

REVISIONES

Modelación del crecimiento de bosques: estado del arte

Forest growth modelling: the state of the art

Christian Salas ^{a*}, Timothy G Gregoire ^b, Dylan J Craven ^{c,d}, Horacio Gilabert ^e

*Autor de correspondencia: ^a Universidad de La Frontera, Departamento de Ciencias Forestales, Laboratorio de Biometría, Temuco, Chile, tel.: 56-45-2325652, christian.salas@ufrontera.cl

^b Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, New Haven, CT-06511, USA.

^c German Centre for Integrative Biodiversity Research, Halle-Jena-Leipzig, Deutscher Platz 5e, 04103, Leipzig, Alemania.

^d Leipzig University, Institute of Biology, Johannisallee 21, 04103 Leipzig, Alemania.

^e Pontificia Universidad Católica de Chile, Departamento de Ecosistemas y Medio Ambiente, Santiago, Chile.

SUMMARY

Forest growth models are key tools for both managing and understanding forest dynamics. These models have evolved from yield tables to models that simulate ecological and physiological processes. Because several approaches exist for modelling forest growth, understanding their strengths and weaknesses is complex. Here, we present a review of forest growth modelling and focus on the most common types of models: growth and yield, succession, process-based, and hybrid. These models might or might not include stochastic components. Worldwide there is a trend towards building hybrid models, because they are best suited to represent the effect of climate change on tree growth. However, empirical evidence has not shown major differences in predictions between hybrid and simpler growth models. Finally, we emphasize that none type of growth model is demonstrably better than others and that each is used to answer a great variety of research and management questions.

Key words: modelling, simulators, forest ecology, tree physiology, climate change.

RESUMEN

Los modelos de crecimiento de bosques son herramientas claves para el manejo y la comprensión de la dinámica de los bosques. Estos modelos han evolucionado en complejidad desde las tablas de rendimiento a modelos que simulan procesos fisiológicos y ecológicos. Dada la actual multiplicidad de aproximaciones para modelar el crecimiento de los bosques, es difícil entender sus diferencias, fortalezas y debilidades. En este artículo se presenta una revisión del estado del conocimiento sobre modelos de crecimiento de bosques considerando los siguientes tipos de modelos: crecimiento y rendimiento, sucesión, basados en procesos, e híbridos. Además, se hace énfasis en que los modelos anteriores pueden, o no, incluir componentes estocásticos. A nivel mundial existe una tendencia hacia construir modelos híbridos por sus bondades al poder representar más naturalmente el efecto del cambio climático en el crecimiento de los árboles, sin embargo, la evidencia empírica no ha demostrado mayores diferencias predictivas con modelos más simples. Finalmente, se enfatiza que no existen tipos de modelos mejores que otros, sino que cada cual se emplea para responder diversas preguntas de investigación o de manejo.

Palabras clave: modelación, simuladores, ecología forestal, fisiología vegetal, cambio climático.

INTRODUCCIÓN

Los factores ambientales (*e.g.* clima, suelo y topografía), características genéticas y la competencia influyen en el crecimiento de los árboles. Este crecimiento puede ser medido a diferentes niveles dentro de la estructura del árbol o bosque y mediante diversas variables tales como diámetro, área basal, altura, volumen y biomasa. Así, el crecimiento es producto de diversos factores bióticos y abióticos, que interactúan sobre un árbol y sobre el bosque. Conocer cómo estos factores afectan el crecimiento de los

árboles y bosques es fundamental para entender cómo varía su estructura y composición en el tiempo. Los bosques son sistemas biológicos dinámicos que están continuamente cambiando y es necesario proyectar estos cambios para obtener información relevante para la toma de decisiones en el manejo de los mismos (Burkhardt 1999).

La modelación matemática ha jugado un rol fundamental en muchas disciplinas ecológicas, y es ampliamente aceptada que tanto la cuantificación como la modelación deben ser parte integral de la ecología teórica y la aplicada. Los modelos de crecimiento de bosques son importan-

tes en manejo forestal, silvicultura y también para entender su dinámica. Estos modelos corresponden a un sistema de ecuaciones que pueden predecir el crecimiento de un bosque (o árbol) bajo una amplia variedad de condiciones (Vanclay 1994). La vegetación está sometida constantemente a distintos tipos de cambios que requieren una mayor atención para una comprensión más profunda de ella y su rol a nivel global, en vez de estudiar las comunidades vegetales como si fueran entidades estáticas. Son precisamente los modelos de crecimiento una de las aproximaciones que capturan este concepto. La predicción del crecimiento de árboles y rodales es un pre-requisito para el manejo de los bosques a cualquier nivel (Monserud 2003). Todos los sistemas de decisión de manejo forestal necesitan información respecto del desarrollo de los bosques, la cual se predice mediante modelos de crecimiento. A través de la información de crecimiento, se estima la edad de rotación óptima para cosecha y se puede decidir cuándo y con qué intensidad aplicar tratamientos silvícolas como raleo y poda. Estos modelos, en combinación con inventarios de bosques, son importantes para pronosticar el desarrollo futuro de bosques, a fin de evitar la tala excesiva, lo que implica una gestión sustentable de los bosques (Hasenauer 2006). También son utilizados para estudios: fitosanitarios, monitoreo de la productividad, análisis socioeconómico de las influencias forestales, y para evaluar la provisión de servicios ecosistémicos del bosque, tales como: el secuestro de carbono, flujo de nutrientes, entre otros.

Los modelos de crecimiento de bosques son también importantes para otras disciplinas afines a la práctica forestal, *e.g.* incendios forestales, hábitat para la fauna, ecología del paisaje, y cambio climático. Reinhardt y Crookston (2003), basándose en el más empleado de estos modelos de USA, denominado PROGNOSIS (Stage 1973, Wykoff *et al.* 1982) y actualmente FVS, construyeron un modelo para simular la dinámica del combustible y comportamiento potencial del fuego en un incendio. Moeur (1985) —entendiendo que un modelo de crecimiento de bosques no solo debe estar restringido a manejo para producción de madera, ya que los tomadores de decisiones deben considerar también el impacto que los diferentes esquemas de manejo podrían tener sobre el hábitat para animales silvestres — implementó el modelo COVER, el cual simula la composición del sotobosque y la secuencia de la sucesión basándose en el PROGNOSIS. Por otra parte, la sociedad está cada día más preocupada por el paisaje, donde los bosques juegan un rol preponderante, para lo cual se han desarrollado *software* para modelar el efecto de manejo forestal en el paisaje, como por ejemplo, el *Landscape Management System* (LMS) de McCarter *et al.* (1998), que tienen un modelo de crecimiento de bosques como componente clave; en este caso, LMS también emplea PROGNOSIS. La preocupación pública por el cambio climático y el efecto invernadero es obvia e influyente, y por ello, como los bosques mitigan el efecto invernadero, se han hecho una cantidad importante de investigaciones para modelar su desarrollo bajo escenarios de cambio climático, para lo cual también

los modelos de crecimiento de bosques son fundamentales (*e.g.* Valentine *et al.* 1997). En resumen, son muchos los usuarios de estos modelos, además de los tomadores de decisiones relativas a la madera, tales como: administradores, planificadores, políticos, grupos ambientalistas, académicos y científicos.

Los modelos de crecimiento de bosques se han convertido en una rama importante de investigación en las ciencias forestales. Como lo destaca Tesch (1980), el estudio del crecimiento forestal no es un esfuerzo reciente, y los primeros registros de observaciones de crecimiento de los árboles son atribuidos a Teofrasto (370-285 A.C.), un alumno de Aristóteles. Los modelos de crecimiento de bosques han evolucionado desde simples tablas a modelos que predicen variables tradicionales (*e.g.* área basal, altura y volumen) tanto a nivel de rodal como de árbol, e incluso a modelos que utilizan variables fisiológicas para predecir asignación de carbono. Aunque los antecesores de los modelos de crecimiento de bosques modernos (*i.e.* las tablas de rendimiento) se utilizan en Europa desde mediados de 1800, en USA recién empezaron a usarse durante el Siglo XX. Sin embargo, y como lo destaca Hasenauer (2006), los primeros modelos de crecimiento forestales fueron desarrollados en América del Norte (*e.g.* Stage 1973, Mitchell 1975), mientras que para los países escandinavos y Europa central, los principales conceptos de estos modelos fueron desarrollados a principios de la década de 1990.

Dada la actual multiplicidad de aproximaciones metodológicas empleadas para modelar el crecimiento de los bosques, el entendimiento de estas es compleja, y el objetivo del presente trabajo es presentar una revisión actualizada e integrada del estado del arte sobre modelos de crecimiento forestal, para lo cual, se propone una clasificación de modelos de crecimiento de bosques, a partir de la cual se detallan sus principales características y funcionamiento.

CLASIFICACIÓN DE MODELOS DE CRECIMIENTO DE BOSQUES

Un modelo de crecimiento de bosques es la representación biométrica y matemática de los procesos de crecimiento (Monserud 2003). Varios trabajos, principalmente desde el 2000, han tratado de resumir los estudios existentes sobre modelos de crecimiento de bosques (*e.g.* Monserud 2003, Pretzsch *et al.* 2007). La historia de estos modelos no se caracteriza simplemente por el mejoramiento continuo de los primeros tipos de modelos desarrollados, sino por la generación simultánea de diferentes clases de modelos con distintos objetivos, lo que da origen a varias clasificaciones.

La primera clasificación conocida de modelos de crecimiento de bosques fue la de Munro (1974), mientras que Vanclay (1994) amplió dicha clasificación al incluir los trabajos de modelación más recientes de su época, los que tenían un énfasis en los bosques tropicales. Porté y Bartelink

(2002) hacen una revisión aún más amplia que redundó en una clasificación más exhaustiva. Monserud (2003) propuso una clasificación general, extendiendo su uso a otras disciplinas. Pretzsch *et al.* (2007) proponen una revisión de modelos forestales con énfasis en la experiencia europea. A juicio de los autores del presente trabajo, todas las clasificaciones anteriores carecen de algún grado de mayor generalidad, ya que actualmente los modelos de crecimiento de bosques se pueden clasificar en más de un grupo o tipo de modelo al mismo tiempo. La clasificación empleada en el presente trabajo consta de cuatro tipos de modelos (figura 1), y cada uno de ellos se explica en las siguientes secciones.

La clasificación (figura 1) es un artificio para simplificar, o bien entender, el enfoque original de modelación empleado, pues cada tipo de modelo permite predecir el crecimiento de un bosque. Es importante también señalar que pueden existir modelos de crecimiento que en la práctica son combinaciones de tipos de modelos, tal como se ejemplificará más adelante.

MODELOS DE CRECIMIENTO Y RENDIMIENTO

Estos modelos proporcionan predicciones de las variables de rodal en el tiempo. Los modelos de crecimiento y rendimiento representan cómo los árboles crecen en promedio; también se denominan “modelos empíricos”, denominación que lamentablemente es usada frecuentemente en sentido peyorativo (Monserud 2003), ya que evoca la imagen de un método “rápido y sucio” (Burkhardt 1999), lo cual no es correcto ni apropiado, ya que todos los modelos tienen y necesitan algún grado de evidencia empírica.

Dentro de estos modelos se encuentran las siguientes tres divisiones: tablas de rendimiento, modelos a nivel agregado y modelos de árbol individual.

Tablas de rendimiento. El tipo más antiguo de modelo de crecimiento de bosques son las tablas de rendimiento (Monserud 2003), *i.e.* cuadros que muestran los valores promedios de las variables de un rodal en el tiempo. Desde finales del siglo XVIII hasta mediados del siglo XIX, científicos alemanes tales como Hartig, Paulsen (ambos en 1795) y von Cotta en 1821 crearon la primera generación de tablas de rendimiento (Pretzsch *et al.* 2007).

Con el avance de la estadística, las tablas de rendimiento comenzaron a ser construidas sobre la base de modelos estadísticos (*e.g.* análisis de regresión), y por tanto, con ecuaciones que describen el desarrollo de las variables en el tiempo (*i.e.* “funciones de rendimiento”). A esta nueva generación de modelos, se les denominó modelos de crecimiento y rendimiento. Para estos modelos, se seguirán las divisiones de Munro (1974): modelos a nivel agregado y a nivel de árbol individual.

Modelos a nivel agregado (o de rodal). Los modelos de crecimiento a nivel agregado (MCA) son aquellos que utilizan el rodal como unidad básica de modelación. Existen variados modelos de este tipo (*e.g.* García 1984). Los modelos de crecimiento y rendimiento suelen basarse en submodelos de transición, siendo los más importantes, los modelos de: crecimiento en altura dominante, densidad (*i.e.* del tipo densidad vs. tamaño de árboles) y área basal. El volumen se obtiene generalmente como una función de transformación en base al área basal y la altura (*e.g.* García

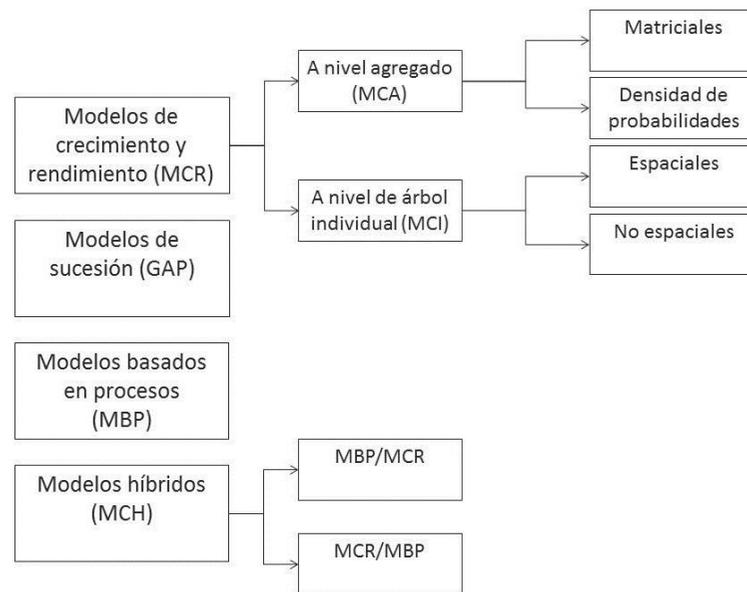


Figura 1. Esquema de clasificación de los modelos de crecimiento de bosques.

Forest growth model classification.

1984). Es importante destacar que existen MCA que permiten la predicción no tan solo de variables a nivel agregado (*e.g.* densidad y volumen), sino que también de la estructura diamétrica. En caso que un MCA permita la predicción de la distribución de diámetros, existen dos principales enfoques, lo que origina a los siguientes subgrupos:

(a) Modelos matriciales. Se basan en la denominada “matriz de Leslie”, que representa el crecimiento de una población estructurada por edad en una matriz, y además en tamaño. Estos modelos permiten modelar la densidad total de árboles y por clase diamétrica. Entre los primeros trabajos con estos modelos en ciencias forestales, esta el de Usher (1966), y aunque han sido recientemente empleados (*e.g.* Bollandsåns *et al.* 2008), su aplicación principal ha sido en estudios relacionados a optimización de manejo.

(b) Modelos basados en funciones de densidad de probabilidades. En este enfoque de modelación, se ajustan funciones de densidad de probabilidades (“fdp”) en el tiempo, y los parámetros estimados mediante dicho ajuste (*i.e.* estimación de los parámetros de un modelo) se relacionan posteriormente con los respectivos valores de las variables a nivel agregado (*e.g.* densidad, área basal y/o volumen) mediante ecuaciones de regresión (Salas y Real 2013). De esta manera se tiene un sistema con dos tipos de ecuaciones: uno que predicen las variables de estado de rodal en el tiempo, y el otro que predicen los parámetros de una fdp. Varias fdp han sido empleadas, siendo la función de Weibull la mayormente empleada en estudios forestales.

Modelos de árbol individual. Los modelos de crecimiento a nivel de árbol individual (MCI) usan árboles como unidad básica de modelación, proyectando el crecimiento y desarrollo de los ecosistemas forestales mediante la simulación del aumento del tamaño de cada individuo. Tales modelos conservan información sobre todos los árboles en un rodal simulado (Mitchell 1975), por lo tanto, requieren de diversas variables para cada árbol. Este nivel de detalle es necesario para modelar bosques complejos (*e.g.* bosques multietáneos y mixtos) más que para plantaciones coetáneas y de una sola especie (García 1988). El árbol es la unidad biológica básica de crecimiento y no el bosque (Mitchell 1975). Los modelos de árbol individual se dividen en: espaciales y no espaciales, que se detallan a continuación:

(a) Modelos espaciales (o dependientes de la distancia). Este tipo de modelos necesitan información de la ubicación espacial de cada árbol a ser modelado, ya que en base a su localización se obtienen índices de competencia (*IC*), *i.e.* variables que emplean de distintas maneras la distancia entre el árbol sujeto y sus árboles vecinos que son considerados competidores, y que son parte fundamental de un modelo de crecimiento de este tipo. El primer modelo de este tipo fue desarrollado por Newnham y Smith (1964), sin embargo, los modelos más exitosos (*i.e.* los más usados

y por más tiempo) son los de Mitchell (1975), Burkhart *et al.* (1987) y Pretzsch *et al.* (2002).

(b) Modelos no espaciales (o independientes de la distancia). Este tipo de modelos de crecimiento no requieren conocer la información de ubicación espacial de cada árbol a ser modelado, y para dar cuenta de la competencia que experimenta un árbol sujeto se emplean *IC* independientes de la distancia. Entre los primeros de estos modelos esta el construido por Goulding (1972). Sin embargo, los modelos más exitosos son los desarrollados por Stage (Stage 1973, Wykoff *et al.* 1982) y Hann (2006).

MODELOS DE SUCESIÓN FORESTAL

Este tipo de modelos analiza la sucesión de las poblaciones mediante el supuesto de que se forma un claro (*gap*) en el bosque cuando un árbol grande muere. Gran parte de los modelos GAP están relacionados con un arquetipo de sucesión forestal conocido como JABOWA (Botkin *et al.* 1972). JABOWA proyecta el crecimiento en volumen (*i.e.* que depende del diámetro y altura) de árboles, en función de la cantidad de luz, grados-días y densidad del rodal. A partir de JABOWA, se han desarrollado otros modelos, existiendo más de 50 variantes de este en la actualidad (Monserud 2003), destacando en particular, por su amplio uso reciente entre su clase, el modelo SORTIE (Pacala *et al.* 1993).

Los modelos GAP representan satisfactoriamente el proceso de sucesión en el bosque, por ejemplo, Clark (1992) mostró que las predicciones de un modelo de este tipo eran comparables a los estados de desarrollo de los bosques y varios otros autores han empleado modelos GAP (*e.g.* Pabst *et al.* 2008). Sin embargo, los modelos de sucesión forestal han sido criticados (*e.g.* Monserud (2003) y otras referencias ahí citadas) por varias razones, entre las cuales se destacan: (a) dichos modelos hacen predicciones para varios siglos, periodos que van mucho más allá que los registros históricos reales. Por lo tanto, su validación se basa en comportamientos razonables, determinados por opiniones de expertos en lugar de una comparación objetiva con datos medidos. (b) La relación entre la altura y el diámetro de los árboles se asume independiente de la densidad, lo cual es errado desde un punto de vista alométrico. (c) El modelo de mortalidad es demasiado simplista y la incertidumbre no es modelada. (d) Los modelos de sucesión forestal generalmente predicen pobremente las variables de rodal (*e.g.* Yaussy 2000, Norden *et al.* 2015). Además, uno de los supuestos claves de un modelo de sucesión, el de sustitución espacio por tiempo, ha sido también criticado (*e.g.* Johnson y Miyanishi 2008).

Es importante mencionar en este punto, y en función de la clasificación empleada en el presente trabajo, que los modelos de crecimiento podrían ser una combinación de clases, y sub-clases, de modelos. Por ejemplo, el modelo JABOWA, si bien es un modelo GAP, también podría ser considerado como un modelo de crecimiento no espacial

(o independiente de la distancia), mientras que otros modelos GAP (*e.g.* el propuesto por Pennanen *et al.* 2004) podrían ser un modelo espacial (o dependiente de la distancia).

MODELOS BASADOS EN PROCESOS

Los modelos basados en procesos (MBP) son representaciones matemáticas de los sistemas biológicos que incorporan los mecanismos fisiológicos y ecológicos en algoritmos predictivos. Estos modelos también se denominan modelos "mecánicos" y a veces "fisiológicos". Los modelos basados en procesos buscan construir una herramienta para la explicación científica en lugar de sólo hacer predicciones, por lo tanto, deben ser capaces de llegar a la generalidad (Monserud 2003). En estos casos se modelan los procesos claves del crecimiento y los fenómenos que explican la productividad, tales como la fotosíntesis y respiración, ciclos de nutrientes, efectos del clima, régimen de humedad y estrés hídrico.

Existen varios modelos basados en procesos, de los que solo se mencionarán dos: PIPESTEM, un modelo de rodal basado en la asignación de carbono y constituido por un sistema de ecuaciones diferenciales que representan la teoría de modelos de tubería (Valentine *et al.* 1997); y LIGNUM, un modelo que considera a un árbol como un conjunto de un gran número de unidades simples que representan los distintos órganos del árbol (Perttunen *et al.* 1996).

Aunque los modelos basados en procesos modelan directamente los fenómenos que subyacen en el crecimiento, presentan muchas deficiencias. Estos modelos no son muy usados en manejo forestal, ya que sus predicciones tienen mucha incertidumbre y requieren de parámetros complejos que son difíciles de obtener objetivamente, *e.g.* estimación estadística. Además, existe una falta de conexión entre los resultados de los modelos y las necesidades de manejo (Monserud 2003). Asimismo, como lo señaló Courbaud (2000), el número de parámetros que intervienen en un modelo basado en procesos (*e.g.* 39 en el caso del modelo de Mäkelä 1997) dificulta su uso por parte de manejadores de bosques. Además, estos modelos son muy difíciles de parametrizar, aún para bosques de una sola especie. Así también, los datos necesarios para construir un modelo basado en procesos son muy detallados y difíciles de medir directamente. Esto es aún más crítico en países donde la calidad y cantidad de mediciones dendrométricas y fisiológicas son deficientes o escasas. Las críticas también se han planteado en relación con la validación del modelo y la evaluación de los procesos involucrados, los que requieren una cuidadosa atención (Mohren y Burkhardt 1994). Además, las técnicas de ajuste estadístico de estos modelos necesitan atención especial debido a que están sobre-parametrizados.

MODELOS HÍBRIDOS

Se han realizado esfuerzos para combinar los modelos de procesos y los de crecimiento y rendimiento. El siste-

ma resultante es llamado modelo de crecimiento híbrido (MCH), siendo una mezcla de elementos causales (*i.e.* modelos basados en procesos) y empíricos (*i.e.* modelos de crecimiento y rendimiento). Al parecer, Kimmins (1985) fue el primero en utilizar el término modelo de crecimiento híbrido, cuando abogó en favor de sistemas que combinaran aspectos empíricos tradicionales con procesos reguladores del crecimiento que son sensibles a cambios ambientales, edáficos y climáticos. Se puede clasificar un MCH en función de cómo se construye, dependiendo de si la base es un modelo basado en procesos (MBP) o un modelo de crecimiento y rendimiento (MCR). En este sentido los modelos híbridos se pueden subdividir en dos variantes: MBP/MCR y MCR/MBP, si el modelo híbrido utiliza como base un modelo basado en procesos o un modelo de crecimiento y rendimiento, respectivamente. A continuación se dan algunos ejemplos de estas variantes:

(a) Modelos basados en procesos/modelos de crecimiento y rendimiento (MBP/MCR). Mäkelä *et al.* (1997) desarrollaron un modelo de crecimiento híbrido para predecir la estructura interna y la calidad de la madera en rodales puros. Otro modelo híbrido, que es probablemente el más conocido, es el 3-PG desarrollado por Landsberg y Waring (1997). El 3-PG es un modelo de crecimiento híbrido que se construye sobre la base de procesos fisiológicos y un conjunto de constantes y procedimientos empíricos, que le permiten una simplificación considerable respecto de los modelos basados en procesos. Valentine y Mäkelä (2005) también diseñaron un modelo de crecimiento híbrido al mezclar la teoría de modelos de tuberías y resultados empíricos de la dinámica del bosque.

(b) Modelos de crecimiento y rendimiento/modelos basados en procesos (MCR/MBP). Sievänen y Burk (1993) utilizan variables forestales tradicionales para la construcción de un modelo de crecimiento y rendimiento combinado con un modelo de balance de carbono relativamente simple, empleando algunos parámetros fisiológicos en base a otros estudios. Baldwin *et al.* (2001) emplearon un modelo de crecimiento y rendimiento llamado PTAEDA de Burkhardt *et al.* (1987) y lo combinan con un modelo basado en procesos denominado MAESTRO, un modelo que integra los efectos de las variables biológicas en los procesos de fotosíntesis y respiración de un árbol sujeto. Para el ampliamente usado modelo FVS (un modelo de crecimiento y rendimiento descrito anteriormente), Crookston *et al.* (2010) propusieron modificaciones a ecuaciones claves del modelo para así proyectar los efectos del cambio climático.

ESTOCASTICIDAD EN MODELOS DE CRECIMIENTO

Los modelos de crecimiento de bosques son fundamentalmente determinísticos, en el sentido de que un árbol o bosque sigue la curva descrita por el modelo sin posibili-

dad de desviación. Un modelo de crecimiento determinístico entrega una estimación del crecimiento esperado de un bosque, de la misma manera que la esperanza estadística de una variable entrega el valor más probable de esta en una población. Dadas las mismas condiciones iniciales, un modelo determinístico siempre predecirá el mismo resultado (Vanclay 1994), o más simplemente, el resultado depende únicamente de las entradas y nada se deja al azar.

El crecimiento de cualquier variable se puede representar como una combinación de fuentes de variación tanto determinísticas como estocásticas. Independientemente de lo bien que un modelo pueda predecir el crecimiento, existe un componente residual inevitable de variación que no se explica, resultado tanto de los factores ambientales restantes (*e.g.* el clima) que afectan a la dinámica futura de los árboles (bosques) como de los errores de observación (*e.g.* errores de medición y muestreo), que no se incluyen en los modelos determinísticos. Además, las fuerzas del medio ambiente y los acontecimientos de la reproducción y el crecimiento son en sí mismas de naturaleza estocástica, y ¡la vida es estocástica!

Existen dos tipos principales de estocasticidad en la modelación del crecimiento. La primera es la necesidad de la estimación de parámetros. Por ejemplo, para ajustar cualquier tipo de modelo estadístico, el modelo debe ser estocástico, de lo contrario la teoría estadística no se puede aplicar. La segunda, se refiere al hecho de que un modelo de crecimiento no siempre ofrecerá la misma predicción. Diferentes enfoques se han utilizado para agregar estocasticidad a los modelos de crecimiento de bosques. Estos enfoques tratan de simular un proceso estocástico. El proceso de nacimiento, o germinación, es un caso clásico de estudio de proceso estocástico en dinámica de poblaciones. Uno de los primeros modelos estocásticos en las ciencias forestales fue el de Leak (1968), quien propuso un modelo basado en cadenas de Markov para predecir la regeneración de árboles.

A continuación se mencionan los principales trabajos de modelos de crecimiento de bosques que incorporan efectos estocásticos. Goulding (1972) agregó una variación aleatoria al estimar la tasa de mortalidad anual en su modelo de árbol individual. Su aproximación estocástica se basó en la distribución acumulada de los residuales de su modelo de mortalidad cuya implementación es compleja, por lo que se han desarrolladas otras formas. Stage (1973), en su modelo de árbol individual PROGNOSIS, incorpora una variación aleatoria a la predicción del logaritmo del incremento en área basal, la cual es proporcionada por el mismo modelo. Dicho autor también usó una aproximación que tiene por objetivo pronosticar el promedio de muchas repeticiones (en la predicción del incremento en área basal y altura), sin hacer ninguna repetición real. Esta última aproximación de modificar predicciones de forma estocástica, también se ha empleado en otros modelos (*e.g.* Burkhart *et al.* 1987).

Es importante destacar que pueden ser considerados componentes estocásticos en el diseño de cualquier modelo de crecimiento, ya sean estos MCR, GAP, MBP o MCH,

y, por lo tanto, el modelo resultante será de ese tipo, pero representando además la variabilidad aleatoria del fenómeno modelado.

SIMULADORES

Los simuladores de crecimiento de bosques, o simuladores forestales, constituyen la conversión de un modelo de crecimiento de bosques en programas computacionales. Esta implementación computacional permite mostrar gráficamente las principales salidas del modelo. Existen un gran número de simuladores forestales en el mundo, cuyas principales características se resumen en el cuadro 1. Los simuladores forestales en Chile son resumidos en Salas y Real (2013).

DISCUSIÓN

Los modelos de crecimiento a nivel agregado son más apropiados para bosques coetáneos y monoespecíficos y han sido de gran utilidad para modelar plantaciones (Vanclay 1994). Teniendo plantaciones forestales razonablemente homogéneas, el detalle que implica la construcción de un modelo de árbol individual puede ser redundante (García 1988). Además, los MCA ofrecen un nivel suficiente de información para la planificación forestal, donde interesan más las proyecciones exactas y precisas que la comprensión de los procesos subyacentes (García 1988). Sin embargo, su utilidad es menor para simular bosques mixtos o no-coetáneos, donde el número de especies y el potencial de ocurrencia de distribuciones de tamaño multimodales dificultan la caracterización de los bosques con pocas variables de rodal (Vanclay 1994). Por otra parte, cuando existe una disponibilidad de datos restringida, para el ajuste de los modelos de crecimiento a nivel agregado solo se emplean los datos a nivel de parcela, descartando la información a nivel de árbol, lo que influirá en la precisión del ajuste estadístico.

Comparaciones entre modelos dependientes de la distancia y modelos independientes de la distancia no han mostrado diferencias significativas en predicciones. Los índices de competencia dependientes de la distancia, componentes clave de cualquier modelo de este tipo, contribuyen poco o nada a la mejora en las predicciones de crecimiento. Aún cuando se han propuesto numerosos índices de este tipo, las comparaciones de ellos en un contexto de modelo de crecimiento (*e.g.* Tomé y Burkhart 1989) no muestran diferencias significativas. Inclusive, en bosques naturales con una alta variabilidad espacial, donde se espera un mejor desempeño de los modelos dependientes de la distancia. Biging y Dobbertin (1995), y otros autores, han reportado que las predicciones del crecimiento no mejoran al emplear índices de competencia dependientes de la distancia, en comparación con simples índices de competencia independientes de la distancia. Biging y Dobbertin (1995) indican que esto se da siempre y cuando se incor-

Cuadro 1. Resumen de los principales simuladores forestales usados a nivel mundial. El símbolo ✓ indica que el simulador cumple con la condición respectiva; d = diámetro; h = altura; IC = índice de competencia; y g = área basal.

Summary of the main forest growth simulators used worldwide. Symbol ✓ means that the simulator meets the corresponding feature; d is diameter; h is height; IC is competition index and g is basal area.

Modelo	¿Requiere distancia?	¿Requiere edad?	Variables predictoras	Componente estocástica	Lugar	Referencia
FVS			d	g	USA	Stage (1973), Wykoff <i>et al.</i> (1982)
LIGNUN		✓	fisiológicas, morfológicas		Sur, Finlandia	Perttunen <i>et al.</i> (1996)
ORGANON		✓	h		Oregon, USA	Hann (2006)
PTAEDA	✓	✓	IC	h, d , mortalidad	Sureste, USA	Burkhart <i>et al.</i> (1987)
SILVA	✓	✓	IC	h, g	Suroeste, Alemania	Pretzsch <i>et al.</i> (2002)
SORTIE	✓		d , luz, agua, nutrientes	mortalidad	Connecticut, USA	Pacala <i>et al.</i> (1993)
TASS	✓	✓	follaje, h	h , ramas	BC, Canadá	Mitchell (1975)

pore información de la copa. Los modelos dependientes de la distancia requieren conocer las coordenadas espaciales de cada árbol, lo que demanda a su vez una mayor cantidad de recursos informáticos. Esto no es tan solo crítico en modelación donde obtener datos de entrada a nivel de árbol con ubicación cartesiana es complicado (aunque esto debiera tender a ser menos complejo al emplear tecnologías remotas, como LiDAR), sino también cuando no se posee la información para ajustar los modelos. Otro aspecto a considerar es que el efecto de la dependencia espacial es más complejo que lo asumido en los modelos espaciales. Los índices de competencia en modelos espaciales solo inducen a una correlación lineal negativa del tamaño de los árboles cercanos a un árbol sujeto, generando mayor variabilidad en parcelas pequeñas, contrariamente a la correlación positiva entre los tamaños de los árboles cercanos que sí ocurren en muchos bosques (García 2006).

La desventaja principal de los modelos de crecimiento y rendimiento es que no consideran explícitamente los fenómenos biofísicos que explican la productividad: balance del carbono y ciclos de nutrientes, régimen de humedad y clima (Monserud 2003). Estos modelos solo son apropiados si la condición del medio ambiente se mantiene estable, por lo tanto, no pueden ser utilizados, por ejemplo, para analizar los efectos del cambio climático en la dinámica del bosque o de un árbol.

Los modelos basados en procesos sólo han mostrado mejoras modestas respecto de los modelos de crecimiento y rendimiento. Goulding (1994) sostiene que estos modelos no han cumplido las expectativas iniciales respecto a aumentar la capacidad de predicción de los modelos de crecimiento. Courbaud (2000) comparó un modelo basado en procesos y un modelo de crecimiento y rendimiento, obteniendo un mejor resultado predictivo con este último,

mientras que el modelo basado en procesos mostró un comportamiento más realista después de un raleo. Matala *et al.* (2003) realizaron una comparación extensiva entre un modelo basado en procesos y un modelo de crecimiento y rendimiento en Finlandia. En general, ambos modelos resultaron concordantes en cuanto a las tasas de crecimiento relativo y predicen con igual exactitud la dinámica de los bosques. El modelo de crecimiento y rendimiento se mantuvo estable en sus predicciones, pero no fue tan sensible a las condiciones iniciales y a las actividades de manejo. Sin embargo, desde los primeros modelos basados en procesos, desarrollados en bosques muy simples, estos no han mostrado mejoras en predicciones. Además estos estudios comparativos se basan en la vieja creencia de que los modelos basados en procesos son ocupados principalmente (o exclusivamente) en investigación como lo destacan Courbaud (2000) y Monserud (2003). Dichos modelos han sido utilizados en investigación y educación, pero su mayor contribución es el aprendizaje sobre cómo crecen los árboles y bosques y su reacción ante cambios ambientales, en desmedro de las predicciones de largo plazo. De esta manera, Mohren y Burkhart (1994) afirman que es poco probable que los modelos de crecimiento y rendimiento sean sustituidos por modelos basados en procesos en la toma de decisiones de manejo forestal.

El gran atractivo de los modelos basados en procesos es que tratan de simular una teoría fisiológica sin depender de los resultados empíricos. Desafortunadamente, siempre habrá un parámetro que no puede ser determinado a partir de las definiciones del mismo proceso. Para compensar esto, el modelo siempre debe incluir algún grado de evidencia o proceso empírico para ser consistente (Monserud 2003). Otro punto clave que rara vez se considera es la disponibilidad de datos necesarios para el funcionamiento

de los modelos basados en procesos y modelos de crecimiento híbridos. Estos modelos, generalmente, requieren de variables climáticas muy específicas como entrada a los modelos. Por ejemplo, 3-PG necesita como variables de entrada: valores medios mensuales de la radiación solar, déficit de presión de vapor atmosférica, precipitación, días con heladas al mes, y temperatura media anual (Landsberg *et al.* 2001). Este tipo de variables son relativamente fáciles de obtener en países como USA, Australia y algunos países de Europa, sin embargo, no es así para una gran cantidad de países donde la actividad forestal es importante. Aunque con el desarrollo de la ciencia abierta (“*open science*”), la disponibilidad de información sobre características funcionales de plantas y/o clima (mediante iniciáticas como WorldClim, TRY y SPEI), podría bajar la dificultad de aplicación de modelos basados en procesos.

La controversia sobre la clasificación de modelos de crecimiento y rendimiento, modelos basados en procesos y modelos de crecimiento híbridos permanece. Korzukhin *et al.* (1996) afirmaron que, si bien los términos “empírico” y “basado en procesos” se han utilizado para clasificar los modelos y aproximaciones de modelación, en la realidad existe un gradiente entre estos dos tipos y por lo tanto no hay justificación suficiente para introducir subclases de modelos. Además, las similitudes entre modelos de crecimiento y rendimiento y modelos basados en procesos son mucho más importantes que sus pequeñas diferencias. Mientras el enfoque de procesos puede estar integrado en la modelación empírica, los modelos basados en procesos contienen, en algún nivel, relaciones descriptivas, construidas mediante alguna técnica estadística empleando datos observados. En este contexto, parece más simple y apropiado, referirse a modelos mixtos, basado en el hecho de que ambos tipos de modelos usan algunas de las características de los modelos de crecimiento y rendimiento y de los modelos basados en procesos.

Los modelos de crecimiento híbridos solo han mostrado una mejora modesta en las predicciones sobre otros modelos. El modelo 3-PG se ha aplicado ampliamente a plantaciones de una sola especie ubicadas en todo el mundo, fundamentalmente para especies de los géneros *Eucalyptus* y *Pinus* (Landsberg y Waring 1997, Landsberg *et al.* 2001). Los autores señalan que el modelo muestra muy buen desempeño, sin embargo, no lo comparan con un modelo de crecimiento y rendimiento. Pinjuv *et al.* (2006) compararon un modelo de crecimiento y rendimiento, un modelo basado en procesos simplificado y dos modelos de crecimiento híbrido, encontrando que un modelo de crecimiento híbrido fue más exacto, pero que el modelo de crecimiento y rendimiento fue solo ligeramente menos eficiente para predecir área basal y altura dominante.

CONSIDERACIONES FINALES

Los modelos de crecimiento de bosques han avanzado en complejidad matemático-estadística, ofreciendo

información necesaria para diferentes fines. Cada uno de los tipos de modelos propuestos tienen diferentes orientaciones o aplicaciones; los modelos de crecimiento y rendimiento para fines de manejo forestal; los modelos *gap* para predicción de sucesión y diversidad de especies; los modelos basados en proceso para estudios fisiológicos; y los modelos híbridos para alcanzar un equilibrio entre los modelos de procesos y los de crecimiento y rendimiento. Los modelos estocásticos son más bien transversales a los otros modelos, al agregar la propiedad de aleatoriedad en su comportamiento. Se concluye que no existen modelos netamente empíricos, ni netamente basado en procesos, todos los modelos se sustentan en procesos ecológicos y fisiológicos, y se calibran y comprueban con datos empíricos. Asimismo, el uso de un tipo de modelo depende en parte de los datos disponibles y fundamentalmente de para qué se quiere modelar el crecimiento, del problema que se desea resolver, o la pregunta que se quiere responder. En general, los modelos son buenos para el propósito para el cual fueron construidos, y es muy difícil encontrar un modelo que funcione bien para todos los propósitos. Finalmente, es importante siempre considerar una de las frases más celebres en modelación estadística — de George P Box — “esencialmente, todos los modelos son erróneos, pero algunos son útiles”, y como Albert R Stage agregaba a esta frase “...y son usados en su tiempo”.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto FONDECYT No. 1151495 y a la Dirección de Investigación, Universidad de La Frontera, Chile, Proyecto DIUFRO No. DI15-2003.

REFERENCIAS

- Baldwin VC Jr., HE Burkhart, JA Westfall, KD Peterson. 2001. Linking growth and yield and process models to estimate impact of environmental changes on growth of loblolly pine. *Forest Science* 47(1): 77-82.
- Biging GS, M Dobbertin. 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science* 41(2): 360-377.
- Bollandsås OM, J Buongiorno, T Gobakken. 2008. Predicting the growth of stands of trees of mixed species and size: A matrix model for Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23(2): 167-178.
- Botkin DB, JF Janak, JR Wallis. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* 60(1): 849-872.
- Burkhart HE, KD Farrar, RL Amateis, RF Daniels. 1987. Simulation of individual-tree growth and stand development in loblolly pine plantations on cutover, site-prepared areas. Blacksburg, VA, USA. School of Forestry and Wildlife Resources, Virginia Polytechnic Institute and State University, Publ. FWS-1-87. 47 p.
- Burkhart HE. 1999. Development of empirical growth and yield models. In Tomé M y A Amaro eds. Proceedings of the Empirical and Process-Based Models for Forest Tree and Stand

- Growth Simulation. Lisboa, Portugal. Edicoes Salamandra. p. 53-60.
- Clark JS. 1992. Relationship among individual plant growth and the dynamics of populations and ecosystems. In DeAngelis DL, LJ Gross eds. Individual-based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems. New York, USA. Chapman Hall. p. 421-454.
- Courbaud B. 2000. Comparing light interception with stand basal area for predicting tree growth. *Tree Physiology* 20(5/6): 407-414.
- Crookston NL, GE Rehfeldt, GE Dixon, AR Weiskittel. 2010. Addressing climate change in the forest vegetation simulator to assess impacts on landscape forest dynamics. *Forest Ecology and Management* 260:1198-121
- García O. 1984. New class of growth models for even-aged stands: *Pinus radiata* in Golden Downs forest. *New Zealand Journal of Forest Science* 14(1): 65-88.
- García O. 1988. Growth modelling - a (re)view. *New Zealand Journal of Forestry* 33(3): 14-17.
- García O. 2006. Scale and spatial structure effects on tree size distribution: implications for growth and yield modelling. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2983-2993.
- Goulding CJ. 1972. Simulation techniques for stochastic model of the growth of Douglas-fir. Ph.D. thesis. Vancouver, Canada. University of British Columbia. 232 p.
- Goulding CJ. 1994. Development of growth models for *Pinus radiata* in New Zealand – experience with management and process models. *Forest Ecology and Management* 69(1-3): 331-343.
- Hann DW. 2006. ORGANON user's manual, edition 8.2. Technical report. Corvallis, OR, USA. Department of Forest Resources, Oregon State University. 156 p.
- Hasenauer H. 2006. Concepts within tree growth modeling. In Hasenauer H ed. Sustainable forest Management: Growth models for Europe. Berlin, Germany. Springer. p. 3-17.
- Johnson EA, K Miyanishi. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11: 419-431.
- Kimmins JP. 1985. Future shock in forest yield forecasting: The need for a new approach. *Forestry Chronicle* 61(6): 503-513.
- Korzukhin MD, M Ter-Mikaelian, RG Wagner. 1996. Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? *Canadian Journal of Forest Research* 26: 879-887.
- Landsberg JJ, KH Johnsen, TJ Albaugh, HL Allen, SE McKeand. 2001. Applying 3-PG, a simple process-based model designed to produce practical results, to data from loblolly pine experiments. *Forest Science* 47(1): 43-51.
- Landsberg JJ, RH Waring. 1997. A generalized model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management* 95(3): 209-228.
- Leak WB. 1968. Birch regeneration: a stochastic model. Upper Darby, PA, USA. USDA For. Serv. Res. Northeastern Forest Exp. Stn. Not. NE-85. 7 p.
- Mäkelä A. 1997. A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *Forest Science* 43(1): 7-24.
- Mäkelä A, P Vanninen, VP Ikonen. 1997. An application of process-based modelling to the development of branchiness in scots pine. *Silva Fennica* 31: 369-380.
- Matala J, J Hynynen, J Miina, R Ojansuu, H Peltola, R Sievänen, H Väisänen, S Kellomäki. 2003. Comparison of a physiological model and a statistical model for prediction of growth and yield in boreal forests. *Ecological Modelling* 161(1-3): 95-116.
- McCarter JB, J.S Wilson, PJ Baker, JL Moffett, CD Oliver. 1998. Landscape management through integration of existing tools and emerging technologies. *Journal of Forestry* 96(6), 17-23.
- Mitchell KJ. 1975. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *Forest Science Monograph* 17: 1-39.
- Moeur M. 1985. COVER: A user's guide to the CANOPY and SHRUBS extension of the stand Prognosis model. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-190, USA. 49 p.
- Mohren GMJ, HE Burkhart. 1994. Contrasts between biologically-based process models and management-oriented growth and yield models. *Forest Ecology and Management* 69(1-3): 1-5.
- Monserud RA. 2003. Evaluating forest models in a sustainable forest management context. *Forest Biometry, Modelling and Information Sciences* 1: 35-47.
- Munro DD. 1974. Forest growth models—a prognosis. In Fries J ed. Growth Models for Tree and Stand Simulation. Proceedings from IUFRO Working party. Research Notes No. 30. Stockholm, Sweden. Royal College of Forestry. p. 7-21.
- Norden N, HA Angarita, F Bongers, M Martínez-Ramos, I Granzow-de la Cerda, M van Breugel, E Lebrija-Trejos, JA Meave, J Vandermeer, GB Williamson, B Finegan, R Mesquita, RL Chazdon. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112:8013-8018
- Newnham RM, JH Smith. 1964. Development and testing of stand models for Douglas fir and lodgepole pine. *Forestry Chronicle* 40(4): 494-504.
- Pabst RJ, MN Goslin, SL Garman, TA Spies. 2008. Calibrating and testing a gap model for simulating forest management in the Oregon Coast Range. *Forest Ecology and Management* 208: 958-972.
- Pacala SW, CD Canham, JA Silander. 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* 23:1980-1988.
- Pennanen J, DF Greene, MJ Fortin, C Messier. 2004. Spatially explicit simulation of long-term boreal forest landscape dynamics: incorporating quantitative stand attributes. *Ecological Modelling* 180: 195-209.
- Perttunen J, R Sievänen, E Nikinmaa, H Salminen, J Väkevä. 1996. LIGNUM: a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany* 77: 87-98.
- Pinjuv G, EG Mason, M Watt. 2006. Quantitative validation and comparison of a range of forest growth model types. *Forest Ecology and Management* 236(1): 37-46.
- Porté A, HH Bartelink. 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150: 141-188.
- Pretzsch H, P Biber, J Dursky. 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *Forest Ecology and Management* 162(1): 3-21.
- Pretzsch H, R Grote, B Reineking, T Rötzer, S Seifert. 2007. Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Annals of Botany* 101(8): 1065-1087.

- Reinhardt ED, NL Crookston eds. 2003. The fire and fuels extension to the forest vegetation simulator. Ogden, UT, USA. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. RMRS-116. 209 p.
- Salas C, P Real. 2013. Biometría de los bosques naturales de Chile: estado del arte. In Donoso P y A Promis eds. Silvicultura en los bosques nativos: avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelanda. Valdivia, Chile. Editorial María Cuneo. p. 109-151.
- Sievänen R, TE Burk. 1993. Adjusting a process-based model for varying site conditions through parameter estimation. *Canadian Journal of Forest Research* 23(9): 1837-11851.
- Stage AR. 1973. Prognosis model for stand development. Ogden, Utah, USA. USDA For. Serv. Res. Pap. INT-137. 32 p.
- Sterrett WD. 1914. Forest management of loblolly pine in Delaware, Maryland, and Virginia. Washington, D.C., USA. USDA For. Serv. Tech. Bull. No. 11. 59 p.
- Tesch SD. 1980. The evolution of forest yield determination and site classification. *Forest Ecology and Management* 3: 169-182.
- Tomé M, HE Burkhart. 1989. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science* 35(3): 816-831.
- Usher MB. 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*. 3: 355-367.
- Valentine HT, TG Gregoire, HE Burkhart, DY Hollinger. 1997. A stand-level model of carbon allocation and growth, calibrated for loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 817-830.
- Valentine HT, A Mäkelä. 2005. Bridging process-based and empirical approaches to modeling tree growth. *Tree Physiology* 23(7): 769-779.
- Vancly JK. 1994. Modelling forest growth and yield: Applications to mixed tropical forests. Wallingford, England. CAB International. 312 p.
- Wykoff WR, NL Crookston, AR Stage. 1982. User's guide to the Stand Prognosis Model. Ogden, Utah, USA. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-133. 112 p.
- Yaussy DA. 2000. Comparison of an empirical forest growth and yield simulator and a forest gap simulator using actual 30-year growth from two even-aged forests in Kentucky. *Forest Ecology and Management* 126: 385-398.

Recibido: 13.10.15

Aceptado: 17.12.15