

Simulación de la competencia por la luz entre el estrato arbóreo y herbáceo en una sabana. Influencia de la forma de la copa de los árboles*

Ana MARTELL GARCÍA**, Hermen FERRÁS ALVAREZ**, Pedro PÉREZ ALVAREZ**,
Midnelys RODRÍGUEZ VALDÉS** y Avelino G. SUÁREZ RODRÍGUEZ**

ABSTRACT: The relations between arboreous and herbaceous strata in a savanna ecosystem and its dependence on the shape of the tree crowns and the light attenuation coefficient are determined. As a result of the simulation was obtained that, as a consequence of the competition for light between trees and grasses, a progressive decrease of herbaceous biomass. The shape and size of the tree crowns also have influence in grass biomass dynamics.

KEY WORDS: Microcomputer model, savanna ecosystem, primary production

INTRODUCCIÓN

Los modelos ecofisiológicos pueden ser usados como una herramienta para entender las funciones de las plantas (Jones, 1991) y para simular las respuestas de las plantas en ambientes hipotéticos o reales (Nobel, 1991). La productividad vegetal es uno de los factores principales de la modelación en la Ecofisiología Vegetal y está directamente relacionada con el crecimiento de las plantas, que a su vez es una función de diferentes factores fisiológicos y ambientales (Barradas, 1996).

El estudio dinámico del funcionamiento de los principales tipos de ecosistemas tropicales, adquiere gran importancia hoy día debido a la necesidad, cada vez mayor, del conocimiento ecológico de estos como parte de la estrategia para el desarrollo sostenible de la actividad agropecuaria, de ahí la actualidad del presente estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la simulación de la competencia entre el estrato herbáceo y arbóreo en una sabana se utilizó la teoría de sistemas dinámicos de Forrester (Aracil 1986a, 1986b; Martínez y Requena, 1986). El modelo está basado en el modelo conceptual de Shinozaki (1968), el cual se adapta para las condiciones de sabana, definida por Solbrig *et al.* (1996), como ecosistemas formados por un estrato herbáceo continuo de gramíneas y un estrato discontinuo de árboles y/o arbustos. Está formado por tres submodelos (Fig. 1): Uno que simula el crecimiento de la biomasa foliar del estrato arbóreo, denominado *Árbol*, otro que simula el crecimiento de la biomasa foliar del estrato herbáceo en ausencia de árboles (*Hierbas sin árboles*) y un tercero que simula el crecimiento de una porción de estrato herbáceo bajo la influencia del estrato arbóreo, teniendo en cuenta la competencia por la luz (*Hierbas con árboles*). Existe además un compartimiento auxiliar denominado *Total* para el cálculo de la biomasa foliar total del estrato herbáceo.

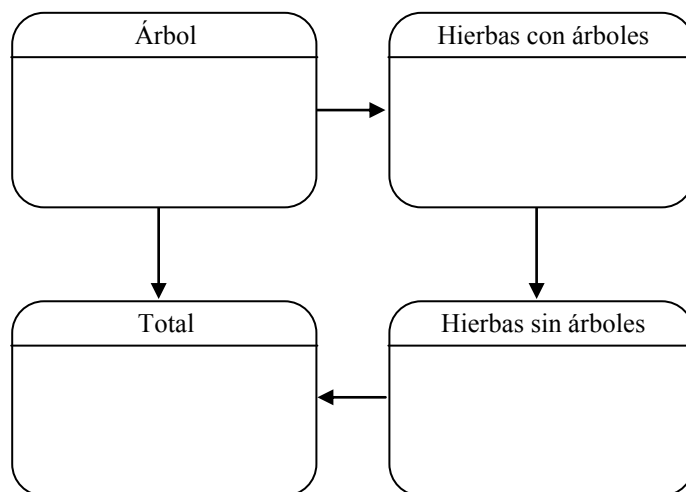


Fig. 1. Esquema dinámico del modelo. *Árbol* – submodelo del estrato arbóreo, *Hierbas con árboles* – submodelo del estrato herbáceo con presencia de árboles, *Hierbas sin árboles* – submodelo del estrato herbáceo sin árboles, *Total* – compartimento de la biomasa total.

Para la simulación de la competencia por la luz se utiliza la fórmula propuesta por Mc Murtrie y Wolf (1983b). El efecto de la sombra del follaje de los árboles sobre el estrato herbáceo se expresa como:

$$K_f = e^{-KA} \quad (1.1)$$

donde: K es el coeficiente de atenuación de la luz por el follaje y A es el índice de área foliar para el estrato arbóreo.

Para la determinación del área de la sombra de los árboles sobre el estrato herbáceo se consideran tres casos:

- Árboles con copas de gran extensión horizontal (Tipo 1).
- Árboles con copas de gran longitud vertical (Tipo 2).
- Árboles con copas circulares (Tipo 3).

En el caso de los árboles con copas de Tipo 1, se realizó la simulación del comportamiento temporal de los componentes del estrato arbóreo utilizando como parámetro el radio de la copa (R_{copa}) igual a 5 m. Para los árboles con copa Tipo 2 se tomaron los valores de 2m para el diámetro de la copa y 10m para la altura de la misma. Para el Tipo 3, el radio de la misma es de 3m.

*Manuscrito aprobado en Octubre del 2002.

**Instituto de Ecología y Sistemática, A.P. 8029, C.P. 10800, La Habana, Cuba.

Para los tres tipos de forma de la copa se ejecutó la simulación, observándose el comportamiento del componente de la biomasa foliar del estrato herbáceo bajo la influencia de la sombra de los árboles (representado a través de la variable C_{sombra}), el componente del estrato herbáceo sin influencia de árboles (S_{sombra}) y la biomasa total del estrato herbáceo (Hierbas).

A partir del modelo de hierbas sin árboles y de la simulación de la competencia por la luz, se concibe el modelo con presencia de árboles y se implementa el modelo final.

En el modelo la biomasa viva está contenida en el compartimento: F - follaje activo asimilador de CO_2 de la atmósfera a través de la fotosíntesis. La biomasa animal y su actividad consumidora no se consideran.

La entrada del ecosistema es la fijación fotosintética del CO_2 atmosférico como producción primaria bruta P_g , que es la fuerza motriz del sistema. Se puede calcular el valor diario de P_g (ton/ha/día) usando la fórmula de Kuroiwa (1966), ya que las regiones tropicales tienen pequeñas variaciones en las condiciones ambientales como la luz y la temperatura:

$$P_g = \frac{2Dp_{max}Gk}{K} \left[\ln \left(1 + \sqrt{1 + \frac{K\beta I_{0,max}}{P_{max}}} \right) - \ln \left(1 + \sqrt{1 + \frac{K\beta I_{0,max} e^{-kT}}{P_{max}}} \right) \right] \quad (1.2)$$

donde D es la duración del día en horas, p_{max} es la tasa de fotosíntesis bajo saturación de luz de una hoja en $mg\ CO_2/dm^2/h$, G es el número de días, k es la constante de conversión de CO_2 asimilado por materia seca, K es el coeficiente de atenuación de la luz por el follaje, b es la pendiente inicial de

la dependencia luz- fotosíntesis en $mg\ CO_2/dm^2/h/kLux$, $I_{0,max}$ es la intensidad máxima de luz en kLux y A es el índice de área foliar (IAF).

$$p_{max} = (C_a/300) \times p_0 \quad (1.3)$$

donde p_0 es la tasa fotosintética de saturación para $C_a=300\ ml/l$.

La producción neta de la vegetación P_{nf} se calcula mediante la fórmula siguiente:

$$P_{nf} = P_g - R_a \quad (1.4)$$

donde R_a representa el flujo de carbono por respiración desde el compartimento F que se calcula por la fórmula:

$$R_a(A) = 0.0024kr_A A \quad (1.5)$$

donde r_A representa la tasa de respiración por unidad de masa por hora, en $mg\ CO_2 /dm^2/h$. La multiplicación por 0.001 y 24 convierte estos valores a ton/ha/día.

La pérdida de biomasa por muerte (senescencia) se expresa a través de la fórmula:

$$M_f = I_f \cdot F \quad (1.6)$$

donde I_f es la tasa de senescencia y F- biomasa foliar.

El incremento de la biomasa se expresa a través de la fórmula:

$$F(t+1) = F(t) + P_{nf}Dt - M_f \quad (1.7)$$

donde: F(t)- valor de la biomasa foliar en el tiempo t, F(t+1)- biomasa foliar en el tiempo t+Dt, Dt- intervalo de integración.

La Tabla 1 muestra la descripción de las variables del modelo y sus unidades. Los valores de los parámetros utilizados en la simulación se observan en la Tabla 2.

Tabla 1. Lista de símbolos, su definición y unidades.

Símbolo	Definición	Unidad
G	Período de crecimiento	días
$I_{0,max}$	Intensidad máxima de luz sobre el follaje al mediodía	kLux
D	Duración del día	hora
C_a	Concentración de CO_2 en el aire	microl/l
$K_{1,2,3,f}$	Coefficientes de atenuación de la luz	-
k	Factor de conversión de CO_2 a carbohidrato	g peso/g CO_2
$p_{max1, max2}$	Tasa fotosintética de saturación (para cualquier concentración de CO_2)	$mg\ CO_2/dm^2/hora$
p_0	Tasa fotosintética de saturación (para $C_a= 300\ microl/l$)	$mg\ CO_2/dm^2/hora$
b	Pendiente inicial de la relación fotosíntesis / luz	$mg\ CO_2/dm^2/hr/kLux$
r_A	Tasa de respiración de una hoja	$mg\ CO_2/dm^2/hora$
$s_{1,2}$	Área foliar específica	cm^2/g
$P_{nf\ 1,2,3}$	Producción neta del follaje	ton/ha/mes
$F_{1,2,3}$	Follaje activo acumulador de CO_2	ton/ha
$A_{1,2,3}$	Índice de Área Foliar (IAF)	ha/ha
$P_{g1,2,3}$	Producción primaria bruta	ton/ha/mes
$R_{a1,2,3}$	Flujo respiratorio del follaje	ton/ha/mes
resta _{1,2}	Producción primaria neta total del estrato herbáceo	ton/ha/mes
$M_{f1,2,3}$	Tasa de hojarasca foliar	ton/ha/mes

Tabla 2. Valores de los parámetros utilizados en la simulación.

Parámetro	Valor
F ₁ inicial	0.05 ton/ha
F ₂ inicial	5 ton/ha
F ₃ inicial	5 ton/ha
l ₁	0.083 1/mes
l ₂	0.15 1/mes
C _a	300 ml/l
K ₁	0.2
K _{2,3}	0.8
G	30 días
D	12 horas
N árboles	100
Latitud	23 °
p ₀₁	14 mgCO ₂ /dm ² /h
p ₀₂	25 mgCO ₂ /dm ² /h
s ₁	90 cm ² /g
s ₂	167 cm ² /g
k	0.6
b	2 mgCO ₂ /dm ² /klux/h
I _{0,max}	100 klux
r _{A1}	1.2 mgCO ₂ /dm ² /h
r _{A2}	2 mgCO ₂ /dm ² /h
a ₁	0.28
a ₂	0.5

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para la simulación de la dinámica foliar en cada uno de los estratos se utiliza una modificación del modelo propuesto por Ferrás *et al.* (1999). En este modelo solo se tiene en consideración la biomasa foliar. En el caso del estrato arbóreo podemos considerar que solo el follaje produce sombra (la que produce el tronco y las ramas es insignificante con respecto a la del follaje), es decir la atenuación de la luz se puede considerar proporcional a la biomasa foliar.

En el caso del estrato herbáceo compuesto por gramíneas, consideramos que toda la biomasa aérea es fotosintéticamente activa, es decir no existe componente leñoso en la biomasa aérea.

La influencia del estrato arbóreo sobre el herbáceo se expresa a través de la variación del coeficiente de atenuación de la luz (K_i), el cual es proporcional a la biomasa foliar del estrato arbóreo o lo que es equivalente, al índice de área foliar según Mc Murtrie y Wolf (1983b).

Como resultado de la simulación se obtiene la dinámica de la biomasa foliar para los estratos arbóreo y herbáceo. La dinámica de la biomasa foliar del estrato arbóreo F₁ se observa en la Fig. 2. Esta variable aumenta de forma exponencial su valor hasta que alrededor de los seis años (72 meses) alcanza una estabilidad alrededor de un valor medio de 11.5 ton/ha, con fluctuaciones entre los 11.2 y 11.8 ton/ha. Las oscilaciones en la biomasa foliar son producto de las

variaciones estacionales en la producción primaria y la senescencia de las hojas. Este resultado se corresponde con los resultados de Ferrás *et al.* (1999) que ofrece un valor de 14.6 ton/ha para la biomasa foliar de un bosque siempreverde, donde las condiciones de humedad son óptimas.

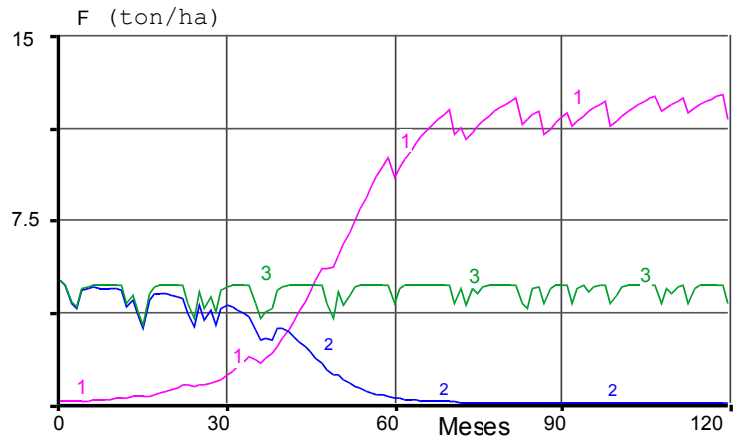


Fig. 2. Dinámica temporal de la biomasa foliar (F). 1- biomasa foliar del estrato arbóreo (F₁), 2- biomasa foliar del estrato herbáceo con sombra (F₂), 3- biomasa foliar del estrato herbáceo sin sombra (F₃).

El estrato herbáceo bajo la influencia de la sombra de los árboles, presenta una disminución de los valores de la biomasa foliar (F₂), hasta volverse 0 después de los 60 meses. Esta disminución se debe a la competencia por la luz con el estrato arbóreo. Como comparación podemos observar en la dinámica de la biomasa foliar en ausencia de árboles (F₃), la cual oscila alrededor de las 4.5 ton/ha, con valores extremos de 3.5 y 5 ton/ha. Este resultado se corresponde con los obtenidos por Oikawa (1993), el cual obtiene para una sabana sin árboles valores de 5.8 ton/ha para la biomasa foliar, sin tener en cuenta la estacionalidad.

La intensidad de la luz que recibe una porción de terreno en ausencia de nubes y sombra se puede calcular a través de la fórmula de Penning de Vries y Van Laar (Bossel 1996).

$$I_0 = 1360 \cdot \varphi_{PAR} \cdot \sin \gamma \cdot e^{\frac{-K_{atm}}{\sin \gamma}} \quad (1.8)$$

donde $\varphi_{PAR}=0.47$ es la fracción fotosintéticamente activa de la radiación solar total y $k_{atm}=0.15$ es la absorción atmosférica. La altura solar se puede calcular como función de la latitud Φ , la declinación solar δ y la hora del día t_h :

$$\sin \gamma = \sin \Phi \sin \delta + \cos \Phi \cos \delta \cos \left[\frac{2\pi}{24}(t_h + 12) \right] \quad (1.9)$$

La declinación solar, por su parte, se calcula como función del día de año t_d :

$$\delta = -23.4 \frac{\pi}{180} \cos \left[\frac{2\pi}{365}(t_d + 10) \right] \quad (1.10)$$

La declinación solar media durante el año es igual a 0, por lo que la ecuación para la altura solar se transforma en:

$$\sin \gamma = \cos \Phi \cos \left[\frac{2\pi}{24}(t_h + 12) \right] \quad (1.11)$$

sustituyendo esta expresión en la ecuación de I_0 :

$$I_0 = 1360 \varphi_{PAR} \cos \Phi \cos \left[\frac{2\pi}{24} (t_h + 12) \right] \cdot \exp \left[\frac{-K_{am}}{\cos \Phi \cos \left[\frac{2\pi}{24} (t_h + 12) \right]} \right] \quad (1.12)$$

Promediando este valor en el tiempo, obtenemos que:

$$I = 0.6 I_{\max} \quad (1.13)$$

donde I_{\max} es la intensidad máxima de la luz incidente, equivalente a las 12 h. A partir de estas consideraciones asumimos que el área de sombra equivale al área de sombra mínima (a las 12 del día) y que la misma tiene un valor constante durante el día con valores promedios de la intensidad de la luz incidente según la fórmula 1.13. En este caso, se puede considerar que la altura del sol a las 12 h es igual a la latitud.

Para el cálculo de la biomasa del estrato herbáceo que se encuentra bajo la influencia de la sombra de los árboles en la unidad de área (C_{sombra}), la biomasa del estrato herbáceo sin sombra por unidad de área (S_{sombra}) y la biomasa total del estrato herbáceo por unidad de área (Hierbas) se diseñó el compartimiento representado en la Fig. 3.

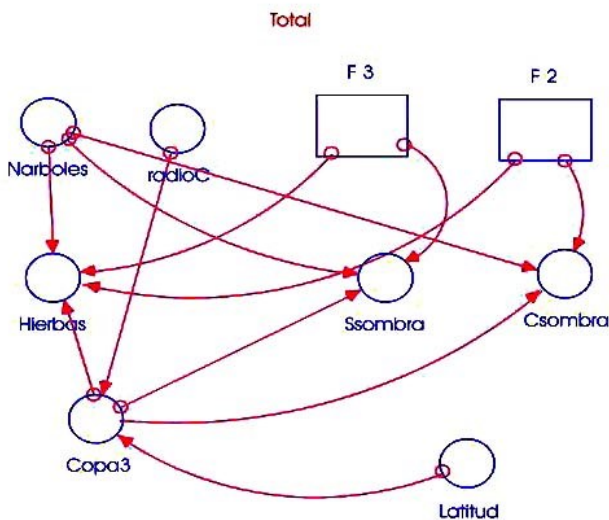


Fig. 3. Compartimiento de las variables globales del sistema en el caso de árboles con copa redondeada (Tipo3). Hierbas- biomasa total del estrato herbáceo por unidad de área. Narboles – número de árboles por hectárea, Copa3 – área de la sombra de la copa del árbol, F_2 – biomasa foliar del estrato herbáceo con influencia del estrato arbóreo, F_3 -biomasa foliar del estrato herbáceo sin influencia del estrato arbóreo, S_{sombra} - biomasa del estrato herbáceo sin sombra por unidad de área, C_{sombra} - biomasa del estrato herbáceo que se encuentra bajo la influencia de la sombra de los árboles en la unidad de área, radioC- radio de la copa del árbol.

Como segundo paso en el estudio de la competencia del estrato arbóreo y el herbáceo se analizó la influencia de cobertura arbórea según la forma de la copa de los árboles en el área de la sombra proyectada sobre el suelo y al número de árboles en el área estudiada. El número de árboles en la simulación son cien árboles por hectárea. Para esto también se

define el área de sombra mínima como el área cubierta por la sombra a las 12 del día y es calculada según la forma de la copa de los árboles.

Tipo 1: En este caso la copa se puede considerar como un disco horizontal (Fig. 4a). El área cubierta por la sombra se calcula como:

$$S = \pi \cdot r^2 \quad (1.14)$$

donde r es el radio de la copa.

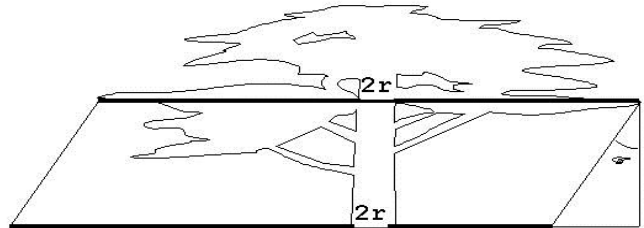


Fig. 4a. Proyección de la sombra de un árbol de copa con gran extensión horizontal. En este caso la longitud de la sombra es igual al diámetro de la copa ($2r$). F - latitud.

Tipo 2: Cuando la altura de la copa es mucho mayor que el ancho consideramos que el área de la sombra mínima proyectada por el árbol se calcula por la fórmula:

$$S = \frac{\pi \cdot L' \cdot r}{2} = \frac{\pi \cdot L \cdot \text{tg} \Phi}{2} \quad (1.15)$$

donde L – Altura de la copa, L' – longitud de la sombra de la copa y F- latitud (Fig. 4b).

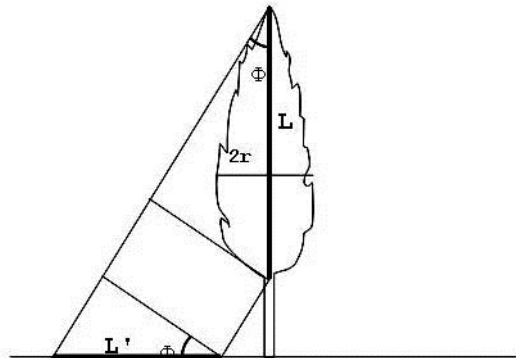


Fig. 4b. Proyección de la sombra de un árbol de copa con gran altura en relación con su ancho. L altura de la copa, L' – longitud de la sombra. F - latitud, r – radio de la copa.

Tipo 3: Este es un caso intermedio entre los dos anteriores, la copa es aproximadamente esférica (Fig. 4c). Aquí el área cubierta por la sombra al mediodía (sombra mínima) se calcula como:

$$S = \pi \cdot L \cdot r = \frac{\pi \cdot r^2}{\cos \Phi} \quad (1.16)$$

donde L es la longitud de la sombra.

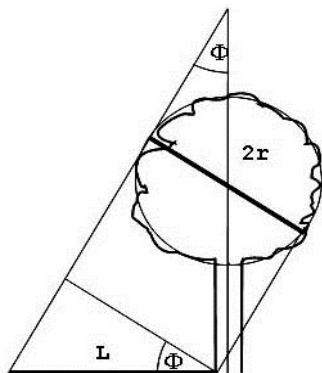


Fig. 4c. Proyección de la sombra de un árbol de copa esférica. r – radio de la copa, L – longitud de la sombra. F – latitud.

El resultado de la simulación para árboles con copa Tipo 1 se puede apreciar en la Fig. 5. La biomasa foliar del componente del estrato arbóreo bajo la influencia de la sombra de los árboles (C_{sombra}) disminuye su valor hasta hacerse 0 alrededor de los 75 meses. El componente del estrato arbóreo sin influencia de la sombra de los árboles (S_{sombra}), mantiene las fluctuaciones alrededor de valores de biomasa foliar de 2.5 ton/ha. La biomasa total del estrato herbáceo (Hierbas) disminuye hasta coincidir con S_{sombra} cuando el componente C_{sombra} desaparece.

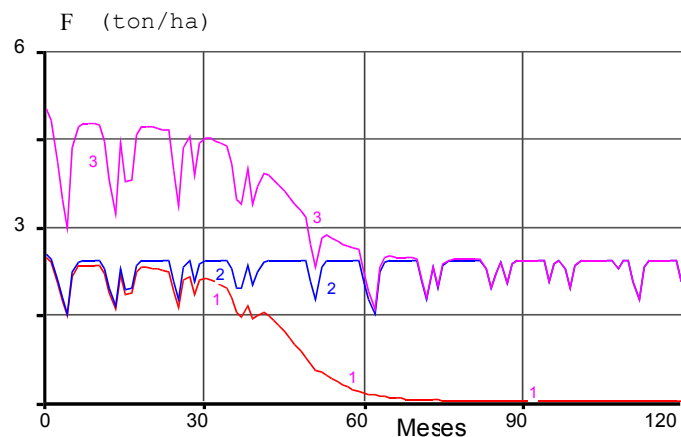


Fig. 5. Dependencia del follaje de las hierbas en el caso de la simulación de árboles con copas de gran extensión horizontal. 1- Biomasa del estrato herbáceo bajo la influencia de la sombra de los árboles (C_{sombra}), 2- Biomasa del estrato herbáceo sin la influencia de la sombra de los árboles (S_{sombra}), 3- Biomasa total del estrato herbáceo (Hierbas = $C_{sombra} + S_{sombra}$).

La dinámica de la biomasa de los componentes herbáceos para árboles con copa de Tipo 2 se puede apreciar en la Fig. 6. El comportamiento de estos componentes es similar, sólo presentan diferencias cuantitativas con el caso anterior. Aquí los valores de S_{sombra} fluctúan alrededor de las 4 ton/ha. C_{sombra} presenta valores iniciales mayores, casi se duplican que en los árboles con copas del Tipo 1, pero su tendencia temporal coincide. Los valores del componente Hierbas

también casi se duplican debido a que el área de sombra de las copas de los árboles es menor debido a la forma de la copa.

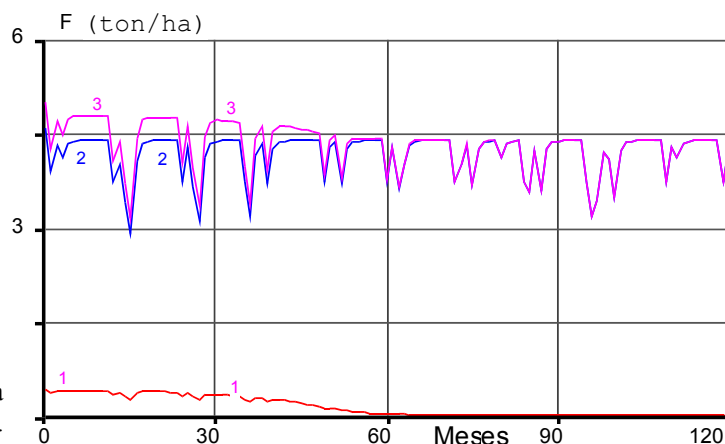


Fig. 6. Dependencia del follaje en árboles con copas de gran longitud vertical. 1- Biomasa del estrato herbáceo bajo la influencia de la sombra de los árboles (C_{sombra}), 2- Biomasa del estrato herbáceo sin la influencia de la sombra de los árboles (S_{sombra}), 3- Biomasa total del estrato herbáceo (Hierbas = $C_{sombra} + S_{sombra}$).

En el caso de árboles con copa de Tipo 3, es similar a los anteriores, con valores ligeramente menores para S_{sombra} en relación con los valores obtenidos para los árboles con copa de Tipo 2 y casi el doble para los de copa Tipo 1. El valor inicial de C_{sombra} es casi la mitad de los obtenidos para los árboles con copa de Tipo 1 y ligeramente mayores que para los de copa Tipo 2 (Fig. 7). La diferencia cuantitativa entre las tres simulaciones se debe a la diferencia entre las áreas de sombra proyectadas en estos casos. Para los árboles de Tipo 1 esta área es de 78.54 m², mientras que en los Tipos 2 y 3 esta es de 13.34 y 30.72 m² respectivamente. De ahí que se aprecie una diferencia en el área y la biomasa total de los dos componentes y de la biomasa total del estrato herbáceo.

La atenuación de la luz en el dosel varía considerablemente en dependencia de factores como la arquitectura de la planta o las diferencias en las características ópticas de las hojas, tipo de planta y la edad de las mismas. Por ejemplo, en primavera la mayor parte de las plantas transmiten más luz que en otra estación, debido al aumento del grosor de la cobertura de la copa y al aumento de la concentración de clorofila (Rosenberg, 1974). La penetración de la luz a través del follaje de la planta puede ser descrita aproximadamente en términos matemáticos. Uno de los primeros intentos realizados en ese sentido es la aproximación hecha por Monsi y Saeki (1953), los cuales adaptaron la ley de Lambert–Beer.

Esta aproximación se utiliza ampliamente en la actualidad (Oikawa, 1985; 1986a; 1986b; 1990; 1993; Bossel, 1996; Mc Murtrie y Wolf, 1983a; Bartelink, 1998; Kirschbaum, 1999; Ferrás *et al.*, 1999). Bartelink (1998) estudia la influencia del número de árboles en el coeficiente de atenuación y obtiene una relación logarítmica entre estas dos variables.

Debido al peso del coeficiente de atenuación de la luz K en la cantidad de luz que llega al estrato herbáceo después de atravesar el follaje de los árboles, se realizó un estudio de la

sensibilidad de este parámetro y su efecto en la dinámica de la producción primaria y la biomasa del estrato herbáceo. Para ello se realizó una serie de simulaciones con variación de K desde el valor de 0.1 a 0.5, variando 0.1 unidad en cada simulación.

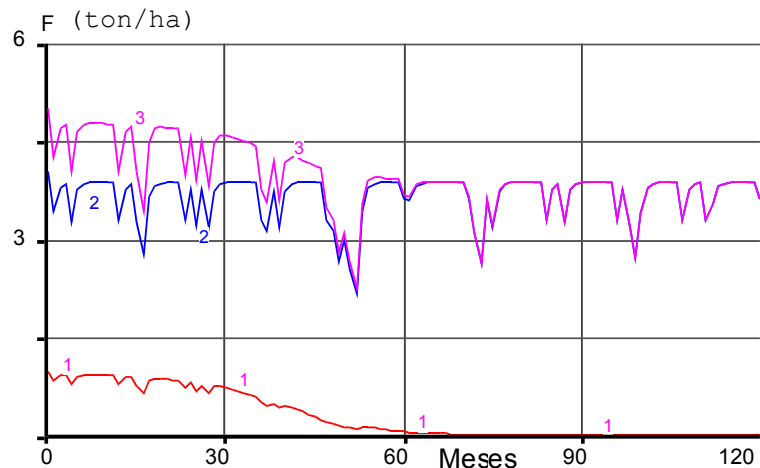


Fig. 7. Dependencia del follaje en árboles con copas esféricas. 1 - Biomasa del estrato herbáceo bajo la influencia de la sombra de los árboles (Csombr), 2- Biomasa del estrato herbáceo sin la influencia de la sombra de los árboles (Ssombr), 3- Biomasa total del estrato herbáceo (Hierbas = Csombr + Ssombr).

La Fig. 8 representa la dinámica del estrato herbáceo bajo la influencia de la sombra de los árboles en dependencia del valor del coeficiente de atenuación de la luz. Como se puede apreciar para K = 0.1 (curva 1), se obtiene una disminución de la biomasa herbácea (F₂) desde 4.8 hasta unas 4 ton/ha, valor alrededor del cual se estabiliza al alcanzar su valor de equilibrio el estrato arbóreo.

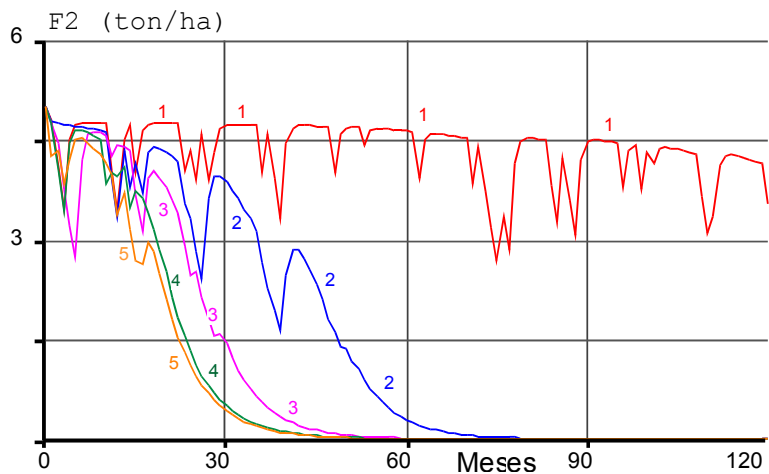


Fig. 8. Dinámica temporal de la biomasa del componente del estrato herbáceo que se encuentra bajo la influencia de la sombra de los árboles (F₂). Las curvas del 1 al 5 representan respectivamente la dinámica de F₂ para valores de K desde 0.1 a 0.5.

A medida que K aumenta se hace mayor la influencia sobre F₂, ya para K=0.2 se produce una disminución hasta 0 de F₂ alrededor de los 80 meses. Para valores mayores de K (0.3 a 0.5) ya prácticamente no cambia la dinámica de la biomasa herbácea con el aumento de K, disminuyendo el tiempo necesario para la desaparición del estrato herbáceo a 60 meses. Estos resultados demuestran la importancia de

las características físicas del follaje (arquitectura de la planta, grosor de la hoja, densidad de las hojas, tamaño y forma de las mismas) en la atenuación de la luz que lo atraviesa. Los parámetros antes mencionados determinan el valor de K, o sea la porción de luz que llega a las hierbas.

CONCLUSIONES

- ♦ La simulación de la competencia por la luz entre el estrato arbóreo y herbáceo en un ecosistema de sabana, demuestra que se produce una disminución progresiva de la biomasa del estrato herbáceo debida a la atenuación de la luz que recibe el estrato herbáceo debido al follaje de los árboles.
- ♦ La forma de la copa de los árboles, así como su tamaño influyen en la dinámica de la biomasa del estrato herbáceo. Los árboles de copa en forma de disco horizontal, producen más sombra que los otros árboles, y disminuyen la biomasa total del estrato herbáceo.
- ♦ El aumento del coeficiente de atenuación de la luz por el follaje trae consigo la disminución de la biomasa del estrato herbáceo. Esta variación es menor a medida que aumenta la atenuación.

REFERENCIAS

- Aracil, J. 1986a. *Máquinas, sistemas y modelos. Un ensayo sobre sistémica*. Tecnos, Madrid, España, 282 pp.
- 1986b. *Introducción a la dinámica de sistemas*. Alianza Editorial, Madrid, 354 pp.
- Barradas, V. L. 1996. La importancia de la modelación en la ecofisiología vegetal. *Ciencia*. 47(2):190-199.
- Bartelink, H. H. 1998. Radiation interception by forest trees: a simulation study on effects of stand density and foliage clustering on absorption and transmission. *Ecol. Mod.*, 105:213-225.
- Bossel, H. 1996. TREEDYN3 forest simulation model. *Ecol. Mod.*, 90:187-227.
- Ferrás, H., F. López, F. Acosta, A. Martell, y A. G. Suárez. 1999. Simulación del funcionamiento de un bosque siempreverde y de la dinámica del carbono basado en un modelo de producción de materia seca. *Acta Botánica Cubana*, 137:1-12.
- Jones, H. G. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*. 14:607-612.
- Kirschbaum, M. U. F. 1999. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. *Ecol. Mod.*, 118:17-59.
- Kuroiwa, S. 1966. Dry matter production of plants. En *A series of Modern Biology. Vol. 9, Ecology and Evolution*. Iwanami Shoten, Tokyo, pp:71-100. [citado por Oikawa, 1985].
- Martell, A., H. Ferrás, y A. G. Suárez. [en prensa]. Simulación del funcionamiento y la dinámica del carbono de un pastizal. *Acta Botánica Cubana*
- Martínez, S., y A. Requena. 1986. *Dinámica de*

- sistemas. 2. Modelos.* Alianza Editorial, Madrid, 295 pp.
- McMurtrie, R., y L. Wolf. 1983a. Above and below-ground growth of forest stands: a carbon budget model. *Ann. Bot.*, 52:437-448.
- 1983b. Model of competition between trees and grass for radiation, water and nutrients. *Ann. Bot.*, 52:449-458.
- Monsi, M., y T. Saeki. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 14(1):22-52. [citado por Bijele *et al.*, 1980].
- Nobel, P. S. 1991. Environmental indexes and productivity for *Opuntia ficus-indica* under current and elevated CO₂ levels: Commissioned Review. *Plant, Cell and Environment*. 14:637-646.
- Oikawa, T. 1985. Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model. I: fundamental model structure of a tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag. Tokyo*, 98:225-238.
- 1986a. Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model. II: effects of dry season upon a tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag. Tokyo*, 99:213-223.
- 1986b. Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model. III: effects of increasing CO₂ upon a tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag. Tokyo*, 99:419-430.
- 1990. Modelling primary production of plant communities. *Physiol. Ecol. Japan*, 27:63-80.
- 1993. Comparison of ecological characteristics between forest and grassland ecosystems based on a dry-matter production model. *J. Environ. Sci.*, 7:67-78.
- Rose, D. A. y D. A. Charles-Edwards. 1981. *Mathematics and plant physiology*. Academic Press, London, 426 pp.
- Shinozaki, K. 1968. A model of matter cycling in a soil vegetation system. *JIBP-PT-F* 41:85-89. [citado por Oikawa, 1985].
- Solbrig, O. T., E. Medina y J. F. Silva. 1996. Determinants of tropical savannas. En *Biodiversity and Savanna ecosystem processes*. O.T. Solbrig, E. Medina y J.F. Silva, (eds.), Springer-Verlag, Berlín pp. 31-41.