

## Modelo sucesional de expansión/retracción de un ecosistema de bosque tropical\*

Hermen FERRÁS ALVAREZ\*\* y Ana MARTELL GARCÍA\*\*

**ABSTRACT.** An expansion – retraction model of a tropical forest ecosystem, based on a succession of pioneer and climactic species is presented. As a result was obtained the simulation of the successional dynamics of tropical forests and the sensibility of different model parameters in system variables is studied. A markovian transition model, representing the spatial ecosystem dynamics is presented.

**KEY WORDS.** Microcomputer model, gap, SIG, forest succession, ecosystem dynamics.

### INTRODUCCIÓN

Los modelos espaciales de dinámica de ecosistemas de bosque han cobrado gran importancia en los últimos años, pues permiten conjugarlos con el uso de los Sistemas de Información Geográficos (SIG) para su aplicación en los estudios de la dinámica de paisajes y territorios.

Los beneficios del uso de estos modelos de la dinámica de un bosque para el análisis de paisaje, son mejorados por el uso de SIG para la visualización y análisis espacial de las salidas del modelo (Acevedo *et al.*, 1997, Newell *et al.*, 1997). El paisaje se asume compuesto por una gran cantidad de celdillas. Cada una de estas celdillas es modelada como un mosaico de pequeñas parcelas de claros (gaps) o cubiertas por diferentes tipos de vegetación. La dinámica de paisaje es simulada como cambios en la proporción del tipo de cobertura vegetal dentro de cada celdilla. Los diferentes tipos de cobertura, incluyendo los claros, representan estados del sistema.

Los tipos de cobertura son definidos de acuerdo a la dominancia por un limitado número de especies o grupos funcionales, que están basados en el requerimiento de claros en el dosel para la regeneración y la capacidad de crear claros a través de la mortalidad (Shugart 1984, 1987). Las probabilidades de transición entre estados y los tiempos de latencia en cada transición se realizan a través de cálculos analíticos semi-Markovianos de las probabilidades de los estados y simulaciones simples. Este modelo de celdilla ha sido descrito en detalle por Acevedo *et al.* 1996, Urban y Shugart (1992).

La modelación de la dinámica de bosques a escala de paisaje se puede simplificar agrupando especies de acuerdo a ciertos criterios, por ejemplo: pioneras o intolerantes a la sombra y las especies climáticas o tolerantes a la sombra (Whitmore 1989, Swaine & Whitmore 1988).

Shugart (1984, 1987), combina las propiedades de tolerancia a la luz (gap-dependencia) de las especies que participan en el proceso de regeneración con la capacidad de crear de claros tras la caída de los individuos muertos, proponiendo 4 grupos principales de especies de árboles: 1) gap- creadores y gap- dependientes (de gran tamaño e intolerantes a la sombra), 2) Gap creadores y gap-independientes (gran tamaño, tolerantes a la sombra), 3) no gap-creadores y gap-dependientes (pequeño tamaño,

intolerantes a la sombra) y 4) no gap- creadores y gap-independientes (pequeño tamaño, tolerantes a la sombra).

Acevedo *et al.* (1995) mediante vinculación entre las dos principales aproximaciones a la dinámica de ecosistemas: los modelos markovianos de transición y los simuladores tipo JABOWA\_FORET, han desarrollado modelos compactos de dinámica ecosistemas de bosques que han sido corroborados en trabajos posteriores (Acevedo *et al.* 1996, Ramírez *et al.* 1997).

En el presente trabajo se propone una modificación de los modelos anteriormente descritos, consistente en la utilización de un modelo de regeneración de claros (modelo de gap), basado en modelos de competencia entre especies y un modelo markoviano de transición para la simulación espacial.

### MATERIALES Y MÉTODOS

**Modelo de gap.** Para la simulación del modelo de gap se utilizó el software Stella II, versión 5.1.1 para Windows. Este programa se basa en la simulación mediante el uso de diagramas de Forrester (Aracil 1986a, 1986b; Martínez y Requena, 1986)

En nuestro modelo consideramos la existencia de dos grupos funcionales fundamentales: pioneras y especies climáticas, que denominamos de INFERIOR y SUPERIOR, respectivamente, al referirnos a la dominancia del segundo grupo sobre el primero en la competencia interespecífica.

Nuestra simulación está basada en el modelo de colonización de dos especies desarrollado por Hannon y Rooth (1997). Se asume que simulamos la dinámica de un espacio forestal que consta de dos especies (o dos grupos funcionales de especies, por ejemplo: pioneras y estabilizadoras). Una de las especies, llamada convencionalmente INFERIOR, tiene mayor capacidad de colonizar espacios abiertos, mientras que la otra (SUPERIOR), no tiene capacidad de colonización, pero desplaza a la otra en la competencia interespecífica.

Existen tres variables de estado para nuestro sistema: la primera representa la cantidad de superficie no ocupada por ninguna especie arbórea (LIBRE) y las otras dos por las superficies ocupadas por los dos grupos funcionales descritos (INFERIOR y SUPERIOR).

En el modelo se normaliza el área forestal total habitable:  

$$\text{TOTAL} = \text{LIBRE} + \text{INFERIOR} + \text{SUPERIOR} = 1 \quad (1)$$

\*Manuscrito aprobado en Octubre del 2002

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

Esto significa que la superficie abierta a la colonización y la superficie ocupada por ambas especies se representan como fracciones del área total normalizada.

Por otra parte, las variables dinámicas del modelo son:

I\_COLONIZA: Colonización del área libre árboles por INFERIOR.

S\_MUERTE: Mortalidad de la especie SUPERIOR.

S\_DESPLAZA\_I: Desplazamiento de INFERIOR por SUPERIOR

Estas variables se determinan mediante las ecuaciones:

$$I\_COLONIZA = CI*INFERIOR*LIBRE - EI*INFERIOR \quad (2)$$

$$S\_MUERTE = ES*SUPERIOR \quad (3)$$

$$S\_DESPLAZA\_I = CS*INFERIOR*SUPERIOR \quad (4)$$

donde CI y CS son respectivamente las tasa de colonización de INFERIOR y SUPERIOR, mientras que EI y ES son las tasas de mortalidad de INFERIOR y SUPERIOR respectivamente.

La Fig. 1 representa el diagrama de Forrester utilizado en la simulación y los valores de parámetros utilizados en la simulación se presentan en la Tabla 1.

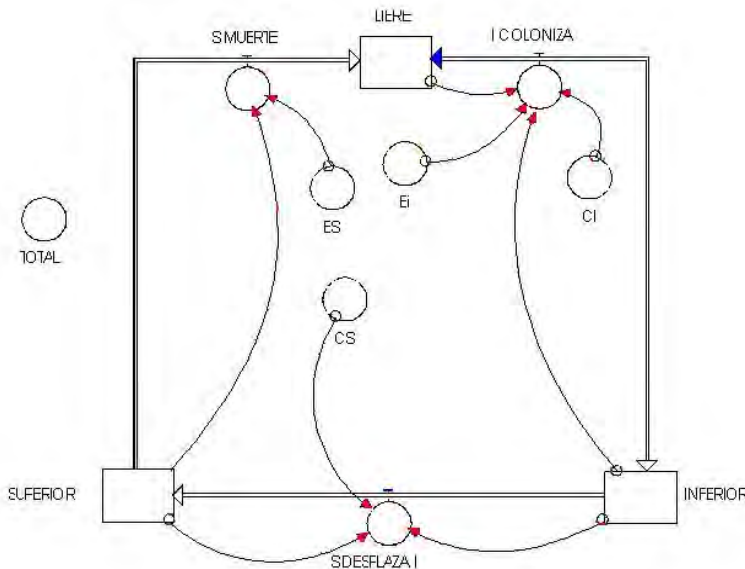


Fig. 1. Diagrama de Forrester para el modelo propuesto. Se puede observar que las tasas de mortalidad para las especies Superior e Inferior son diferentes entre sí (ES y EI). No existe la colonización del espacio libre por la especie superior, sólo hay flujo entre estas dos variable de estado por la muerte de los individuos de Superior (S Muerte).

Tabla 1. Parámetros utilizados en la simulación.

Parámetro	Valor
Es	0.1
Ei	0.2
Ci	0.7
Cs	0.05
Valor inicial de Superior	0.05
Valor inicial de Inferior	0.1

**Modelo espacial markoviano.** El modelo arriba descrito puede ser utilizado para la parametrización de modelos de transición markovianos y semi-markovianos. Comenzamos el desarrollo de nuestros modelos de transición, con una modelación markoviana. La matriz de transición P, está formado por elementos  $p_{ij}$  asociados a la transición del estado j al estado i. Estas probabilidades se definen a partir de datos experimentales o mediante los resultados de las simulaciones de los modelos de gaps.

Debido al elevado monto de cálculos que se deben realizar, a pesar de la simplificación realizada mediante la determinación de los parámetros de transición mediante los modelos de gap, trabajamos la simulación de un área pequeña de 10x10 celdillas, cada una de las cuales puede estar en un momento determinado en uno de los tres estados: Libre de árboles, ocupada por un individuo de una especie pionera u ocupada por un individuo de una especie climática.

La simulación espacial del modelo de transición se realizó utilizando en software Matlab, versión 5.2, que contiene herramientas gráficas útiles para la representación de los resultados de la simulación.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Modelo de gap.** A diferencia del modelo de Hannon y Root (1997), en nuestra simulación la especie climática (SUPERIOR) sólo puede establecerse si anteriormente existió en el lugar un individuo de INFERIOR, el cual crea las condiciones de hábitat necesarios para el establecimiento del otro grupo (SUPERIOR). Esta simulación reproduce con más fidelidad la dinámica sucesional en los bosques tropicales.

Como resultado de la simulación llevada a cabo se obtuvo que en los primeros diez años ocurre un incremento acelerado de INFERIOR hasta alcanzar valores máximos aproximadamente 0.55 de área total (Fig. 2), después de lo cual cae y se estabiliza sobre los 55 años en valores de 0.2. Por otra parte SUPERIOR se mantiene cercano al valor inicial durante los primeros 5-7 años, y después de ese tiempo, cuando las especies pioneras en su incremento crean condiciones de hábitat que propician el incremento de la especie climática bajo su dosel, comienza a incrementar su cobertura, provocando a su vez la disminución de INFERIOR como consecuencia de la competencia entre ellas. SUPERIOR alcanza un máximo de 0.35 de área total alrededor de los 25 años y después disminuye hasta estabilizarse en el valor de 0.3 cerca de los 50 años. Por su parte el espacio abierto, no ocupado por

árboles (LIBRE) disminuye rápidamente los primeros 12 años, alcanzando un mínimo en ese tiempo de 0.33. Posteriormente aumenta hasta estabilizarse a los 50 años en el valor de 0.5 (Fig. 2). Nuestros resultados coinciden con lo expresado por Hallé *et al.* (1978), quienes describen para diferentes especies pioneras tropicales que la creación de un dosel más o menos cerrado se obtiene en un periodo de 5 a 10 años y la longevidad de dichas especies es de alrededor de 20 años.

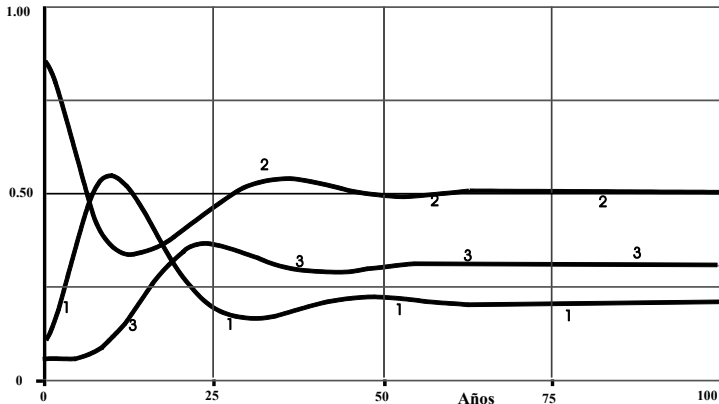


Fig. 2. Dinámica de las variables de estado. 1: INFERIOR, 2: LIBRE, 3: SUPERIOR.

Nuestro modelo reproduce el comportamiento de un ecosistema real de bosque tropical, donde en la primera etapa de colonización se produce un aumento del número de individuos de las especies pioneras, que se establecen en los claros. Estas son sustituidas paulatinamente por individuos de especies del bosque maduro. Incluso puede observarse que después de alcanzar el primer máximo, INFERIOR disminuye y seguidamente produce un segundo máximo menor que el primero, entre los 45 y 50 años, antes de alcanzar el nivel de estabilización. Estos dos máximos podrían corresponder con las llamadas "homeostasis" 1 y 2, descritas por los ecólogos en la dinámica sucesional de los bosques tropicales (Herrera *et al.*, 1997).

**Estudios de sensibilidad.** Para la determinación del peso de cada parámetro en el modelo y que valores de los mismos pueden corresponderse más con las situaciones reales, se realizaron estudios de sensibilidad de los mismos.

**Sensibilidad a la mortalidad de la especie Inferior.** En el estudio de la sensibilidad a la mortalidad de la especie Inferior (pionera)  $E_i$ , se observa que a medida que crece este parámetro aumenta el valor de estabilización de la superficie no cubierta (Libre), desde 0.5 para  $E_i=0.2$  hasta 0.75 para  $E_i=0.5$ . (Fig 3). Esta variable es altamente sensible a la variación de  $E_i$ , observándose no sólo un cambio del valor de estabilización, sino una alta fluctuación de la dinámica su temporal con la disminución del parámetro en estudio.

En el caso de la superficie cubierta por la especie inferior, el valor de estabilización no cambia prácticamente con el cambio de  $E_i$ , sin embargo sí varía considerablemente la dinámica de esta variable en el periodo anterior a la estabilización.

La superficie cubierta por la especie superior disminuye con el aumento de  $E_i$  de forma considerable, de 0.3 a 0.05. Esto se debería a la dependencia que existe entre ambas especies: La superior necesita de la presencia de la inferior en el lugar para establecerse.

**Sensibilidad a la tasa de colonización de la especie inferior.** Al estudiar la sensibilidad del modelo a la tasa de colonización de la especie inferior  $C_i$ , se observa que a medida que este parámetro aumenta de 0.5 a 0.8 el valor de estabilización de la superficie no cubierta disminuye linealmente de 0.6 a 0.46.

Como en el caso anterior, la superficie cubierta por la especie inferior no se diferencia en el valor de estabilización, pero presenta diferencias notables en la dinámica en el periodo anterior a la estabilización. (Fig. 4). La superficie cubierta por la especie superior aumenta linealmente de 0.2 a 0.34, con el aumento de  $C_i$  en los rangos estudiados.

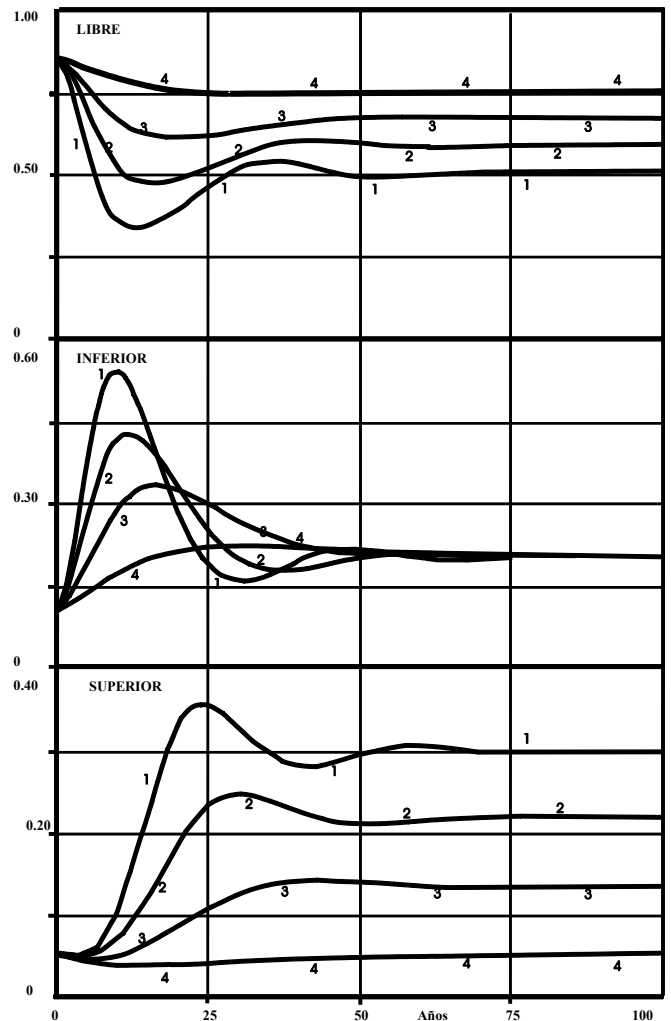


Fig. 3. Dinámica de las variables de estado para el estudio de la sensibilidad con respecto a  $E_i$  (1:  $E_i = 0.2$ , 2:  $E_i = 0.3$ , 3:  $E_i = 0.4$ , 4:  $E_i = 0.5$ ).

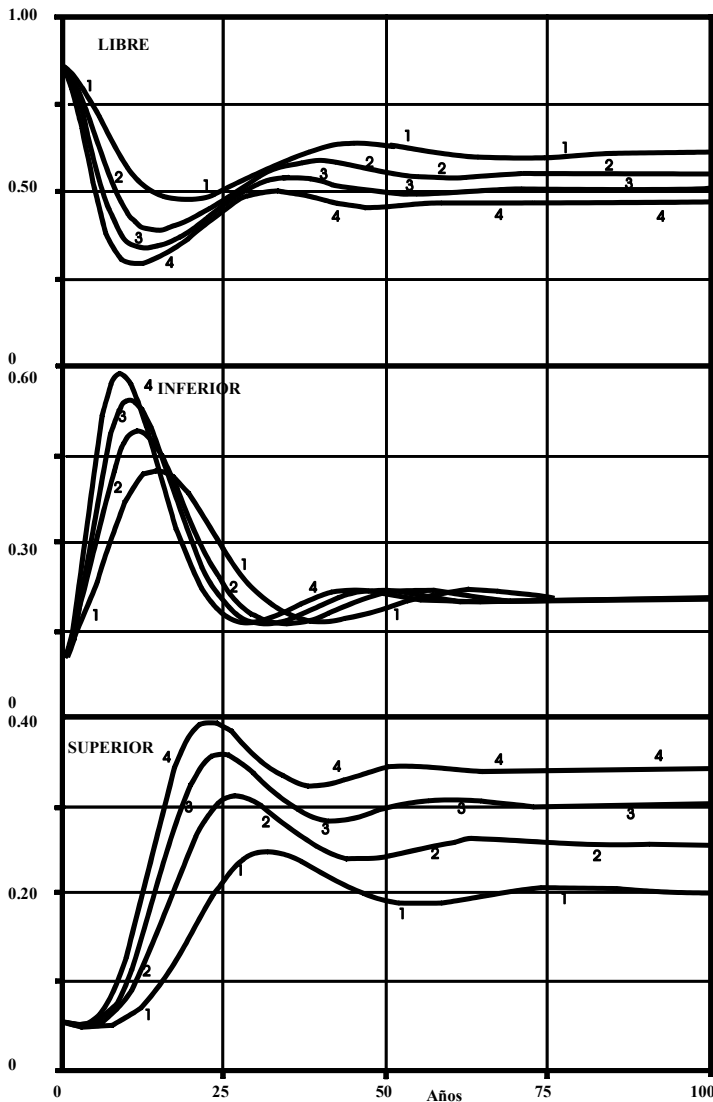


Fig. 4. Dinámica de las variables de estado para el estudio de la sensibilidad con respecto a  $C_i$  (1:  $C_i = 0.5$ , 2:  $C_i = 0.6$ , 3:  $C_i = 0.7$ , 4:  $C_i = 0.8$ ).

**Sensibilidad a la tasa de colonización de la especie superior.** Al modelar la sensibilidad del modelo con respecto a la tasa de colonización de la especie superior  $C_s$  en el rango de 0.4 a 0.7, el área ocupada por la superficie no cubierta crece con el aumento de este parámetro hasta alcanzar valores de estabilización que van de 0.45 a 0.7. La superficie cubierta por la especie inferior disminuye del valor de 0.25 a 0.14. La superficie ocupada por la especie superior se mantiene con igual valor de estabilización, variando la dinámica de la misma en la etapa anterior a la estabilización. (Fig. 5).

**Sensibilidad a la mortalidad de la especie superior.** Con la variación de los valores de  $E_s$ , de 0.1 a 0.4, se observa una mayor amortiguación de la curva temporal, para los valores mayores de  $E_s$ . El valor de estabilización del espacio no cubierto (Libre), disminuye de 0.5 a 0.29 con el aumento de  $E_s$  en el rango de estudio. Inferior por su parte, aumenta de 0.2 a 0.71, mientras Superior disminuye de 0.3 a 0. (Fig. 6).

**Modelo espacial de transición.** El resultado de una corrida de la modelación espacial para un periodo de 20 años

se presenta en la Fig. 7. En ella se representan en blanco los espacios libres de árboles, en gris las especies pioneras y en negro las climácicas. Se pudo observar con el transcurso del tiempo el establecimiento de un estado en el que predominan las especies climácicas. Este resultado se obtiene invariablemente, con independencia de la proporción inicial de los tres estados. En la Fig. 8 se representa el gráfico de la evolución temporal del porcentaje de cobertura para cada uno de los estados.

Estos resultados empleando la simulación espacial, presentan coincidencias desde un punto de vista cualitativo con las simulaciones de los modelos de gap descritos arriba. Se observa además que la escala temporal no se coincide con el modelo anterior, debido a que en el modelo markoviano, la probabilidad de transición entre un estado y otro no depende del tiempo de permanencia en el estado anterior. Consideramos que la utilización de modelos de transición semimarkovianos, que tienen en cuenta el tiempo de permanencia en un estados determinado permitiría la obtención de resultados cuantitativamente correctos.

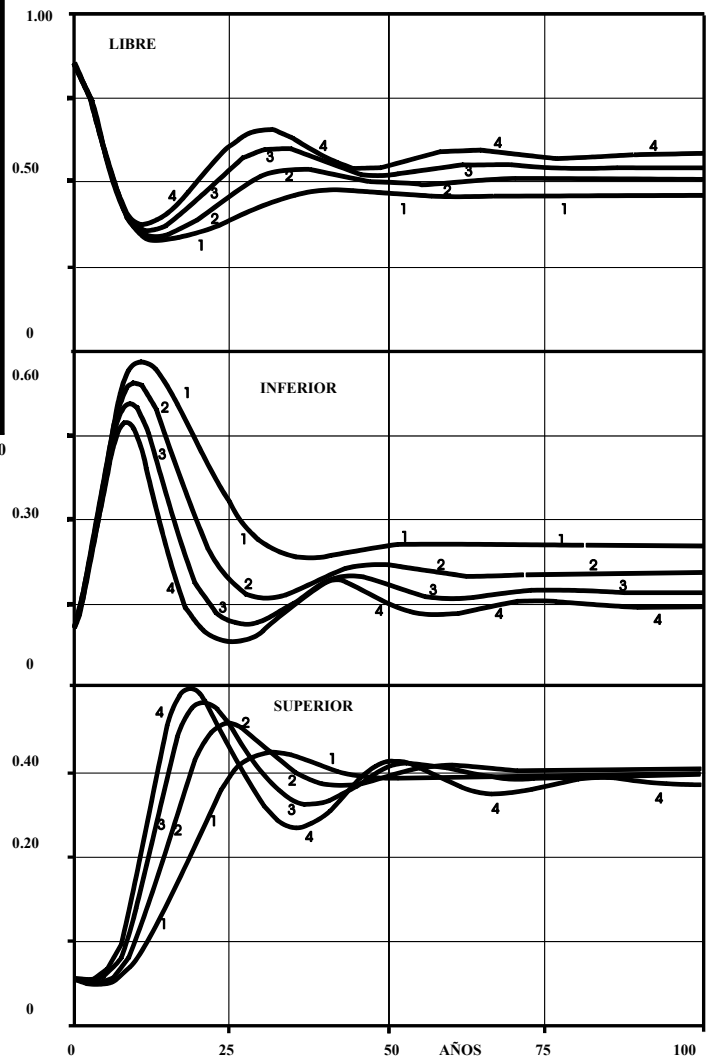


Fig. 5. Dinámica de las variables de estado para el estudio de la sensibilidad con respecto a  $C_s$  (1:  $C_s = 0.4$ , 2:  $C_s = 0.5$ , 3:  $C_s = 0.6$ , 4:  $C_s = 0.7$ ).

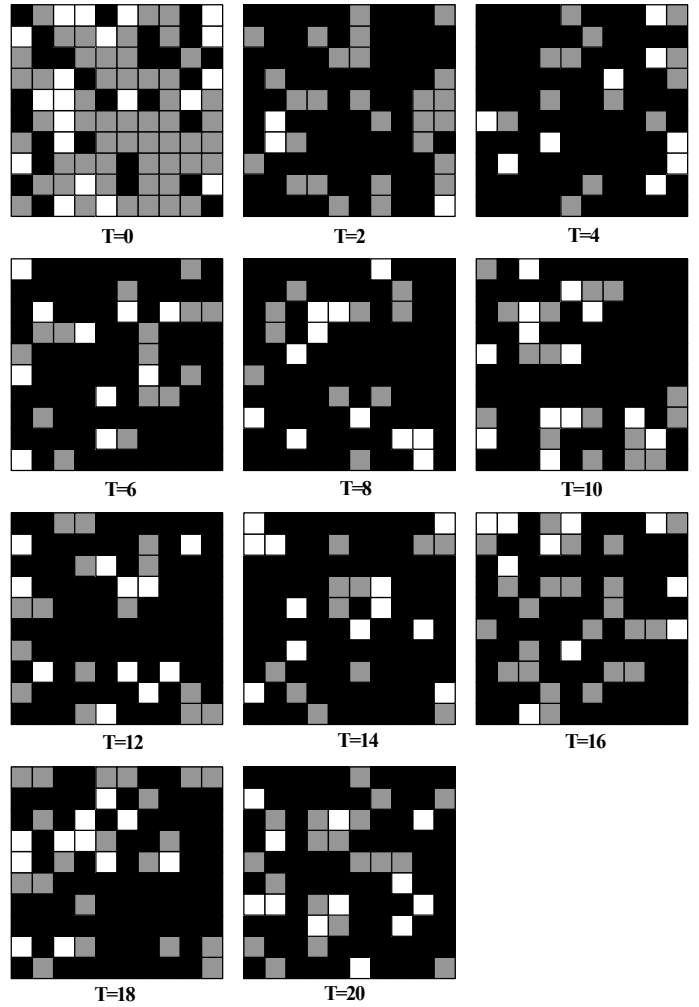
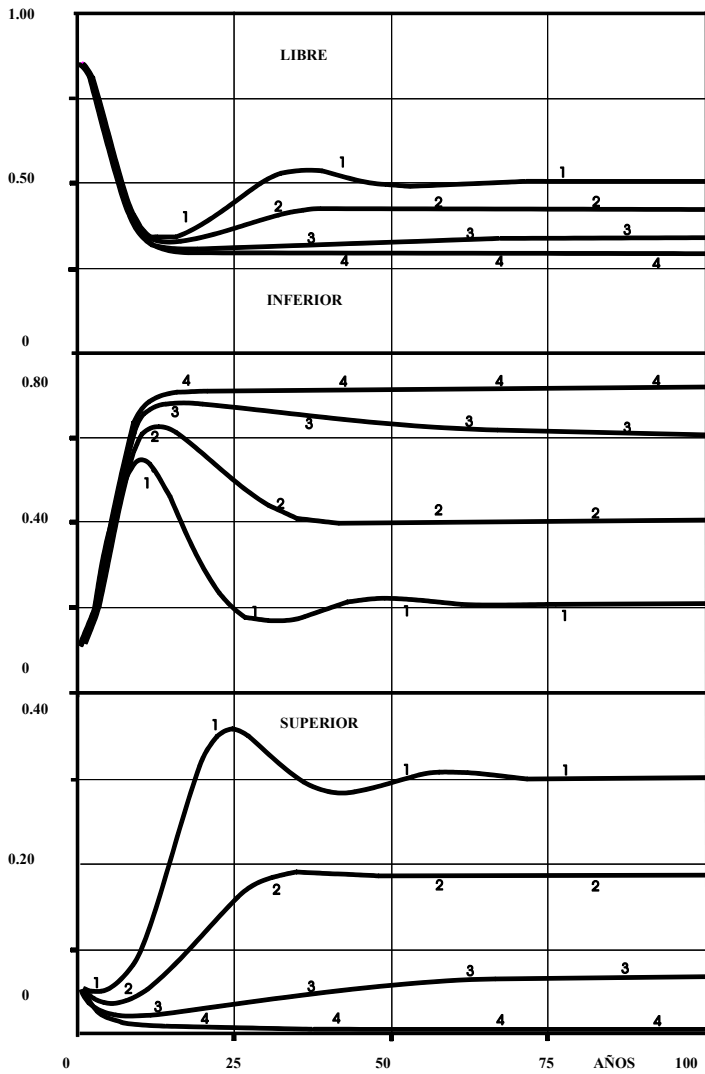


Fig. 6. Dinámica de las variables de estado para el estudio de la sensibilidad con respecto a  $E_s$  (1:  $E_s = 0.1$ , 2:  $E_s = 0.2$ , 3:  $E_s = 0.3$ , 4:  $E_s = 0.4$ ).

Fig. 7. Resultado de una ejecución del modelo espacial de transición en un periodo de diez años. Explicación en el texto.

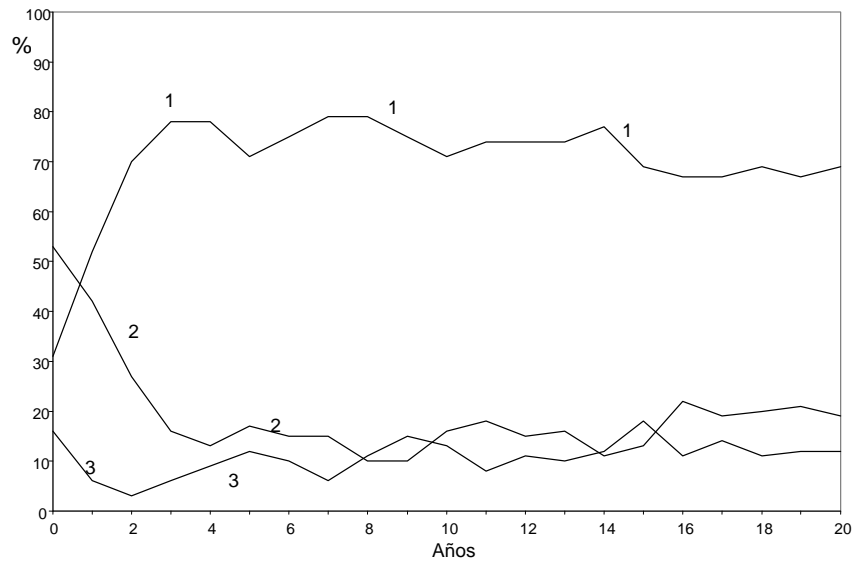


Fig. 8. Dinámica temporal de los diferentes roles representado en el modelo de la figura 10. 1- especies climáxicas, 2- especies pioneras, 3- espacio libre.

## CONCLUSIONES

- ◆ El modelo de gap desarrollado simula cualitativamente de manera correcta la dinámica sucesional de bosques tropicales.
- ◆ Dicho modelo es altamente sensible a las variaciones de la mortalidad, tanto del rol Inferior (pioneras), como del rol Superior (climáticas), mientras que presenta una baja sensibilidad a los parámetros de colonización para ambas especies.
- ◆ El modelo espacial markoviano de transición simula cualitativamente la dinámica sucesional, aunque presenta imprecisiones en la escala temporal.

## REFERENCIAS

- Acevedo, M. F., D. L. Urban y M. Abla. 1995. Transition and Gap Models of Forest Dynamics. *Ecol. Appl.* 5 (4): 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.
- Acevedo M. F., D. P. Smith y M. Abla. 1997. Vegetation Dynamics in North-Central Texas: A Prospectus for Landscape Scale Modeling. In: D. Lyons and P. Hudak (Eds.) *Geographic Perspectives on the Texas Region*. Association of American Geographers, Washington DC pp:115-124.
- 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.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A y Tomlinson, P.B. 1978. *Tropical trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York. 441 pp.
- Hannon, B. y M. Rooth. 1997. *Modeling Dynamic Biological Systems*. Springer. 399 pp.
- Herrera, R. A., D. Ulloa, O. Valdés-Lafont, A. Priego, A. Valdés. 1997. Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources*. 33(1): 2-17.
- Martínez, S., y A. Requena. 1986. *Dinámica de sistemas. 2. Modelos*. Alianza Editorial, Madrid, 295 pp.
- Newell J., K.L. Dickson, J.W. Fitzgerald, S.F. Atkinson y M.F. Acevedo. 1997. A landscape ecological characterization of the Ray Roberts Lake study area, north-central Texas: temporal variations in landscape pattern, 1987-1992. *Romanian Journal of Optoelectronics* 5:95-110.
- Ramírez, H., A. Torres-Lezama y M. F. Acevedo. 1997. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los llanos occidentales venezolanos. *Ecotropicos* 10(1): 9-20.
- Shugart, H. H. 1984. *A Theory of Forest Dynamics: The Ecological Implications of Forest Succession Models*. New York, Springer-Verlag. 525 pp.
- Shugart, H.H. 1987. Dynamic ecosystem consequences of tree birth and death patterns. *Bioscience*, 37 (8): 596-602.
- Swaine, M. D., y T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests, *Veg-etatio* 75: 81-6.
- Urban, D. L., y H. H. Shugart. 1992. Individual-based models of forest succession. En *Plant succession: Theory and Prediction*, edit. D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet, and T.T. Veblen, 249-92. Chapman & Hall.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3): 536-38.