

## **SIMULACIÓN DE LA DINÁMICA DE GRUPOS DE ESPECIES VEGETALES EN UN BOSQUE DE LOS LLANOS OCCIDENTALES VENEZOLANOS**

### **SIMULATION OF PLANT SPECIES GROUPS DYNAMICS IN A VENEZUELAN WESTERN PLAINS FOREST**

***Hirma Ramírez A.<sup>1</sup>, Armando Torres-Lezama <sup>1</sup> y Miguel F. Acevedo <sup>2,3</sup>***

*1 Grupo de Investigación BIODSUS. Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. E.mail. rhirma@ing.ula.ve; torres@ing.ula.ve*

*2 Institute of Applied Science and Department of Geography, University of North Texas, Denton, Texas 76203, EE.UU. E.mail. acevedo@unt.edu*

*3 Centro de Simulación y Modelos (CESIMO), Facultad de Ingeniería, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela..*

### **RESUMEN**

Se parametrizó un modelo de dinámica forestal de base individual (ZELIG) para un bosque tropical en los llanos occidentales venezolanos, usando datos de seis parcelas permanentes de 0.25 ha con 34 años de medición, localizadas en el Bosque Universitario "El Caimital", clasificado como bosque seco transición a húmedo tropical según Holdridge. Para simplificar la parametrización, las especies arbóreas presentes (64) se agruparon de acuerdo a su altura máxima (<15 m, 15-30 m, > 30 m), y su tolerancia a la sombra (tolerante, tolerancia media, intolerante), resultando seis grupos. Las corridas de simulación fueron ejecutadas partiendo de suelo desnudo y para 240 años, edad estimada del bosque, asumiendo no intervención o extracción de madera. La distribución diamétrica simulada se comparó con los datos de campo para nuevas calibraciones de los parámetros. Finalmente, se alcanzó un buen ajuste para los valores agregados de parcela así como para la composición del bosque, con algunas variantes que pueden atribuirse a la extracción selectiva de madera realizada hace cuatro décadas. Este artículo presenta una parametrización realística de un modelo de base individual para un bosque tropical basado en la estrategia de agrupar las especies arbóreas por su capacidad para crear claros y de regenerarse en los mismos.

**Palabras clave:** dinámica del bosque tropical, grupos de especies, modelo de simulación, Venezuela, ZELIG.

### **ABSTRACT**

An individual-based forest dynamics model (ZELIG) was parameterized for a tropical forest in the western plains of Venezuela using data from six 0.25-ha permanent plots with 34 years of growth records. The forest is located in the "Bosque Universitario 'El Caimital'", classified as a dry with transition to moist tropical forest sensu Holdridge. To simplify model parameterization, instead of using the large number (64) of species present in the plots, the tree species were grouped according to three intervals of tree height (<15 m, 15-30 m, >30 m), and three types of shade tolerance (tolerant, mid-tolerant, intolerant). These criteria reflect, respectively, the capacity to create canopy gaps upon death and to regenerate in such gaps, hence they are related to tree mortality and establishment characteristics. Only six species groups were deemed important since in this forest most large-trees species are mid-tolerant, and small-trees species are rarely mid-tolerant. The model parameters for these six groups were then estimated in the same manner as if they were species. Simulation runs were conducted starting from bare soil and for 240 years, which is the estimated age of the Caimital forest stands, assuming no intervention or timber extraction. The resulting simulated diameter distribution was then compared to the field data to further calibrate model parameters. A good fit was finally achieved, for aggregated plot values as well as plot composition, with some variants that may be attributed to the selective timber extraction which occurred in Caimital four decades ago and for which no data was available. This article contributes a realistic parameterization of an individual-based model for a tropical forest based on the strategy of grouping tree species according to mortality and regeneration characteristics.

**Key words:** tropical forest, forest dynamics, species groups, simulation model, Venezuela, ZELIG.

## INTRODUCCIÓN

En ecosistemas de larga vida y complejos, como los boscosos, el desarrollo de modelos de simulación es sumamente útil para analizar y predecir los efectos de diferentes regímenes de crecimiento y del impacto de perturbaciones tales como contaminación ambiental, cambios climáticos, explotaciones forestales y mineras (Mohren y Burkhardt 1994); para ello han sido desarrollados diferentes métodos y modelos, los cuales se reseñan en Ramírez y Torres (1996). Un conjunto importante de estos modelos están basados en la dinámica individual de cada árbol (Urban y Shugart 1992), aplicados hasta ahora principalmente en la zona templada, donde se cuenta con registros prolongados de la dinámica, suficiente información sobre las características ecológicas de las especies (longevidad, regeneración, requerimientos de luz, preferencias de suelos, tasas de crecimiento) y sobre las características dasométricas (alturas y diámetros máximos y promedios). En el caso de los bosques tropicales, la situación es compleja debido a que estos ecosistemas terrestres sostienen una gran abundancia de plantas, las cuales son muy diversas, tanto en términos del número de especies como en su biología funcional (Mabberley 1992). Efectivamente, presentan muchas diferencias tanto en forma de crecimiento como en requerimientos de radiación solar y patrones de reproducción (Field y Vásquez-Yáñez 1993). Debido a esta diversidad Acevedo *et al.* (1995, 1996) recomiendan simplificar el proceso de modelado mediante la agrupación de las especies de acuerdo con criterios basados en patrones de mortalidad y regeneración, reduciendo así el número de operaciones requeridas en las simulaciones.

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, el cual puede ser 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 (Oldeman y van Dijk 1993). Considerando el continuum de respuesta de las especies arbóreas a la luz, durante años se han reconocido al menos tres tipos en cuanto a la tolerancia a la sombra: intolerantes (heliófilas-pioneras), tolerantes medias (nómadas) y muy tolerantes (esciófilas-tolerantes). Estos grupos de especies han sido bien caracterizados (Denslow 1980, Bazzaz 1984, Martínez-Ramos 1985, Swaine y Whitmore 1988). Este criterio puede potencialmente usarse para simplificar los modelos de simulación de la dinámica del bosque tropical en la forma propuesta por Acevedo *et al.* (1995, 1996).

Adicionalmente a la complejidad del bosque tropical son pocos los registros de datos de crecimiento y otras variables que permiten la formulación de modelos. En contraste con la situación reinante en la mayoría de los bosques de la zona templada, donde se ha establecido una red de inventario forestal continuo u otras parcelas permanentes, en los trópicos prácticamente no existe tal información. En consecuencia, la aplicación de modelos para entender la dinámica del bosque tropical ha sido escasa (e.g. Doyle 1981, Fernández 1995, Ramírez 1995).

Los bosques en Venezuela, cuentan con la ventaja de que el Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal de la Universidad de Los Andes, a partir de 1956, estableció una red de parcelas permanentes (67 parcelas de 0,25 ha), abarcando nueve zonas de vida y bosques con diferentes grados de intervención (desde primarios hasta muy perturbados), con la finalidad de estimar el crecimiento anual y la productividad global en madera y leña; los resultados han sido reseñados en varios estudios (Veillon 1957, Konrad 1965, Veillon *et al.* 1976, Veillon 1977, Veillon *et al.* 1977, Veillon 1985). De igual manera, estas mediciones han sido utilizadas en el desarrollo de ecuaciones

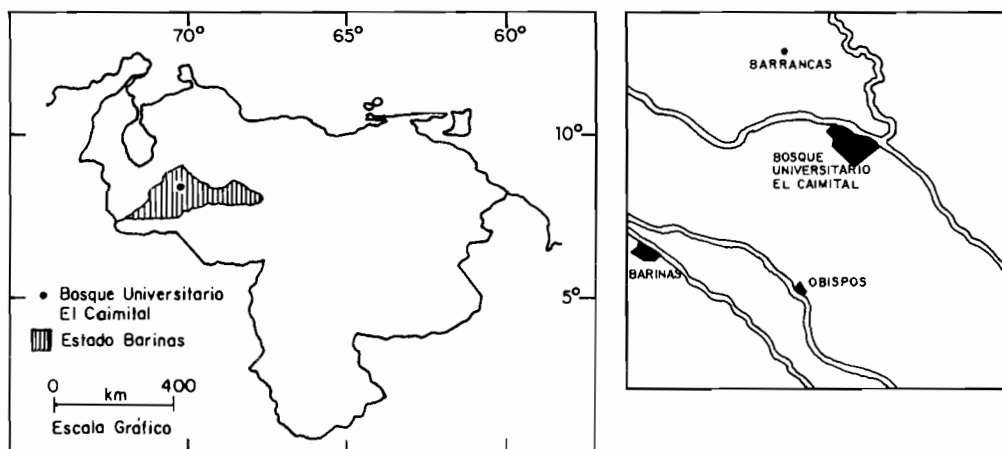


Figura 1. Ubicación del área de estudio, Bosque Universitario "El Caimital", estado Barinas, Venezuela.

de regresión para estimar la biomasa de árboles individuales y biomasa total (Brown *et al.* 1989, Gillespie *et al.* 1992).

En este trabajo se utiliza parte de esta serie excepcional de datos de crecimiento colectados en las parcelas permanentes de los llanos occidentales, en particular las correspondientes al bosque de Caimital, para parametrizar un modelo de simulación de base individual. Con este fin, se utiliza el criterio de tolerancia a la sombra para conformar varios grupos de especies que al substituir a las numerosas especies en el modelo, simplifican la simulación reduciendo el número de variables a calcular. Los resultados de distribución diamétrica del rodal se comparan con datos de campo para evaluación del modelo. Este trabajo aporta una parametrización confiable de un modelo de base individual al bosque tropical basado en el concepto de agrupamiento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Selección del Modelo*

Se seleccionó el modelo ZELIG (Urban 1993), por ser este un modelo genérico, de fácil implementación, desarrollado con versatilidad en la aplicación (Smith y Urban 1988). Este modelo se deriva del FORET (Shugart y West 1977, Shugart

1984), manteniendo muchas de sus características sobresalientes. Difiere de las otras versiones en que se implementa sobre una parcela dividida en una cuadrícula o transecta de celdas que pueden ser interactivas, pues los árboles sobre una celda dada pueden sombrear o ser sombreados por los de las adyacentes. Hay dos submodelos conceptuales para ZELIG. El énfasis principal es sobre el régimen de radiación solar, el cual difiere cualitativamente de otros modelos de claros y sobre el balance hídrico del suelo, el cual ha sido ampliado a partir de la rutina simple usada en la mayoría de los modelos de claros (Ramírez 1995).

### *Descripción del Área de Estudio*

El Bosque Universitario "El Caimital" está ubicado al noroeste del estado Barinas, a los 8°40' N y 70°13' W, en el Municipio Autónomo Obispos (Figura 1). Se encuentra a orillas del río Yuca, en las cercanías de las poblaciones de Barrancas y Obispos. Tiene una superficie aproximada de 900 ha. Su elevación es de 170 m, con desniveles entre 2 y 3 m y una pendiente que no supera el 3%. Su topografía es uniforme, con pequeñas depresiones (bajíos) y caños (tributarios del río Yuca) que se anegan en la época lluviosa (Konrad 1961).

El clima es del tipo tropical (Awui) (Köppen 1948), con una temperatura media del mes más frío

superior a los 18 °C (A), lluvias máximas en los meses de mayo, junio y julio y época de menor precipitación en los meses de diciembre, enero y febrero (w), la temperatura media más alta se registra antes del solsticio de verano (u), con muy poca variación térmica anual, menor de tres grados centígrados (i). La temperatura media anual es de 26,7°C y la precipitación media anual es de 1590 mm.

La vegetación del área es la típica de un bosque tropical, caracterizada por su gran heterogeneidad. Según Holdridge (Ewel *et al.* 1968) corresponde a la zona de vida Bosque seco Tropical transición a húmedo. El bosque es un mosaico compuesto de unidades florísticamente diferentes; en su estructura vertical se distinguen tres estratos y el sotobosque, siendo los estratos superior y medio más bien ralos y comparativamente pobres en especies vegetales, el piso inferior y el sotobosque son mucho más densos y con mayor número de especies (Lamprecht 1964). En las parcelas bajo estudio se han inventariado un total de 64 especies arbóreas, además de un número considerable de palmas.

El Bosque Univeristario "El Caimital" aparentemente es un bosque secundario viejo. Hay indicios de que hace alrededor de 240 años esta área tenía un uso agrícola lo cual se evidencia por la abundancia de plantás de café en el sotobosque. En los años 1940 y 1951, el bosque fue explotado selectivamente, aprovechándose los mejores individuos de las especies maderables más valiosas, concretamente cedro y caoba (*Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla*, Finol 1964).

En el Bosque Universitario "El Caimital" fueron establecidas seis de las parcelas permanentes mencionadas en la introducción, las cuales cuentan con mediciones por un periodo de 34 años. Estos datos han sido utilizados para realizar estimaciones del crecimiento (e.g. Veillon 1985) pero no para predecir la dinámica del ecosistema boscoso. Además, se cuenta con la información climática y ambiental básica necesaria, así como

datos aislados provenientes de otras investigaciones (Castillo 1966, Lamprecht 1964).

### ***Agrupamiento de las especies***

Para el agrupamiento de las especies del Bosque Universitario "El Caimital", se usaron dos criterios que conjugan las características más resaltantes en lo relativo a requerimientos de luz y al crecimiento reflejado en la altura máxima que pueden alcanzar los individuos, aspecto que a su vez incluye su capacidad para crear claros (Tabla 1). 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 inventarios forestales realizados en la zona. En lo relativo a tolerancia a la sombra, se agruparon las especies en intolerantes, tolerantes medias y tolerantes, considerando la información reportada en la literatura (Welden *et al.* 1991, Popma y Bongers 1988, Foster y Janson 1985, Doyle 1981) y el criterio de expertos que han estudiado la flora de la zona y la dinámica de estos bosques.

El agrupamiento de las especies reveló una distribución de las mismas en 6 grupos (Tabla 2).

### ***Parametrización del modelo***

Una vez establecidos los grupos de especies (Tabla 2) se procedió al cálculo de las relaciones alométricas, las tasas de crecimiento y tolerancias térmicas. En lo relativo a las relaciones alométricas, los modelos de base individual, desde el JABOWA (modelo original) hasta el ZELIG, usan una relación no lineal entre la altura total del árbol y su diámetro a la altura de pecho; con esta relación se calcula la altura a medida que el diámetro se incrementa de acuerdo con la ecuación diferencial que define la dinámica del crecimiento diamétrico (Ramírez y Torres 1995).

**Tabla 1.** Grupos ecológicos identificados en el Bosque Universitario "El Caimital", estado Barinas, Venezuela.

Tolerancia a la sombra	Altura máxima		
	<15 m	15-30 m	>30 m
<b>Alta</b>	Tolerantes pequeñas (TOpe)	Tolerantes medianas (TOme)	
<b>Media</b>		Tolerantes medias medianas (TMme)	Tolerantes medias grandes (TMgr)
<b>Baja</b>	Intolerantes pequeñas (INpe)	Intolerantes medianas (INme)	

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

$$H = H_0 + b_1 D + b_2 D^2$$

En ZELIG, Urban (1993) incorporó una relación alométrica exponencial basada en la ecuación de Chapman-Richards la cual es suficientemente flexible para ajustar a la mayoría de las especies arbóreas. La forma de la ecuación es

$$H = H_{max} [1 - \exp(-cD)]^a$$

donde, Hmax= altura máxima, c = coeficiente de regresión que determina la pendiente de la exponencial expresado en m<sup>-1</sup>, a = 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 (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, se introdujo una modificación en la relación exponencial que consistió en:

$$H = (H_{max} - H_0) [1 - \exp(-cD)]^a + H_0$$

lo que resulta en un pequeño desplazamiento en el eje de las alturas.

La estimación de los coeficientes alométricos respectivos se realizó por regresión no lineal. Para ello, se prepararon archivos para cada uno de los grupos ecológicos, contentivos de los datos de altura total y diámetro, los cuales se encuentran reportados a partir de 10 cm de diámetro, no se cuenta con 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.

Para el cálculo de las tasas de crecimiento, ZELIG (Urban 1993) tiene un programa de soporte (GROW) que permite calibrarlas para las diferentes especies de acuerdo a las condiciones ambientales especificadas por el usuario; las cuales se establecen en términos de grados-día, índice de días secos y fertilidad relativa del suelo (Ramírez y Torres 1995). En ZELIG se dispone también de un programa de soporte llamado WEATHER que usa el archivo SITIO, el cual permite calibrar las tolerancias térmicas y la variación de la humedad del suelo. El programa requiere un estimado a nivel de rodal del índice de área foliar activa (ALAI), definido como radiación solar a cada nivel del dosel, el cual es usado para dividir la evapotranspiración potencial en evaporación y transpiración y también requiere un estimado de índice de área foliar efectiva, definido como el agua que llega al suelo, para interceptación (ELAI), en ambos se usó un valor de 5,0. El

SIMULACIÓN DE UN BOSQUE EN LOS LLANOS VENEZOLANOS

**Tabla 2.** Resultados del agrupamiento de las especies presentes en las parcelas bajo estudio, Bosque Universitario "El Caimital", estado Barinas, Venezuela.

		Altura máxima		
		<15 m	15-30m	>30 m
<b>Intolerantes</b>	<i>Adelia ricinella</i>		<i>Cecropia peltata</i>	
	<i>Banara guianensis</i>		<i>Citharexylum</i> sp.	
	<i>Myrcia splendens</i>		<i>Cochlospermum vitifolium</i>	
	<i>Casearia spinescens</i>		<i>Crataeva tapia</i>	
	<i>Chomelia spinosa</i>		<i>Erythrina poeppigiana</i>	
	<i>Picramnia aff. macrostachya</i>		<i>Guazuma ulmifolia</i>	
	<i>Stemmadenia grandiflora</i>		<i>Porcelia venezuelensis</i>	
	<i>Urera</i> sp.		<i>Sapium aubletianum</i>	
			<i>Torrubia pacurero</i>	
			<i>Trophis racemosa</i>	
<b>Tolerantes Medias</b>			<i>Calycophyllum candidissimum</i>	<i>Albizia colombiana</i>
			<i>Chlorophora tinctoria</i>	<i>Astronium graveolens</i>
			<i>Chrysophyllum sericeum</i>	<i>Bombacopsis quinata</i>
			<i>Chrysophyllum caracasenum</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>
			<i>Cordia collococca</i>	<i>Cedrela odorata</i>
			<i>Dendropanax arboreum</i>	<i>Ceiba pentandra</i>
			<i>Fissicalyx fendleri</i>	<i>Myrospermum frutescens</i>
			<i>Hirtella triandra</i>	<i>Pithecellobium guachapele</i>
			<i>Inga cf. edulis</i>	<i>Pithecellobium saman</i>
			<i>Inga punctata</i>	<i>Sorocea sprucei</i>
			<i>Inga</i> spp.	<i>Spondias mombin</i>
			<i>Luehea cymulosa</i>	<i>Swietenia macrophylla</i>
			<i>Lonchocarpus margaritensis</i>	<i>Tabebuia rosea</i>
			<i>Nectandra rígida</i>	<i>Terminalia guyanensis</i>
			<i>Parinari pachyphylla</i>	
			<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	
			<i>Sapindus saponaria</i>	
			<i>Symmeria paniculata</i>	
		<i>Triplaris caracasana</i>		
<b>Tolerantes</b>	<i>Annona montana</i>		<i>Couroupita guianensis</i>	
	<i>Allophylus occidentalis</i>		<i>Licania octandra</i>	
	<i>Coccoloba caracasana</i>		<i>Melicoccus bijugatus</i>	
	<i>Faramea occidentalis</i>		<i>Protium heptaphyllum</i>	
	<i>Trichilia triflora</i>		<i>Protium tenuifolium</i>	
			<i>Sloanea terniflora</i>	
			<i>Trichilia hirta</i>	
			<i>Trichilia martiana</i>	

programa además pide un coeficiente de extinción de luz que por defecto es 0,4. La salida es muy detallada e incluye resúmenes mensuales y anuales para temperatura, precipitación, ETP, ETR, intercepción, escorrentía y días secos (por nivel, para la zona de enraizamiento de las plántulas y para el perfil completo). Como no se dispone de información sobre las tolerancias térmicas de los grupos en estudio, se optó por establecer un solo valor para todas, con base en los resultados obtenidos al ajustar WEATHER, éste da un indicador de 7671,4 grados-día de crecimiento con una desviación estándar de 1.8, por lo que se asumieron los valores de 5000 y 10000, de forma tal de asegurar que las especies no sufran estrés térmico.

### *Ejecución del Modelo*

Una vez obtenidos los valores para los parámetros requeridos por el modelo ZELIG versión 2. se conformaron los tres archivos de entrada necesarios para su ejecución: CONTROL, SITIO y ESPECIES. Las opciones para la simulación son especificadas por el usuario en el archivo CONTROL. Esas opciones incluyen un título de la ejecución, el modo de ejecución (interactivo o no), condiciones iniciales, las dimensiones de la matriz o grilla, el número de años a simular y el intervalo para los múltiples archivos de salida. En el modo

interactivo (1) se considera el sombreado entre las parcelas. En el archivo CONTROL se especificó para la ejecución del modelo el modo interactivo entre celdas, partiendo de suelo desnudo, con una matriz de 20 x 20 m y un período de simulación de 500 años. El archivo SITIO contiene los parámetros del sitio, incluye la localidad, datos de suelo y clima. Para las ejecuciones se consideró que la parcela es homogénea, es decir, que todas las celdas tienen el mismo tipo de suelo. Se utilizó el arcilloso, que según Bello (1996) es el que predomina en el área, con los valores respectivos de fertilidad (8 Mg/ha), capacidad de campo (3,60 cm) y punto de marchitez (1,70 cm). El archivo ESPECIES contiene los valores para los parámetros estimados para cada grupo de especies. Estos son: edad máxima Amax (años), diámetro a la altura de pecho máximo Dmax (cm) y altura máxima Hmax (m), coeficientes alométricos, forma del árbol, límites de temperatura estimados como grados-día de crecimiento mínimos (ddmin) y máximos (ddmax), tasa de crecimiento (g), tolerancias ambientales referidas a la sombra, sequía y respuesta a los nutrientes y tasa de establecimiento de plántulas y capacidad de rebrote y brote. Estos dos últimos valores se asumieron como 0 por no poseer suficiente información al respecto. Los valores para respuesta a los nutrientes y tasa de establecimiento de plántulas se establecieron de

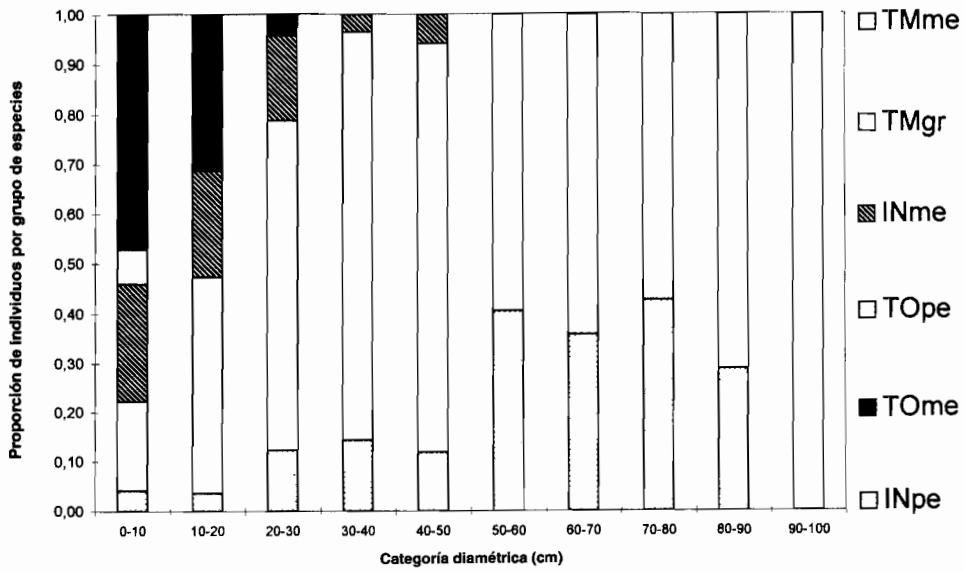
**Tabla 3.** Comparación de los resultados de la ejecución del modelo con los valores observados en las parcelas, para los agregados a nivel de rodal, partiendo de suelo desnudo, para el año 240, en el Bosque Universitario "El Caimital", estado Barinas, Venezuela.

<b>Variable</b>	<b>Valor simulado</b>	<b>Valor observado</b>
<b>Densidad Total</b>	1049,56 ind/ha	-
<b>&gt;10 cm</b>	237,69 ind/ha	237,26 ind/ha
<b>Area Basal</b>	25,76 m <sup>2</sup> /ha *	22,7 m <sup>2</sup> /ha
<b>DAP promedio</b>	10,37 cm con D.E. 14,31	-
<b>Biomasa maderable total</b>	251,27 Mg/ha	158 ± 62 Mg/ha **

\* para todos los individuos

\*\* sólo para los individuos con mas de 10 cm de dap

## SIMULACIÓN DE UN BOSQUE EN LOS LLANOS VENEZOLANOS



**Figura 2.** Distribución diamétrica de los grupos de especies en el año 240 de la simulación, partiendo de suelo desnudo, en el Bosque Universitario “El Caimital”, estado Barinas, Venezuela.

acuerdo al grupo al cual pertenece cada una de las especies.

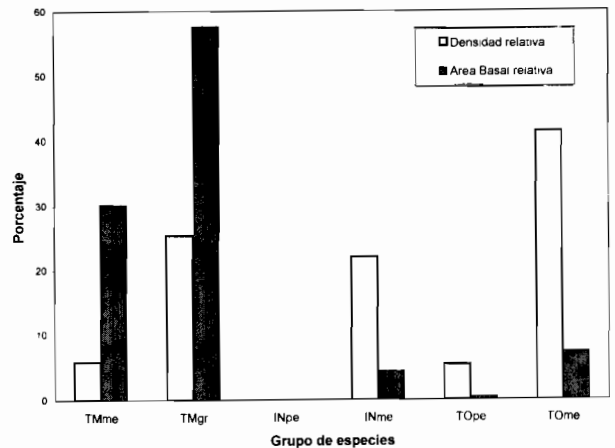
En la versión 2 de ZELIG se usan algunas relaciones alométricas que son determinadas por la forma del árbol. Estas alometrías (ALEAF y WOOD) están codificadas para algunos géneros de la zona templada 1=*Abies*, 2=*Pinus*, 3=*Pseudotsuga*, 4=*Thuja*, 5=*Picea*, 6=*Acer*, 7=*Alnus*, 8=*Quercus* y 9=otras, que incluye todas las especies latifoliadas, por lo que para la simulación se usó esta última.

ZELIG produce varios archivos de salida los cuales pueden ser solicitados en el archivo CONTROL. Entre estos se incluyen resúmenes a nivel de parcela y agregados (PUNCH Y PRINT), un perfil de índice de área foliar (PROFILE), un archivo traza escrito para cada año (TRACER) y un diagnóstico (LOG). Estos archivos son descritos en detalle por Urban (1993).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

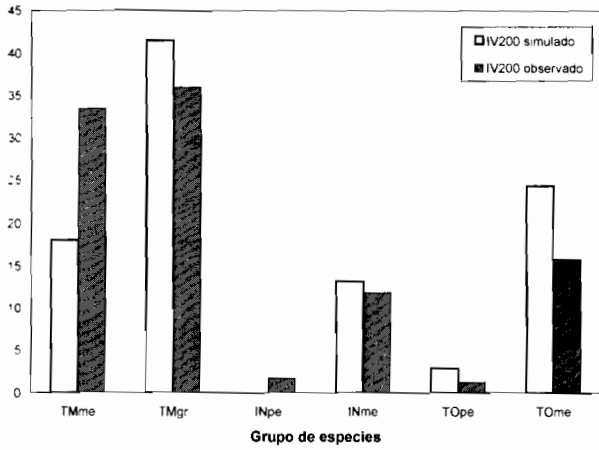
Luego de varias ejecuciones del modelo, se depuraron los valores de los diferentes parámetros

comparando los resultados con datos de inventarios y observaciones de campo. Finalmente, se obtuvieron los resultados que se muestran en la Tabla 3 y Figuras 2 y 3, correspondientes al año 240 de simulación, partiendo de suelo desnudo, tiempo que equivale a la edad estimada del Bosque Universitario

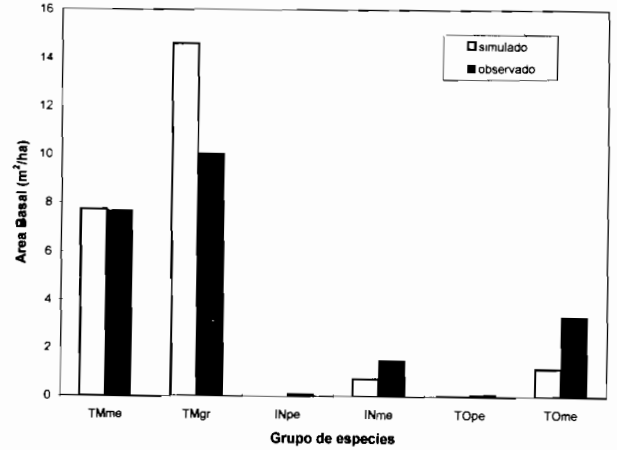


**Figura 3.** Densidad y área basal en el año 240 de la simulación, partiendo de suelo desnudo, en el Bosque Universitario “El Caimital”, estado Barinas, Venezuela.





**Figura 4.** Comparación entre el Índice de Valor en el año 240 de la simulación y el observado, en el Bosque Universitario "El Caimital", estado Barinas, Venezuela.



**Figura 5.** Comparación entre el Área Basal de los individuos con dap > 10 cm y los valores observados, en el año 240 de la simulación, en el Bosque Universitario "El Caimital", estado Barinas, Venezuela.

"El Caimital". Al comparar con los valores observados en las parcelas permanentes se consiguió un buen ajuste, tanto en los agregados a nivel de rodal como en la composición de especies, si se consideran los antecedentes mencionados.

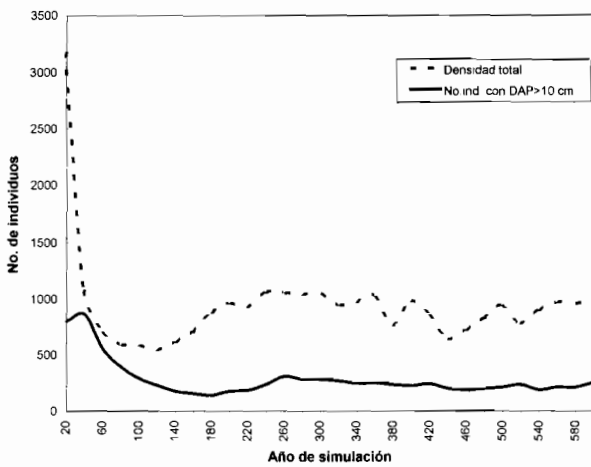
En la Figura 4 se compara el IV200, indicador generado por ZELIG que promedia el área basal relativa y la densidad relativa, para la simulación a los 240 años y el promedio observado durante los 34 años de mediciones. Las diferencias pueden deberse a la intervención mencionada, en la que se extrajeron justamente individuos pertenecientes al grupo de las tolerantes medias grandes (TMgr). De igual manera, los valores para el área basal de los individuos mayores de 10 cm de diámetro a la altura de pecho (dap) (Figura 5) y para los agregados (Tabla 3), con algunas variaciones que pueden tener la misma explicación, se aproximaron mucho a los valores observados (ver Veillon 1985).

Por otro lado, para extender el periodo de predicción, se ejecutó el modelo para 600 años. En la Figura 6 se muestran los resultados para densidad

total y densidad de individuos con un dap mayor de 10 cm, los cuales se encuentran dentro de los límites observados por Veillon (1985) para el área, con valores entre 208 y 336 individuos mayores de 10 cm de dap por hectárea. Es de destacar que el grupo de las TMgr mantiene un predominio sobre el área con un máximo en el año 420. Asimismo, las TOgr toman hacia el año 220 el segundo lugar, conservándolo por casi todo el periodo, lo que se corresponde con la dinámica esperada en este tipo de bosques, pues estas especies crecen mejor en lugares sombreados (Martínez-Ramos 1985). Esta situación es importante desde el punto de vista económico, ya que dentro del grupo dominante se encuentra la mayoría de las especies de interés comercial maderable. En la Figura 7 se presentan los resultados de la simulación para 600 años, partiendo de suelo desnudo, para el área basal y el dap promedio.

La revisión de la información generada por la distintas ejecuciones del modelo indica que la misma se encuentra dentro de lo esperado en cuanto a las especies representadas, más no en cuanto a los

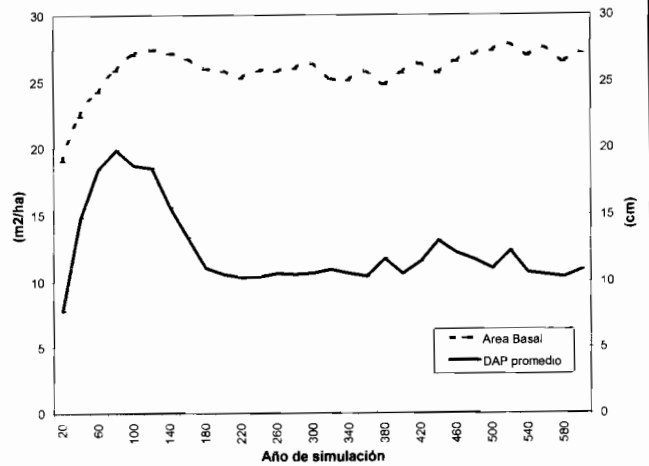
## SIMULACIÓN DE UN BOSQUE EN LOS LLANOS VENEZOLANOS



**Figura 6.** Variación de la densidad en la simulación para un período de 600 años, partiendo de suelo desnudo, en el Bosque Universitario “El Caimital”, estado Barinas, Venezuela..

valores en altura; esto pudiera explicarse por la generalización de las formas del árbol y porque las relaciones alométricas la están subestimando. En lo relativo a la forma del árbol, el modelo, que tiene una buena diferenciación para las especies de la zona templada, considera a las latifoliadas como un gran grupo, lo que se refleja en la imprecisión en los estimados de alturas totales y comerciales de las especies y de otras alometrías. Es necesario incorporar un mayor número de formas al modelo, de manera que permita reflejar más adecuadamente el crecimiento.

Además, para la obtención de los valores de altura y diámetro, necesarios en el cálculo de los coeficientes alométricos, solo se cuenta con datos por encima de 10 cm de dap, lo cual deja un vacío de información, que es especialmente problemático en las especies pequeñas (menores de 15 m de altura y con diámetros menores de 30 cm). Asimismo, solo se consideran las especies arbóreas a partir de 10 cm de dap, lo que imposibilita conocer los resultados por debajo de ese valor; además, no se incluyen otras formas de vida



**Figura 7.** Variación del Área Basal y del dap promedio en la simulación para un período de 600 años, partiendo de suelo desnudo, en el Bosque Universitario “El Caimital”, estado Barinas, Venezuela.

importantes, tales como las palmas, que tienen una densidad considerable en el bosque estudiado. Es importante suplir la información necesaria y así obtener una visión más completa del ecosistema.

La aplicación del esquema de agrupamiento propuesto permitió definir los patrones generales del bosque en estudio. En este sentido, el mismo está compuesto principalmente por especies tolerantes medias, con alturas entre los 15 y 30 m. Es de considerar que han ocurrido perturbaciones en épocas recientes, lo que puede explicar la presencia de un gran número de estas especies. Aunque la aplicación de un esquema de agrupamiento puede considerarse simplista, en las condiciones de los bosques tropicales no es fácil debido a que se tiene un conocimiento limitado de las especies y la información disponible se encuentra dispersa.

Por otra parte, el establecimiento en forma adecuada las tasas de crecimiento, parámetro este fundamental para la ejecución del modelo ZELIG, fue posible gracias al largo período (34 años) de

medición de las parcelas permanentes del bosque estudiado. Además, se observó que el grupo con mayor tasa de crecimiento es el de las tolerantes medias (medianas y grandes), seguidas por las especies intolerantes medianas y las tolerantes pequeñas.

Por otro lado, debido a que los datos con que se determinaron los valores de los parámetros utilizados, parten de parcelas permanentes, que aunque tienen una larga historia de medición, no fueron establecidas siguiendo un criterio estadístico y además tienen una intensidad de muestreo muy baja, se debe tener cuidado al generalizar para todo el bosque. Se recomienda hacer esfuerzos en el sentido de lograr información básica más representativa.

Finalmente, es necesario destacar que, como ya se señaló, el modelo ZELIG hace énfasis en las restricciones en lo relativo a radiación solar y agua, pero en el caso de los nutrientes no es muy sensible. Además, en lo relativo al agua en el suelo, la restricción la establece en el sentido de estrés por sequía. En el caso de los bosques tropicales, específicamente los de los llanos venezolanos, es necesario considerar además el estrés por condiciones anóxicas. Por esta razón, se deben realizar los ajustes necesarios al modelo para que pueda reflejar mejor este parámetro.

## AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento a Magdiel Ablan por la reprogramación del modelo ZELIG, a Mauricio Jerez por el asesoramiento en la elaboración de las regresiones, a Luis Marcano Berti por su asesoramiento en la determinación botánica de las especies, a Omar Carrero por su asesoramiento en la agrupación de las especies, a Giorgio Tonella y Tania Jiménez por su colaboración para el uso del laboratorio. Queremos agradecer a Dean Urban por el uso del modelo ZELIG. Esta investigación se realizó con el financiamiento parcial del Consejo de Desarrollo Científico,

Humanístico y Tecnológico, de la Universidad de Los Andes, a través del proyecto FO-312-94-A y el Convenio de Cooperación entre el Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, el Departamento de Recursos Naturales de la Universidad de Illinois y el Instituto de Silvicultura de la Universidad de Los Andes.

## LITERATURA CITADA

- ACEVEDO, M.F., D.L. URBAN y M. ABLAN. 1995. Transition and gap models of forest dynamics. *Ecological Applications* 54:1040-1055.
- 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.
- BAZZAZ, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. *In* E. Medina, 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.
- 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 de M.Sc. Centro de Estudios Forestales de Postgrado, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- BROWN, S., A.J.R. GILLESPIE y A. LUGO. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forestry inventory data. *Forest Science* 35:881-902.
- CASTILLO, J. B. 1966. Estudio de Suelos, Bosque Experimental ULA-Caimital. Distrito Obispos, Edo. Barinas. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- DENSLOW, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- 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* D.C. West, H.H. Shugart y D.B. Botkin (eds.): *Forest Succession concepts and applications*. Springer-Verlag.
- 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.
- FERNANDEZ, Y. 1995. Aplicación de modelos de base individual a bosques tropicales americanos: un caso

## SIMULACIÓN DE UN BOSQUE EN LOS LLANOS VENEZOLANOS

- de la Guayana venezolana. Tesis M.Sc. en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- 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.
- FINOL, H. 1964. Estudio silvicultural de algunas especies comerciales en el Bosque Universitario "El Caimital", edo. Barinas. *Revista Forestal Venezolana*. 7 (10-11):17-63.
- FOSTER, S.A. y C. H. JANSON. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- 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.
- KOPPEN, W. 1948. Climatología. Fondo de Cultura Económica, México.
- KONRAD, V. 1961. Plan de Ordenación del Bosque Experimental "Caimital" propiedad de la Universidad de Los Andes. Trabajo Especial, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- KONRAD, V. 1965. Resultados de la investigación del crecimiento de bosques naturales venezolanos. *Revista Forestal Venezolana* 7(12-13): 65-93.
- LAMPRECHT, H. 1964. Ensayo sobre la estructura florística de la parte sur-oriental del Bosque Universitario "El Caimital", Edo. Barinas. *Revista Forestal Venezolana* 7 (10-11):77-119.
- MABBERLEY, D.J. 1992. Tropical rain forest ecology. Blackie Academic & Professional, Londres.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.): Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. México.
- MOHREN, G.M.J. y H.E. BURKHART. 1994. Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *Forest Ecology and Management* 69:1-5.
- OLDEMAN, R y J. van DIJK. 1993. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley (eds): *Rain Forest and Management*. Unesco y The Parthenon Publishing Group. Man and Biosphere Series. Vol. 6. París.
- POPMAN, J. y F. BONGERS. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75:625-632.
- RAMIREZ, H. 1995. Aplicación de un modelo de simulación de base individual a la dinámica del bosque tropical: un caso de los llanos venezolanos. Tesis de M.Sc. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- RAMIREZ, H. y A. TORRES-LEZAMA. 1995. Los modelos de simulación como herramienta para el manejo forestal. *Revista Forestal Venezolana* 39:92-102.
- SHUGART, H. H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag, New York.
- SHUGART, H. H. y D.C. WEST. 1977. Long-term dynamics of forest ecosystems. *American Scientist* 69:647-652.
- SMITH, T. M. y D.L. URBAN 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74.143.150.
- SWAINE, M. D. y T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- URBAN, D.L. 1993. A User's Guide to ZELIG version 2. Department of Forest Sciences. Colorado State University, Fort Collins, USA.
- URBAN, D. L. y H. H. SHUGART. 1992. Individual-based models of forest succession. In D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet, y T.T. Veblen (eds.): *Plant Succession: Theory and prediction*. Chapman and Hall, Londres.
- 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. Los bosques del Territorio Federal Delta Amacuro, Venezuela, su masa forestal, su crecimiento y aprovechamiento. Instituto de Silvicultura. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- VEILLON, J. P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29:5-120.
- VEILLON, J. P., V. KONRAD 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, Mérida, Venezuela.
- WELDEN, C.W., S.W. HEWETT, S. HUBBELL y R. FOSTER. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72:35-50.
- WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-537.

---

Recibido 12 junio 1997; revisado 10 octubre 1997; aceptado 06 enero 1998.