media pequeñas, (t) Pioneras medianas, (u) Pioneras pequeñas, (v) Tolerantes grandes, (w) Tolerantes medianas, (x) Tolerantes pequeñas

También en la amazonía brasileña, simulando las prácticas de manejo actuales con extracción de $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ y un ciclo de corta de 30 años, Phillips *et al.* (2004) encontraron que se pueden obtener rendimientos sostenidos pero que la composición de la madera cambia hacia las livianas (en su mayoría correspondientes a especies pioneras). Además, el tamaño de los árboles extraídos desciende y se incrementa el número. El volumen en pie de los árboles se reduce en un 15% sobre los 150 años, con las pioneras incrementando su prevalencia en el rodal.

De igual manera, en los resultados de la simulación para un periodo de 100 años, tanto en explotación convencional como planificada, se observa como las especies *Coccoloba padiformis* (tolerante), *Pachira quinata* y *Spondias mombin* (tolerantes intermedias) incrementan su área basal, mientras que *Cecropia peltata* (pionera) y los grupos de pioneras medianas y pequeñas disminuyen (Figura 43). Van Gardingen *et al.* (2006) usando el modelo Simflora encontraron resultados similares con un incremento inicial en las pioneras que son reemplazadas lentamente por especies del dosel, con el cambio más significativo representado por una reducción en la proporción de individuos en el grupo ecológico de emergentes, que se corresponde a las denominadas tolerantes intermedias grandes en este trabajo.

Esos resultados son consistentes con lo establecido en la teoría de sucesión forestal acerca de la respuesta del bosque a la perturbación (e.g. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1981, Brokaw 1985, Swaine y Whitmore 1988, Finegan 1996, Peña-Claros 2003).

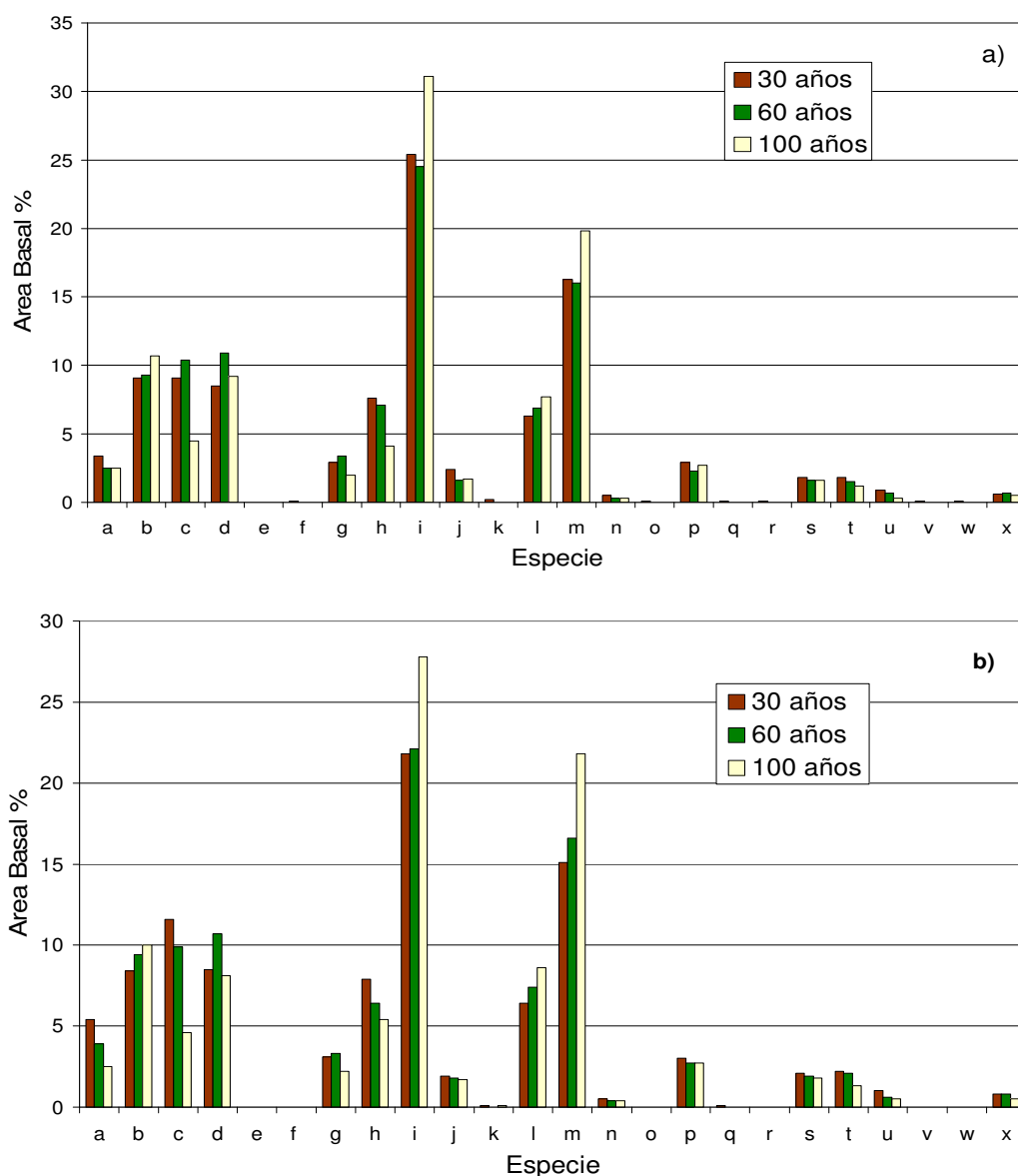


Figura 43. Comparación del área basal en el bosque bajo condiciones de aprovechamiento a) planificado y b) convencional, luego de 30, 60 y 100 años de la explotación.

(a) *Attalea butyracea*, (b) *Brosimum alicastrum*, (c) *Cecropia peltata*, (d) *Coccoloba padiformis*, (e) *Cordia thaisiana*, (f) *Ficus insipida*, (g) *Fissicalyx fendleri*, (h) *Inga oerstediana*, (i) *Pachira quinata*, (j) *Pouteria reticulata*, (k) *Protium crenatum*, (l) *Sapium stylare*, (m) *Spondias mombin*, (n) *Syagrus sancona*, (o) *Terminalia amazonia*, (p) *Zanthoxylum culantrillo*, (q) Tolerancia media grandes, (r) Tolerancia media medianas, (s) Tolerancia media pequeñas, (t) Pioneras medianas, (u) Pioneras pequeñas, (v) Tolerantes grandes, (w) Tolerantes medianas, (x) Tolerantes pequeñas

El modelo asume una entrada continua de semillas, lo cual puede no ser tan cierto, si se considera que en ciclos de corta como los de 30 años y con explotación convencional, algunas especies pueden no haber alcanzado su estadio reproductivo, tal como lo plantea Kammesheidt (2001a). De manera que la composición del rodal puede cambiar y estar dominada por especies de reproducción temprana, que no suele ser el caso de las especies comerciales.

Debe considerarse que aunque un sistema de aprovechamiento produzca buenos rendimientos después de muchos años, esto no lo hace necesariamente sostenible, debido a que este debe asegurar no solo rendimientos estables sino también conservar otras funciones del bosque que dependen de una estructura del bosque intacta (Huth *et al.* 2005).

Asimismo, estos resultados muestran que los ciclos de corta establecidos por la administración forestal en Venezuela no son ecológicamente sostenibles; y tal como lo recomiendan Huth *et al.* (2005) entre las medidas para el logro del manejo sostenible se encuentran el uso de las técnicas de impacto reducido, así como reducir la intensidad de corta, incrementar la longitud de los ciclos de corta o incrementar los diámetros mínimos de cortabilidad.

X. CONCLUSIONES

Los diferentes grupos funcionales de especies arbóreas mostraron tasas de crecimiento que se corresponden con las encontradas en otras selvas tropicales, es decir tasas mayores para las pioneras y menores para las tolerantes a la sombra.

En general, las tasas de crecimiento diamétrico de la comunidad arbórea fueron bajas lo que puede atribuirse a que el mayor número de especies pertenece a las tolerantes. Las diferencias encontradas en las tasas de crecimiento entre los diferentes grupos de especies arbóreas, con las mayores tasas para las palmas, seguidas por las pioneras medianas y pequeñas, se corresponde con lo esperado considerando las características propias de cada uno de esos grupos y reportado por diferentes autores.

Las relaciones alométricas utilizadas mostraron ser adecuadas dado que los coeficientes de determinación (R^2) fueron altos sugiriendo una buena relación entre las variables altura total y diámetro a la altura de pecho (D).

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

Al simular la dinámica del bosque para un periodo de 500 años se encontró que se corresponde a la composición esperada para un bosque no intervenido por un largo periodo. En los primeros 200 años observamos una gran variación en densidad y área basal, hasta que se alcanzaron valores similares a los observados en campo. En general, para banco y bajío, en los primeros periodos se encontró que el mayor IV corresponde al grupo de las pioneras, que va decreciendo en el tiempo y dando paso a especies correspondientes a tolerantes intermedias, hasta llegar a un rodal dominado por tolerantes y tolerantes intermedias grandes.

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

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

De acuerdo con los resultados de la simulación, la recuperación de los valores iniciales del área basal y la biomasa maderable toma un tiempo considerablemente mayor que el correspondiente a un ciclo de corta de 30 años que es el establecido en Venezuela.

Esos resultados muestran que una nueva intervención al cumplirse el ciclo de corta no suministraría cantidades similares de madera, sólo hacia el año 100 el volumen de madera disponible es similar al inicial. El espacio de tiempo entre dos cosechas es demasiado corto, lo que no permite el

reemplazo de los árboles cosechados o afectados durante las operaciones de corta simuladas.

Las especies pioneras se beneficiaron de la perturbación ocasionada por la explotación, mostrando la mayor respuesta en los primeros 30 años posteriores a la explotación. Luego hacia los 100 años las especies tolerantes intermedias incrementan su área basal, mientras que *las* pioneras disminuyen.

El modelo es capaz de generar proyecciones razonables de la estructura, composición y rendimiento futuro del bosque en relación con el aprovechamiento del mismo. Los escenarios estudiados usando el modelo FACET dan un panorama del futuro de los bosques aprovechados. La interpretación de esos resultados puede servir de guía en el establecimiento de estrategias adecuadas hacia el logro de un manejo forestal sostenible.

Finalmente, con base en lo encontrado para el área de estudio y considerando que se han simulado los ciclos de corta establecidos en Venezuela se puede afirmar que los mismos no son ecológicamente sostenibles y que las intensidades y técnicas de corta son agresivas para el ambiente haciendo insostenibles las prácticas de manejo actuales, lo que hace impostergable tomar medidas que conduzcan al uso de técnicas de impacto reducido, reducción de las intensidades de corta, incrementar la longitud de los ciclos de corta, revisión de los diámetros mínimos de cortabilidad.

XI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBOTT-WOOD C. 2002. Landscape forest modeling of the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Tesis MSc. (Environmental Science). University of North Texas, Denton. 158 pp.
- ACEVEDO M.F. 2006. FACETA: an individual-based model for forest landscape simulation. USER's Guide V 1.0.0. Department of Geography & Institute of Applied Sciences. University de North Texas. Denton, Texas (mimeo).
- ACEVEDO M.F. 1981. On Horn's Markovian Model of Forest Dynamics with particular reference to tropical forests. *Theoretical Population Biology*. 19:230-250.
- ACEVEDO M.F., ABLAN M., URBAN D.L. y S. PAMARTI. 2001a. Estimating parameters of forest patch transition models from gap models. *Environmental Modelling & Software* 16: 649-658
- ACEVEDO M.F., PAMARTI S., ABLAN M., URBAN D.L. y A. MIKLER. 2001b. Modeling forest landscapes: parameter estimation from gap models over heterogeneous terrain. *Simulation* 77:53-68.
- ACEVEDO M.F., D.L. URBAN y H.H. SHUGART. 1996. Models of forest dynamics based on roles of tree species. *Ecological Modelling* 87/1-3:267-284.
- ACEVEDO M.F., URBAN D.L. y M. ABLAN. 1995. Transition and gap models of forest dynamics. *Ecological Applications* 5:1040-1055.
- ACKERLY D.D. 1996. Canopy Structure and Dynamics: Integration of Growth Processes in Tropical Pioneer Trees. pp 619-658. *In: Mulkey S.S., R.L. Chazdon y A.P. Smith (eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology.* Chapman and Hall, New York. Londres.
- ACKERLY D.D. y M.J. DONOGHUE. 1998. Leaf size, sapling allometry and Corner's rules; Phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *American Naturalist* 152:767-791.
- AIBA S. y T. KOKYAMA. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* 85:611-624.
- ALVAREZ-BUYLLA E.R. y M. MARTÍNEZ-RAMOS. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- ALVES L.F. y F. A. M. SANTOS. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18:245-260.
- ARCHIBALD S. y W.J. BOND. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102: 3-14.
- ARETS E.J.M.M., van ULFT B. (L.H.), PHILLIPS P. D., van der HOUT P., ZAGT R.J. y P. R. van GARDINGEN. 2005. A spatially explicit individual-based tree dynamics model for a tropical rain forest community in central Guyana. *In: Arets E.J.M.M. Long-term Responses of Populations and Communities of Trees to Selective Logging in Tropical Rain Forests in Guyana.* Tropenbos-Guyana Series 13. Tropenbos-Guyana Programme, Georgetown, Guyana. 192 p.

- BAKER T.R., SWAINE M.D. y D.F.R.P. BURSLEM. 2003a. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:21-36
- BAKER T.R., BURSLEM D.F.R. P. y M.D. SWAINE. 2003b. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:109-125.
- BALDOCEDA R. 1996. Aplicación de un modelo de simulación para predecir la respuesta de un bosque tropical al aprovechamiento: Un caso de los Llanos Occidentales Venezolanos. Tesis MSc. Centro Interamericano de Desarrollo e Investigación Ambiental y Territorial. Universidad de Los Andes. Mérida. 145 p.
- BARRETO P., AMARAL P., VIDAL E. y C. UHL. 1998. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108: 9-26.
- BARTELINK H.H. 1996. Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 86: 193-203.
- BAZZAZ F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. pp. 233-243. *In: Medina E., R Mooney y C. Vásquez-Yanez (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Tasks for Vegetation Science* 12. Dr. W. Junk Publ., The Hague. 325 p.
- BEGON M., HARPER J.L. y C.R. TOWNSEND. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1068p.
- 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 M.Sc. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 72 p.
- BEYER-MÜNTZEL P. 1983. Produktionstechnische Grundlagen der Weidewirtschaft in den West-Llanos Venezuelas unter besonderer Berücksichtigung der standörtlichen Faktoren. Diss.Landwirtschaftliche Fakultät. Universität Göttingen. 192 p.
- BINKLEY D., STAPE J.L., RYAN M.G., BARNARD H.R. y J. FOWNES. 2002. Age-related decline in forest ecosystem growth: An Individual-Tree, Stand-Structure Hypothesis. *Ecosystems* 5: 58-67
- BONAL D., SABATIER D., MONTPIED P., TREMEAUX D. y J.M. GUEHL. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124:454-468
- BONAN G. B.; SHUGART, H. H. y D. URBAN. 1990. The sensitivity of some high-latitude boreal forests to climatic parameters. *Climatic Change* 16:9-29.
- BOND W.J., HONIG M. y K.E. MAZE. 1999. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecología* 120: 132-136.
- BOSSSEL H. y H. KRIEGER. 1991. Simulation model of natural tropical forest dynamics. *Ecological Modelling* 59:37-71.
- BOTKIN D.B. 1993. *Forest dynamics: An ecological model*. Oxford: Oxford University Press. 330 p.
- BOTKIN D.B., JANAK J.F. y J.R. WALLIS. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* 60:849-873.

- BRIENEN R.J. W. y P. A. ZUIDEMA. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146: 1-12
- BROKAW N.R. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. pp.53-69. *In*: Pickett S.T.A. y P.S. White (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York. 472 p.
- BROWN S, GILLESPIE A.J.R. y A. LUGO. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forestry inventory data. *Forest Science* 35: 881-902.
- BROWN S.L., SCHROEDER P. y J.S. KERN. 1999. Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA. *Forest Ecology and Management* 123: 81-90.
- BRUENIG E. 1996. *Conservation and management of tropical rainforests: an integrated approach to sustainability*. UK, CAB International/Cambridge University Press. 339 pp.
- BULLOCK S.H. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* 41:13-16.
- BUONGIORNO J. y B.R. MICHIE. 1980. A matrix model of uneven-aged forest management *Forest Science* 26:609-625.
- CATALÁN A.O. 1989. *El proceso de deforestación en Venezuela entre 1975-1988*. Ministerio de Ambiente y de los Recursos Naturales Renovable (MARNR), Caracas.
- CENTENO J. 1990. *El desarrollo forestal de Venezuela*. IFLA. Mérida. 59 p.
- CHAVE J. 2000. Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale. *Annales de Physique*. 25: 1-184.
- CLARK D.A. y D.B. CLARK. 2001. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82: 1460-1472.
- CLARK, D.A. y D.B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen -Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- CLARK D.A. y D.B. CLARK. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- CLARK, D.B. y D.A. CLARK. 1999. Assessing the growth of tropical rainforest trees: issues for forest modelling and management. *Ecological Applications* 9:981-997.
- CLAUSSEN J. y C. MAYCOCK. 1995. Stem allometry in a North Queensland tropical rain forest. *Biotropica* 27: 421-426.
- COATES K.D., CANHAM C.D., BEAUDET M., SACHS D.L. y C. MESSIER. 2003. Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *Forest Ecology and Management* 186:297-310.
- CONDIT R., HUBBELL S.P. y R.B. FOSTER. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7:405-416.
- CORNELISSEN J.H.C. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118:248-255.
- CROW T.R. y A.H. PERERA. 2004. Emulating natural landscape disturbance in forest management - an Introduction. *Landscape Ecology* 19: 231-233.

- CURTIS R. 1967. Height-diameter and height-diameter-age equations for second-growth Douglas-fir. *Forest Science* 13:365-375.
- D'JESÚS A. 1999. Evaluación de la masa forestal en compartimientos explotados y no explotados de la Reserva Forestal Caparo, Barinas, Venezuela. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR). Mérida, Venezuela. 72 p.
- D'JESUS A., TORRES L. A., y H. RAMÍREZ. 2001. Consecuencias de la explotación maderera sobre el crecimiento y el rendimiento sostenible de un bosque húmedo decíduo en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 45: 133-143.
- da SILVA R. P., dos SANTOS J., SIZA TRIBUZY E., CHAMBERS J.Q., NAKAMURA S., y N. HIGUCHI. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166:295-301
- DALLING J.W., WINTER K., NASON J.D., HUBBELL S.P., MURAWSKI D.A. y J.L. HAMRICK. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82: 933-945.
- DAUBER E., FREDERICKSEN T.S. y M. PEÑA. 2005. Sustainability of timber harvesting in Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management* 214:294-304.
- DAVIES S.J. 2001. Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology* 82: 920-932.
- DAVIES S.J. y P.S. ASHTON. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86: 1786-1795.
- DEGEN B., BLANC L., CARON H., MAGGIA L., KREMER A. y S. GOURLET-FLEURY. 2006. Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. *Biological Conservation* 131:386-401
- del VALLE-ARANGO J.I. 1998. Crecimiento de cuatro especies de árboles de los humedales forestales del Litoral Pacífico Colombiano. Pp:214-223. *In: BOLFOR* (eds.) 1998. Memorias del Simposio Internacional "Posibilidades de Manejo Forestal Sostenible en América Tropical". Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 363 p.
- DELGADO L. 2000. Modelos de simulación a diferentes escalas de la dinámica del bosque tropical. Reserva Forestal Imataca. Sector Central. Tesis MSc. Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG). Puerto Ordaz, Venezuela. 179 p.
- DELGADO L., ACEVEDO M.F., CASTELLANOS H., RAMÍREZ H. y J. SERRANO. 2005. Relaciones Alométricas y Patrones de Crecimiento para Especies de Árboles de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia* 30:275-283.
- DENSLOW, J. S. 1996. Functional group diversity and responses to disturbances. pp. 127-152. *In: Orians G.H., Dirzo, R. y J. H. Cushman* (eds). *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Springer. Berlin. 200 p.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DOYLE T. W. 1981. The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rainforest: an application of a tropical forest succession model. *In: West D.*

- C., Shugart H. H. y D. B. Botkin (eds.) Forest Succession: concepts and applications. Springer-Verlag. New York. 517 p.
- DÜNISCH O., RIBEIRO V. y M.J. BAUCH. 2003. Dendroecological Investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees* 17:244-250
- DYKSTRA D.P. 2002. Reduced impact logging: concepts and issues. *In*: Enters T., Durst P.B., Grahame B. Applegate G.B., Kho P.C.S. y G. Man. Applying Reduced Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management. Asia-Pacific Forestry Commission International. Conference Proceedings 26 February to 1 March 2001 Kuching, Malaysia FAO, Tailandia. 526 p.
- DYKSTRA D.P. y R. HEINRICH. 1992. Sustaining tropical forests through environmentally sound harvesting practices. *Unasylva* 43(169):9-15.
- DYKSTRA D.P., KOWERO G.S., OFOSU-ASIEDU A. y P. KIO (eds.). 1996. Promoting stewardship of forests in the humid forest zone of anglophone West and Central Africa. The United Nations Environment Programme and The Centre for International Forestry Research, Final Report. 103p.
- ENQUIST B.J., WEST G.B., CHARNOV E.L. y J.H. BROWN. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907-911
- EWEL J.J., MADRIZ A. y J.TOSI. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas. Venezuela. 216 p.
- FANG Z. y R. BAILEY. 1998. Height-diameter models for tropical forests on Hainan Island in southern China. *Forest Ecology and Management* 110:315-327.
- FERNÁNDEZ-GREY, Y. 1995. Aplicación de modelos de base individual a bosques tropicales americanos: un caso de la Guayana venezolana. Tesis M.Sc. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 179 p.
- FICHTLER E., CLARK D.A. y M. WORBES. 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and C-14. *Biotropica* 35:306-317
- FIELD C. y C. VASQUEZ-YANEZ. 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.
- FINEGAN B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124.
- FINEGAN B. y M. CAMACHO. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:177-189.
- FRANCO W. 1982. Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, estado Barinas. Instituto de Silvicultura. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 183 p.
- FREDERICKSEN T.S. y F.E. PUTZ. 2003. Silvicultural intensification for tropical forest conservation. *Biodiversity and Conservation* 12:1445-1453.
- FUHLENDORF S.D. y F.E. SMEINS. 1996. Spatial scale influence on long-term temporal patterns of a semi-arid grassland. *Landscape Ecology* 11:107-113.
- GILLESPIE A.J.R, BROWN S. y A.E. LUGO. 1992. Tropical forest biomass estimation from truncated stand tables. *Forest Ecology and Management* 48:69-87.

- GITAY H. y I.R. NOBLE. 1997. What are functional types and how should we seek them? Pp. 3-19. *In*: Smith T.M., Shugart H.H. y F. Woodward (eds). Plant functional types. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 392 p.
- GOETZ H. 2004. Simulating landscapes and using metrics to assess wildlife habitat and ecosystem health for agent-based models. Propuesta de Tesis MSc. University of North Texas.
- GÓMEZ-POMPA A. y C. VÁZQUEZ-YANES. 1981. Successional studies of a rain forest in México. Pp. 246-266. *In*: West D.C., Shugart H.H. y D.B. Botkin (eds.) Forest succession, concepts, and applications. Springer-Verlag. New Cork. 517 p.
- GOURLET-FLEURY S y F. HOULLIER. 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 131:269-289.
- GRATZER G., CANHAM C., DIECKMANN U., FISCHER A., IWASA Y., LAW R., LEXER M. J., SANDMANN H., SPIES T. A., SPLECHTNA B. E. y J. SZWAGRZYK. 2004. Spatio-temporal development of forests current trends in field methods and models. *Oikos* 107:3-15.
- GULLISON R.E. y J.J. HARDNER. 1993. The effects of road design and harvesting intensity on forest damage caused by selective logging; empirical results and a simulation model from Bosque Chimanes, Bolivia. *Forest Ecology and Management* 59: 1-14.
- HALL J.S., HARRIS D.J., MEDJIBE V. y P.M.S. ASHTON. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183:249-264
- HALL O., HAY G.J. y D.J. MARCEAU. 2004. Multiscale object-specific analysis: scale problems and multiscale solutions. Proc. 12th Int. Conf. on Geoinformatics – Geospatial Information Research: Bridging the Pacific and Atlantic University of Gävle, Sweden, 7-9 June 2004. pp:631-638.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. y P.B. TOMLINSON. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. New York: Springer-Verlag. 673 p.
- HAMILTON D.A. 1990. Extending the range of applicability of an individual tree mortality model. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1212-1218.
- HARTSHORN G.S. 1978. Tree falls and forest dynamics. Pp. 617-638. *In*: Tomlinson P.B. y M.H. Zimmermann (eds). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University, Cambridge. 675 p.
- HARTSHORN G.S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. *In*: Golley F.B. y E. Medina. (eds.). *Tropical ecological systems*. New York: Springer-Verlag. 398 p.
- HEINRICH R. 1998. Aprovechamiento ambientalmente apropiado para mantener los bosques tropicales. pp. 5-15. *In*: BOLFOR; CIFOR; IUFRO. 1998. *Memorias del Simposio Internacional sobre Posibilidades para el Manejo Forestal Sostenible en América Tropical*, Bolivia. 363 p.
- HERNÁNDEZ C. y J. GUEVARA. 1994. *Especies Vegetales de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Cuaderno Comodato ULA-MARNR, N° 23*. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales, Mérida, Venezuela. 69 p.

- HINRICHS A., ULBRICHT R., SULISTIOADI B., RUSLIM Y., MUCHLIS I. y D. HUI LANG. 2002. Simple measures with substantial impact: implementing RIL in one forest concession in East Kalimantan. Pp: 101-116. *In*: Enters T., Durst P.B., Grahame B. Applegate G.B., Kho P.C.S. y G. Man. Applying Reduced Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management. Asia-Pacific Forestry Commission International. Conference Proceedings 26 February to 1 March 2001 Kuching, Malaysia FAO, Tailandia. 526 p.
- HOLBROOK N.M. y F.E. PUTZ. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany* 76: 1740-1749.
- HOLCOMB S.S. 2001. An examination of the riparian bottomland forest in North Central Texas through ecology, history, field study, and computer simulation. Tesis MSc. University of North Texas, Denton. 103 p.
- HORN H.S. 1971. The adaptive geometry of trees. *Monographs in Population Biology*, vol. 3. Princeton University Press. Princeton, N.J. 144 p.
- HOUTER N.C. y T.L. PONS. (en línea). Leaf characteristics in relation to functional groups based on habitat preference of tropical forest trees in Central-Guyana. EuroWorkshop Functional Groupings of Tropical Trees www.nbu.ac.uk/tropical/NicoHouter.doc. Consultado septiembre 2003. Edinburgh Centre for Tropical Forests
- HOWARD A. F. y J. VALERO. 1992. A diameter class growth model for assessing the sustainability of silvicultural prescriptions in natural tropical forest. *Commonwealth Forestry Review* 71:171:177.
- HUBER O. y C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. MARNR, Caracas.
- HUECK K. 1960. Mapa de Vegetación de la República de Venezuela. Boletín N° 7. Instituto Forestal Latinoamericano, Mérida, Venezuela. pp 3-15.
- HUTH A. y B. TIETJEN. 2007. Management strategies for tropical rain forests: Results of ecological models and requirements for ecological-economic modelling. *Ecological Economics* 62:207-215.
- HUTH A., DRECHSLER M, y P. KÖHLER. 2005. Using multicriteria decision analysis and a forest growth model to assess impacts of tree harvesting in Dipterocarp lowland rain forests. *Forest Ecology and Management* 207:215-232.
- HUTH A. y T. DITZER. 2001. Long-term impacts of logging in a tropical rain forest—a simulation study. *Forest Ecology and Management* 142:33-51.
- JOHNS A.D. 1988. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20: 31-37.
- JOHNS J.S., BARRETO P. y C. UHL. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.
- JØRGENSEN S.E. y G. BENDORICCHIO. 2001. *Fundamentals of ecological modelling*. Third Edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. 389 p.
- JØRGENSEN O. 1994. Mapa de vegetación y uso actual del Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo. Cuadernos Comodato ULA-MARNR 22. Mérida, Venezuela. 44 p.
- KAMMESHEIDT L. 2000. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecologica* 21:37-48

- KAMMESHEIDT L. 1998. Stand structure and spatial pattern of commercial species in logged and unlogged Venezuelan forest. *Forest Ecology and Management* 109: 163-174.
- KAMMESHEIDT L. 1994. Bestandesstruktur und Artendiversität in selektiv genutzten Feuchtwäldern der westlichen Llanos Venezuelas, unter besonderer Berücksichtigung einiger autökologischer Merkmale wichtiger Baumarten. *Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen*, Heft 100. Göttingen, Germany. 230 p.
- KAMMESHEIDT L., P. KÖHLER y A. HUTH. 2002. Simulating logging scenarios in secondary forest embedded in a fragmented neotropical landscape. *Forest Ecology and Management* 170: 89-105.
- KAMMESHEIDT L., P. KÖHLER y A. HUTH. 2001a. Sustainable timber harvesting in Venezuela: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 38:756-770.
- KAMMESHEIDT L., TORRES-LEZAMA A., FRANCO W. y M. PLONCZAK. 2001b. History of logging and silvicultural treatments in the western Venezuelan plain forests and the prospect for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* 148:1-20.
- KARIUKI M., KOOYMAN R.M., BROOKS L., SMITH R. G. B. y J.K. VANCLAY. 2006. Modelling growth, recruitments and mortality to describe and simulate dynamics of subtropical rainforests following different levels of disturbance. *FBMIS* 1:22-47
- KILLMANN W., BULL G.Q, SCHWAB O. y R.E. PULKKI. 2002. Reduced impact logging: does it cost or does it pay?. Pp: 117-129. *In: Enters T., Durst P.B., Grahame B. Applegate G.B., Kho P.C.S. y G. Man. Applying Reduced Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management. Asia-Pacific Forestry Commission International. Conference Proceedings 26 February to 1 March 2001 Kuching, Malaysia FAO, Tailandia. 526 p.*
- KING D.A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia* 51: 351-356.
- KING D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4:25-44.
- KING D.A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12:25-44.
- KING D.A., DAVIES S.J. y N.S. Md. NOOR. 2006. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management* 223:152-158.
- KÖHLER P y A. HUTH. 1998. The effect of tree species grouping in tropical rain forest modelling -simulation with the individual based model Formind. *Ecological Modelling* 109:301-321.
- KÖHLER P., CHAVE J., RIERA B. y A. HUTH. 2003. Simulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* 6:114-128
- KÖHLER P., DITZER T. y A. HUTH. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- KOHYAMA T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1:399-404.
- KOHYAMA T. 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest Canopy. *Functional Ecology* 5:83-90.

- KOHYAMA T. y M. HOTTA. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 1:515-521.
- KOHYAMA T., SUZUKI E., PARTOMIHARDJO T., YAMADA T. y T. KUBO. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91:797-806
- KONRAD V. 1965. Resultados de la investigación del crecimiento de bosques naturales venezolanos. *Revista Forestal Venezolana* 7: 65-93.
- KOZLOWSKI T.T. 1979. *Tree Growth and environmental stresses*. University of Washington Press, Seattle, USA. 194 p.
- KOZLOWSKI T.T., KRAMER P.J. y S.G. PALLARDY. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, Londres. 657 p.
- LAMBERS H., CHAPIN III F.S. y T.L. PONS. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, Berlin. 540 p.
- LARCHER W. 1995. *Physiological plant ecology*. 3a. ed. Springer, Berlin. 506 p.
- LAURANCE W.F., NASCIMENTO H.E.M., LAURANCE S.G., CONDIT R., D'ANGELO S. y A. ANDRADE. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecology and Management* 190:131-143
- LEÓN-PELÁEZ J.D. y E. GIRALDO. 2000. Crecimiento diamétrico en robledales del norte y centro de Antioquia. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 15:119-138
- LEVIN S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967
- LEWIS S. L., PHILLIPS O. L., BAKER T. R., LLOYD J., MALHI Y., ALMEIDA S., HIGUCHI N., LAURANCE W. F., NEILL D., SILVA N., TERBORGH J., TORRES-LEZAMA A., BROWN S., CHAVE J., KUEBLER C., NÚÑEZ P., VÁSQUEZ M. R. y B. VINCETI. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 421-436.
- LEXER, M.J. y K. HÖENNINGER. 2001. A modified 3D-patch model for spatially explicit simulation of vegetation composition in heterogeneous landscapes. *Forest Ecology and Management* 144:43-65.
- LIEBERMAN D. y M. LIEBERMAN. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., HARTSHORN G.S. y R. PERALTA. 1985a. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73:505-516.
- LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., HARTSHORN G.S. y R. PERALTA. 1985b. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 97-109.
- LIEBERMAN D., HARTSHORN G.S., LIEBERMAN M. y R. PERALTA. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, Costa Rica, 1969-1985. Pp. 509-521. *In: Gentry A. H. (ed.). Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven. 627p.
- LIU J y P.S. ASHTON. 1995. Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management* 73:157-175.
- LLAMOZAS S., DUNO de SREFANO R., MEIER W., RIINA R., STAUFFER F., AYMARD G., HUBER O. y R. ORTIZ. 2003. *Libro rojo de la flora venezolana*. PROVITA.

- Fundación Polar. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas. 555 p.
- LÓPEZ J, PERNÍA E. y E. POZZOBON. 1996. Avance de las deforestaciones en la Reserva Forestal de Caparo, edo. Barinas entre 1987-1994. *Revista Forestal Venezolana* 40(2): 29-36.
- LOWELL K.E. y R.J. MITCHELL. 1987. Stand growth projection: simultaneous estimation of growth and mortality using a single probabilistic function. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1466-1470.
- MAC. 1961. Atlas forestal de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela. sp.
- MANOKARAN N. y K.M. KOCHUMMEN. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.
- MANOKARAN N. y M.D. SWAINE. 1994. Population Dynamics of Trees in Dipterocarp Forests of Peninsular Malaysia. *Malayan Forest Records* No. 40, Forest Research Institute Malaysia, Kepong. 173 p.
- MARTIN G.L. y A.R. EK. 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science* 30:731-743.
- MARTIN J.G., KLOEPEL B.D., SCHAEFER T.L., KIMBLER D.L. y S.G. McNULTY. 1998. Aboveground biomass and nitrogen allocation of ten deciduous southern Appalachian tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1648-1659.
- MARTÍNEZ G. y G. MEDRANO-VALLE. 2000. Análisis alométrico de una especie perteneciente a la familia Acanthaceae, En: www.edustatspr.com/proyectos/Inv99-2000-II-5.pdf.
- MARTÍNEZ-RAMOS M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. pp. 191-240. In: Gómez-Pompa A. y S. del Amo (eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Editorial Alambra Mexicana, México. 421 p.
- MARTINS S.S., COUTO L., MACHADO C.C. y A.L. SOUZA. 2003. Efeito da exploração florestal seletiva em uma floresta estacional semidecidual. *R. Árvore* 27:65-70.
- NASSAUER J.I. y R.C.CORRY. 2004. Using normative scenarios in landscape ecology. *Landscape Ecology* 19: 343-356.
- NIKLAS K. 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. *American Journal of Botany* 80:461-467.
- O'BRIEN S.T., HUBBELL S.P., SPIRO P., CONDIT R. y R.B. FOSTER. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76:1926-1939.
- OLDEMAN R.A.A. y J.V. van DIJK. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. Pp. 21-65. In: Gomez-Pompa A., Whitmore T.C., M. Hadley (eds.) *Rain forest regeneration and management*. MAB UNESCO, Parthenon, Oxford. 458 p.
- OMULE S. y R. MacDONALD. 1991. Simultaneous curve fitting for repeated height-diameter measurements. *Canadian Journal of Forest Research* 21:1418-1422.

- ONG R. y M. KLEINE. 1995. Dipsim: A Dipterocarp Forest Growth Simulation Model for Sabah. Forest Research Centre, Sabah. 94p.
- ONG J.E., GONG W.K. y C.H. WONG. 2004. Allometry and partitioning of the mangrove, *Rhizophora apiculata*. Forest Ecology and Management 188:395-408
- OSADA M., TATENO R., HYODO F. y H. TAKEDA. 2004. Changes in crown architecture with tree height in two deciduous tree species: developmental constraints or plastic response to the competition for light?. Forest Ecology and Management 188:337-347
- PACALA S.W., CANHAM C.D., SAPONARA J., SILANDER Jr J.A., KOBE R.K. y E. RIBBENS. 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. Ecological Monographs 66:1-43.
- PEÂLISSIER R. y J-P. PASCAL. 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. Journal of Tropical Ecology 16:429-446.
- PEARSON T.R.H., BURSLEM D.F.R.P., GOERIZ R.E. y J.W. DALLING. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. Oecologia 137:456-465
- PEÑA-CLAROS M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. Biotropica 35: 450-461.
- PHILLIPS P. (en línea). Grouping species in tropical forests for growth, mortality and recruitment models. Seminar presented at the Euro-Workshop on "Functional Groupings of Tropical Trees: Simplifying Species Complexity as an Aid to Understanding Tropical Forest Dynamics". www.nbu.ac.uk/tropical/NicoHouter.doc. Consultado septiembre 2003. Edinburgh Centre for Tropical Forests
- PHILLIPS P.D., de AZEVEDO C.P., DEGEN B., THOMPSON I.S., SILVA J.N.M. y P.R. van GARDINGEN. 2004. An individual-based spatially explicit simulation model for strategic forest management planning in the eastern Amazon. Ecological Modelling 173:335-354
- PHILLIPS P.D., YASMAN I., BRASH T.E. y P.R. van GARDINGEN. 2002. Grouping tree species for analysis of forest data in Kalimantan (Indonesian Borneo). Forest Ecology and Management 157: 205-216.
- PICARD N. y A. FRANC. 2003. Are ecological groups of species optimal for forest dynamics modelling?. Ecological Modelling 163:175-186
- PICKETT S.T.A., 1983. Differential adaptation of tropical species to canopy gaps and its role in community dynamics. Tropical Ecology 24:68-84.
- PINARD M.A. y F.E. PUTZ. 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. Biotropica 28: 278-295.
- PINARD M.A., BARKER M.G. y J. TAY. 2000. Soil disturbance and post-logging forest recovery on bulldozer paths in Sabah, Malaysia. Forest Ecology and Management 130: 213-225.
- PINARD M.A., PUTZ F.E., TAY J. y T.E. SULLIVAN. 1995. Creating timber harvest guidelines for a reduced-impact logging project in Malaysia. Journal of Forestry 93: 41-45.
- PITTIER H. 1948. Trabajos escogidos. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. sp.
- PLONCZAK M. 1989. Struktur und Entwicklungsdynamik eines Naturwaldes unter Konzessionsbewirtschaftung in den westlichen Llanos Venezuelas. Göttinger

- Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen, Heft 43. Göttingen, Alemania. 134 p.
- PLONCZAK M. 1996. Die Nutzung der Naturwälder in Venezuela. Allg. Forst- und Jagdzeitung 168. 140 p.
- PONNAMPERUNA F.N. 1984. Effects of flooding on soils. Pp. 9-45 *In*: Kozłowski T.T. (ed.). Flooding and Plant Growth. Academic Press, New York. 356 p.
- POORTER L. y E.J.M.M. ARETS. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- PORTÉ A. y H.H. BARTELINK. 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150:141-188
- PRANCE G.T. 1987. Biogeography of neotropical plants. Pp. 175-196. *In*: Whitmore T.C. y G.T. Prance (eds). Biogeography and quaternary history in tropical America. Clarendon Press, Oxford. 220 p.
- PULKKI R.E. 1999. El suministro de trozas de meciera tropical de latifoliadas mediante una explotación respetuosa del medio ambiente. *Unasylva* 193. <http://www.fao.org/docrep/w7990s/w7990s05.htm>
- PUTZ F.E., REDFORD K.H., ROBINSON J.G., FINBEL R. y G.M. BLATE. 2000. Biodiversity conservation in the context of tropical forest management. Environmental Department Papers, Biodiversity Series - Impact Studies. Paper no. 75. World Bank, Washington D.C. 80 p.
- RAMÍREZ H. 1995. Aplicación de un modelo de simulación de base individual a la dinámica del bosque tropical: un caso de los llanos occidentales venezolanos. Tesis MSc. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 64 p.
- RAMÍREZ H., ABLAN M., TORRES-LEZAMA A. y M. ACEVEDO. 2006. Simulación de la dinámica de un bosque tropical en los llanos occidentales de Venezuela. *Interciencia* 31:101-109.
- RAMÍREZ H., TORRES-LEZAMA A. y M. ACEVEDO. 1997. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los llanos occidentales venezolanos. *Ecotropicos* 10:9-20.
- RODRÍGUEZ R., HOFMANN G., ESPINOSA M. y D. RÍOS. 2003. Biomass partitioning and leaf area of *Pinus radiata* trees subjected to silvopastoral and conventional forestry in the VI region, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:437-449.
- ROIG F.A., J.J. JIMÉNEZ-OSORIO, J. VILLANUEVA-DÍAZ, B. LUCKMAN, H. TIESSEN, A. MEDINA y E.J. NOELLEMAYER. 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. *Dendrochronologia* 22:187-193
- ROJAS-LÓPEZ J.J. 2007. Regulación ambiental y colonización agraria en reservas de bosque. El drama de Ticoporo, estado Barinas-Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 48:129-141.
- SAKAI S. 1987. Patterns of branching and extension growth of vigorous saplings of Japanese Acer species in relation to their regeneration strategies. *Canadian Journal of Botany* 65:1578-1585.
- SHUGART H. H. 1997. Plant and ecosystem functional types. Pp. 20-45. *In*: Smith T. M., Shugart H. H. y F. WOODWARD. (eds). Plant functional types. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 383 p.

- SHUGART H.H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag. New York. 278 p.
- SHUGART H. y T.M. SMITH. 1992. Modelos para predecir la dinámica de los bosques boreales en respuesta al cambio ambiental. *Unasylva* 43:30-38.
- SHUGART H.M. y D.L. URBAN. 1989. Factors affecting the relative abundances of forest tree species. Pp 249-273. *In*: Grubb P.T. y J.B. Whithaker (eds.) *Toward a more exact ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. 488 p.
- SHUGART H.H. y D.C. WEST. 1977a. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the Chestnut blight. *Journal Environmental Management* 5: 161-179.
- SHUGART H.H. y D.C. WEST. 1977b. Long-term dynamics of forest ecosystems. *American Scientist* 69:647-652.
- SHUGART H.H. y D.C. WEST. 1980. Forest succession models. *BioScience* 30:308-313.
- SILVA J.N.M., de CARVALHO J.O.P., LOPES J. do C.A., ALMEIDA B.F. de, COSTA D.H.M., OLIVEIRA L.C. de, VANCLAY J.K. y J.P. SKOVSGAARD. 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *Forest Ecology and Management* 71: 267-274
- SIST P. y F.N. FERREIRA. 2007. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon, *Forest Ecology and Management* 243:199-209
- SIST P., BERTAULT J.G. y N. PICARD. 2002. Why minimum diameter cutting alone cannot fit with RIL objectives - Kalimantan. Pp: 117-129. *In*: Enters T., Durst P.B., Grahame B. Applegate G.B., Kho P.C.S. y G. Man. *Applying Reduced Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management*. Asia-Pacific Forestry Commission International. Conference Proceedings 26 February to 1 March 2001 Kuching, Malaysia FAO, Tailandia. 526 p.
- SIST P., NOLAN T., BERTAULT J.G. y D. DYKSTRA. 1998. Harvesting intensity versus sustainability in Indonesia. *Forest Ecology and Management* 108:251-260.
- SMITH T.M. y D.L. URBAN 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74.143.150.
- SPOSITO T.C. y F.A.M. SANTOS. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88: 939-949.
- STERCK F.J. y F. BONGERS. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89:1-13
- STERCK F.J., BONGERS F. y D.M. NEWBERY. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* 153:279-292.
- SWAINE M.D. y D.F.R.P. BURSLEM. (en línea). Functional species groups defined by regeneration requirements. <http://www.edinburgh.ceh.ac.uk/tropical/SwaineBurslem.DOC>. Consultado enero 2006.
- SWAINE M.D. y D. LIEBERMAN. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology (Special Issue)* 3:289-369.
- SWAINE M. D. y T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- TANG S.M., FRANKLIN J.F. y D.R. MONTGOMERY. 1997. Forest harvest patterns and landscape disturbance processes. *Landscape Ecology* 12: 349-363

- TAY J., HEALEY J. y C. PRICE. 2002. Financial assessment of reduced impact logging techniques in Sabah, Malaysia. Pp:198-217. *In*: Enters T., Durst P.B., Grahame B. Applegate G.B., Kho P.C.S. y G. Man. Applying Reduced Impact Logging to Advance Sustainable Forest Management. Asia-Pacific Forestry Commission International. Conference Proceedings 26 February to 1 March 2001 Kuching, Malaysia FAO, Tailandia. 526 p.
- ter STEEGE, H., WELCH, I. y R. ZAGT. 2002. Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. *Forest Ecology and Management* 170: 127-144.
- ter STEEGE H., BOOT R., BROUWER L., CAESAR J.C., ECK R.C., HAMMOND D., HARIPERSAUD P.P., van der HOUT P., JETTEN V.G., van KEKEM A.J., KELLMAN M.A., KHAN Z., POLAK A. M., PONS T.L., PULLES J., RAAIMAKERS D., ROSE S.A., van Der SANDEN J.J. y R. ZAGT. 1996. Ecology and logging in a tropical rain forest in Guyana:with recommendations for forest management. Wageningen. Tropenbos Foundation. Tropenbos Series 14. 123 p.
- THOMAS S. C. y F.A. BAZZAZ. 1999. Asymptotic height as predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80:1607-1622.
- THOMAS S.C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* 83:556-566.
- TOMLINSON P.B. 1987. Architecture of tropical plant. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:1-21.
- TORRES A. 1975. Ensayo de especies latifoliadas en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, edo. Barinas, Venezuela. Tesis de Maestría. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 206 p.
- TORRES-LEZAMA A., RODRÍGUEZ P. L., LEÓN J., QUIJADA M., ROJAS R., PLONCZAK M., RAMÍREZ H., LUGO L., REYES S., GUEVARA J. y O. CARRERO. 2001. Visión estratégica de la Estación de Investigación Caparo. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 73 p.
- TORRES-LEZAMA A., RAMÍREZ H. y R. BALDOCEA. 1998. Predicción de la respuesta de un bosque tropical venezolano a diferentes estrategias de manejo. pp. 234-240. *In*: BOLFOR (eds.) 1998. Memorias del Simposio Internacional "Posibilidades de Manejo Forestal Sostenible en América Tropical". Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 363 p.
- UHL C. y Y.GUIMARAES. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas Region of the State of Pará. *Biotropica* 21:98-106.
- UHL C. y I.C.G. VIERA. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas Region of the State of Para. *Biotropica* 21:98-106.
- UHL C., VERISSIMO A., MATTOS M., BRANDINO Z. y I.C.G. VIERA. 1991. Social economic and ecological consequences of logging in an Amazon frontier: the case of Tailandia. *Forest Ecology and Management* 46:243-273.
- URBAN D.L. (en línea) Landscape Dynamics. Prelude: On Ecological Models. <http://www.nicholas.duke.edu/landscape/>. Revisado el 22 de abril de 2004

- URBAN D.L. 1993. A User's Guide to ZELIG version 2. Department of Forest Sciences. Colorado State University. Fort Collins, Co, U.S.A. 77 p.
- URBAN D.L. y C. MILLER. 1996. Modeling sierran forests: capabilities and prospectus for gap models. Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress, vol. III, Assessments and scientific basis for management options. Davis: University of California, Centers for Water and Wildland Resources. 12 p.
- URBAN D.L. y H.H. SHUGART. 1992. Individual models of forest succession. Pp. 249-292. In: Glenn-Lewis D.C., Pett R.K y T.T. Veblen. (eds). Plant Succession: Theory and prediction. Chapman and Hill. Londres. 368 p.
- URBAN D.L., ACEVEDO M.F. y S.L. GARMAN. 1999. Scaling fine-scale processes to large-scale patterns using models derived from models: Meta-models. Pp:70-98. In: Mladenoff D.J. y W.L. Baker (eds.). Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications. Cambridge University Press. 388 p.
- URBAN D.L., C. MILLER, P.N. HALPIN y N.L. STEPHENSON. 2000. Forest gradient response in Sierran Landscapes: the Physical Template. Landscape Ecology 15:603-620.
- VALLE D., PHILLIPS P., VIDAL E., SCHULZE M., GROGAN J., SALES M. y P. van GARDINGEN. 2007. Adaptation of a spatially explicit individual tree-based growth and yield model and long-term comparison between reduced-impact and conventional logging in eastern Amazonia, Brazil. Forest Ecology and Management 243: 187-198.
- van GARDINGEN P.R., VALLE D. e I. THOMPSON. 2006. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajo's National Forest, Brazil. Forest Ecology and Management 231:184-195.
- VANCLAY J.K. 1989. A growth model for North Queensland rainforests. Forest Ecology and Management 27:245-271.
- VANCLAY J.K. 1991. Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. Forest Ecology and Management 42:143-168.
- VANCLAY J. 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. CAB International, Oxford. 336 pp.
- VANCLAY J.K. 1995. Growth models for tropical forest. A synthesis of models and methods. Forest Science 41:7-42.
- VANDERMEER J. H., D.H. BOUCHER, I. GRANZOW de la CERDA e I. PERFECTO. 2001. Growth and development of the thinning canopy in a post-hurricane tropical rain forest in Nicaragua. Forest Ecology and Management 149:221-242.
- VEILLON J.P. 1957. Primeros resultados de la medición del crecimiento de bosques naturales venezolanos. Boletín del IFLAIC. 2:73-90.
- VEILLON J. P. 1977. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1950 hasta 1975. Pp. 67-112. In: Hamilton L.S. (ed.). Conservación de los Bosques Húmedos de Venezuela. Sierra Club-Consejo de Bienestar Rural. Caracas. 181 p.
- VEILLON J.P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. Revista Forestal Venezolana 29: 5-20.

- VEILLON J.P., KONRAD V. y N. GARCIA. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales en las tierras bajas venezolanas. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. 40 p.
- VEILLON J.P.; QUINTERO A. y R. MILANO. 1977. Estimación del volumen total de los árboles y de la masa forestal de algunos tipos de bosques naturales venezolanos. *Revista Forestal Venezolana* 27:71-98.
- VERISSIMO A., BARRETO P., TARIFA R. y C. UHL. 1995. Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: the case of mahogany. *Forest Ecology and Management* 72:39-60.
- VERISSIMO A., BARRETO P., MATTOS M., TARIFA R. y C. UHL. 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. *Forest Ecology and Management* 55:169-199.
- VINCENT L. 1970. Estudio sobre la tipificación del bosque con fines de manejo de la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo. Tesis MSc. Universidad de Los Andes. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Mérida. Venezuela. 255 p.
- VITOUSEK P.M. y R.L. STANFORD. Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- WADSWORTH F. 2000. Producción Forestal para América Tropical. Departamento de Agricultura de los EE.UU. Servicio Forestal. Manual de Agricultura. 563 p.
- WELLHÖFER S. 1998. Reduced impact timber harvesting in the tropical natural forest in Indonesia. *Forest Harvesting Case Study # 11*. FAO. Roma. <http://www.fao.org/docrep/x0595E/x0595e00.HTM#TopOfPage>
- WHITE L.J.T. 1994. The effects of commercial mechanised selective logging on a transect in lowland rainforest in the Lope Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 10: 313-322.
- WHITMAN A.A., BROKAW N.V.L y J.M. HAGAN. 1997. Forest damage caused by selection logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in northern Belize. *Forest Ecology and Management* 92: 87-96.
- WHITMORE, T. C. 1998. An introduction to tropical rain forests. (2nd edition). Oxford University, Oxford, UK.
- WHITMORE T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.
- WHITMORE T.C. 1983. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford. 352 p.
- WHITMORE T.C. y J.A. SAYER. 1992. Deforestation and species extinction in tropical moist forests. pp.1-14. *In*: Whitmore T.C. y J.A. Sayer (eds.). *Tropical Deforestation and Species Extinction*. Chapman & Hall. 156 P.
- WILSON E.O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge. 432 p.
- WORBES M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 391-403.
- WORLD RESOURCES INSTITUTE (WRI). 2002. Situación de los bosques en Venezuela. La región Guayana como caso de estudio. Informe del Observatorio Mundial de Bosques. Caracas. 132 p.

- WU J., JELINSKI D.E., LUCK M. y P.T. TUELLER. 2000. Multiscale analysis of landscape heterogeneity: Scale variance and pattern metrics. *Geographic Information Sciences* 6:6-19.
- WU J. y Y. QI. 2000. Dealing with scale in landscape analysis: an overview. *Geographic Information Sciences* 6:1-5.
- ZHANG L., BI H., CHENG P. y C.J. DAVIS. 2004. Modelling spatial variation in tree diameter-height relationships. *Forest Ecology and Management* 189:317-329.