CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL

DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

Validación del modelo de dinámica forestal "GAVILAN": Una herramienta para el manejo e investigación en bosques lluviosos tropicales de tierras bajas de Centroamérica

por

Juan Manuel Campo Kurmen

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado como requisito para optar al grado de:

Magister Scientiae en Manejo y conservación de bosques tropicales y biodiversidad

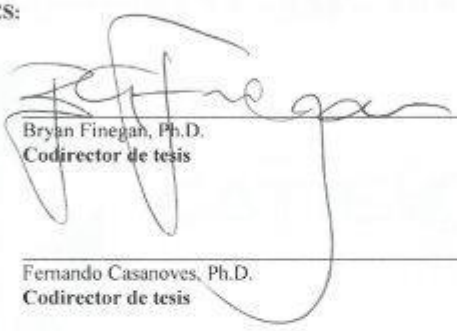
Turrialba, Costa Rica

Noviembre, 2015

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

***MAGISTER SCIENTIAE* EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:

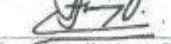


Bryan Finegan, Ph.D.
Codirector de tesis

Fernando Casanoves, Ph.D.
Codirector de tesis

Almeida Sitoe, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano del Programa de Posgrado

Juan Manuel Campo Kurmen
Candidato

II

Dedicatoria

A mis padres, y por supuesto…

Al bosque!

Agradecimientos

Deseo expresar especialmente mi agradecimiento a Bryan Finegan por su continuo apoyo y disposición en el desarrollo de esta investigación, por su buen humor (eso sí, al estilo inglés), y por inculcar con su ejemplo, la pasión por la ecología tropical. A Almeida Sitoe, creador del modelo Gavilán y quien también apoyo atenta y amenamente el desarrollo de esta validación, pese a su escases de tiempo. A Fernando Casanoves por su asesoría y constante disposición con sus estudiantes, a todos los profesores de la maestría de Bosques que contribuyeron a mi formación durante esta experiencia, a la Catedra de Ecología del CATIE y sus colaboradores por los años de trabajo en las PPM usadas en esta validación. A los amigos con los que compartí múltiples y enriquecedoras discusiones sobre ecología en su sentido más amplio. Finalmente agradezco a la Organización Internacional de Maderas Tropicales OIMT y el Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica INBio, por el apoyo económico otorgado para llevar a cabo mis estudios de maestría y la realización de esta investigación.

TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos VI
TABLA DE CONTENIDO VII
LISTADO DE CUADROS IX
LISTADO DE FIGURAS X
LISTA DE ACRÓNIMOS XI
CAPITULO I 1
1. Introducción y sintesis general de la tesis 1
1.1. Antecedentes y justificación 1
1.2. Objetivos 2
1.3. Preguntas de investigación 3
1.4. Marco de referencia 3
Los modelos de claros (*gap-models*) 3
Desarrollo de modelos para los bosques tropicales de tierras bajas 4
Validación de modelos forestales 5
1.5. Resultados 6
1.6. Conclusiones y recomendaciones generales 7
1.7. Literatura citada 8
CAPITULO II 12
Artículo 1 12
Abstract: 12
Resumen: 12
1. Introducción 13
2. Materiales y métodos 15
Descripción general del modelo 15
Simulación del crecimiento diamétrico 17
Reclutamiento 17
Mortalidad 18
Formación de parches y duración 18

Cosecha y tratamientos silviculturales 18
Validación del modelo 19
Base de datos de la validación 19
Cuantificación y caracterización del error 21
Análisis de sensibilidad 22
Adaptabilidad, criticismo y comportamiento de la interface 22
3. Resultados 23
Área basal y número de individuos 23
Mortalidad y reclutamiento 26
Riqueza y rareza 29
Composición florística 30
Índices de diversidad 34
Crecimiento diamétrico 35
Análisis de sensibilidad 36
4. Discusion 39
Área basal y número de individuos 39
Mortalidad y reclutamiento 39
Riqueza y rareza 40
Composición florística 41
Índices de diversidad 41
Crecimiento diamétrico 42
Análisis de sensibilidad 42
Adaptabilidad, criticismo y comportamiento de la interface 43
5. Conclusiones 44
6. Agradecimientos 45
7. Referencias 46
CAPITULO III 51
anexos 51

LISTADO DE CUADROS

CUADRO 1. Valores de tasa de crecimiento (mm año^{-1}) y altura máxima que limitan las categorías. 17
CUADRO 2. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de área basal (m^2 ha^{-1}) y árboles ha^{-1} para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 23
CUADRO 3. Área basal y número de individuos por ha en los dos tratamientos por grupo comercial. 25
CUADRO 4. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de porcentaje de mortalidad y porcentaje de reclutamiento para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 26
CUADRO 5. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de riqueza (número de especies en 3.0 ha) y rareza (número de especies raras en 3.0 ha) para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 29
CUADRO 6. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes en el tratamiento testigo para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 31
CUADRO 7. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes en el tratamiento cosecha para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 32
CUADRO 8. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancia (ha-1) de las 20 especies más abundantes por grupo de crecimiento para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción 33
CUADRO 9. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancia (ha-1) de las 20 especies más abundantes por grupo de altura para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 34
CUADRO 10. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de los índices de diversidad de Shannon y de Simpson, para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción. 35
CUADRO 11. Análisis de sensibilidad del parámetro Pnb, Probabilidad de que una especie no presente en el comienzo de la simulación se establezca. S = Índice de sensibilidad 36

CUADRO 12. Análisis de sensibilidad de los parámetros *a* y *b* de reclutamiento, Dim, parámetro de mortalidad independiente de la densidad, DAPmax, DAP máximo alcanzado por grupo , Velc, velocidad de crecimiento potencial y Long, longevidad de las especies por grupo. S = Índice de sensibilidad..... 37
CUADRO 13. Parámetro de mortalidad dependiente de la densidad (Ddm) en las diferentes versiones del modelo. Los valores bajos representan grupos que pueden mantener bajas tasas de crecimiento durante varios años y son menos afectados por el Ddm, los valores altos representan grupos en los que bajas tasas de crecimiento aumentan las posibilidades de morir y están más afectados por el Ddm. 38
CUADRO 14. Listado de especies usadas por el modelo con su clasificación en grupo de altura, grupo comercial, grupo de crecimiento, habito y familia. 51

LISTADO DE FIGURAS

Fig. 1. (a) Área basal del tratamiento testigo (m^2 ha^{-1}), (b) área basal del tratamiento cosecha (m^2 ha^{-1}). Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados. 23
Fig. 2. (a) Simulación a 200 años de área basal (m^2 ha^{-1}) en el tratamiento testigo. (b) Simulación a 200 años de árboles ha^{-1} en el tratamiento testigo. Líneas negras gruesas, datos simulados, líneas negras delgadas, valores medios reportados de área basal (m^2 ha^{-1}) y árboles ha^{-1} para bosques naturales de *P. macroloba*-palmas, región sombreada, valores reportados de área basal (m^2 ha^{-1}) y árboles ha^{-1}. De acuerdo con Swaine *et al.* (1987) y Clark and Clark (2000). 24
Fig. 3. (a) Dinámica de área basal (m^2 ha^{-1}) en el tratamiento testigo. (b) Dinámica de área basal (m^2 ha^{-1}) en el tratamiento cosecha. Líneas sólidas, *P. macroloba*, líneas cortadas, especies deseables, líneas punteadas, especies aceptables. En negro datos observados y en gris simulados. 24
Fig. 4. (a) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) en el tratamiento testigo. (b) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) en el tratamiento cosecha. Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados. 25
Fig. 5. (a) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) por grupo comercial en el tratamiento testigo. (b) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) por grupo comercial en el tratamiento cosecha. Líneas sólidas, *P. macroloba*, líneas cortadas, especies deseables, líneas punteadas, especies aceptables. En negro datos observados y en grises simulados. 26
Fig. 6. (a) Porcentaje de mortalidad en el tratamiento testigo. (b) Porcentaje de mortalidad en el tratamiento cosecha. Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados. 27
Fig. 7. Porcentaje de árboles muertos en el año 1 por clases diamétricas (3.0 ha). Barras grises, porcentaje observado, barras negras, porcentaje simulado. Clases diamétricas en intervalos de 10 cm, se muestra el límite inferior a partir de DAP≥10 cm. 27

Fig. 8. (a) Porcentaje de reclutamiento en el tratamiento testigo. (b) Porcentaje de reclutamiento en el tratamiento cosecha. Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados. 28
Fig. 9. (a) Simulación a 200 años del porcentaje anual de mortalidad y el reclutamiento en el tratamiento testigo (b) Simulación a 200 años del porcentaje anual de mortalidad y el reclutamiento en el tratamiento cosecha. Líneas negras, mortalidad, líneas grises, reclutamiento. 28
Fig. 10. Porcentaje observado de especies raras por clase diamétrica en 9 ha. Curva ajustada por regresión cuadrática. 29
Fig. 11. Abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes para el tratamiento testigo al final del periodo de validación. Barras negras, abundancias observadas, barras blancas, abundancias simuladas. 30
Fig. 12. Abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes para el tratamiento cosecha al final del periodo de validación. Barras negras, abundancias observadas, barras blancas, abundancias simuladas. 32
Fig. 13. (a) Índice de diversidad de Simpson en el tiempo para el tratamiento testigo. (b) Índice de diversidad de Simpson en el tiempo para el tratamiento cosecha. (c) Índice de diversidad de Shannon en el tiempo para el tratamiento testigo. (d) Índice de diversidad de Shannon en el tiempo para el tratamiento cosecha. 35
Fig. 14. Análisis de eficiencia del crecimiento en diámetro del fuste, en el tratamiento cosecha. Salida gráfica del modelo. 36

LISTA DE ACRÓNIMOS

AS……...……..Análisis de sensibilidad

CC……..……Cambio climático

DAP……..…….…..……Diámetro a la altura del pecho

DER……...Desviación estándar de los residuos

DIFA…… Diferencia agregada

E%…….……...Porcentaje de error

ē……Error medio de predicción

ECMP……Error cuadrático medio de predicción

EM……..…..Eficiencia del modelo o análisis de eficiencia

EMA……Error medio absoluto

ER%……..….Error relativo de predicción

S…….……Índice de sensibilidad

MFS……..…..……..Manejo forestal sostenible

PPM……..…….…..…Parcela permanente de muestreo

r²……..Coeficiente de determinación

RECM……. Raíz del error cuadrático medio

SRM……..….Sesgo relativo de modelado

Campo Kurmen, J. M. 2015. Validación del modelo de dinámica forestal “GAVILAN”: Una herramienta para el manejo e investigación en bosques lluviosos tropicales de tierras bajas de Centroamérica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 70 p.

CAPITULO I

1. INTRODUCCIÓN Y SINTESIS GENERAL DE LA TESIS

La presente tesis está estructurada en tres capítulos. En el capítulo uno se presenta una introducción y síntesis general que abarca los antecedentes, justificación e importancia del tema, los objetivos, preguntas de investigación, una síntesis referencial de los aspectos más relevantes del conocimiento actual del tema, así como los resultados, conclusiones y recomendaciones generales más relevantes encontrados. El segundo capítulo consiste en el artículo científico producto de la investigación y el tercer capítulo consiste en los anexos que se consideraron pertinentes incluir.

1.1. ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN

Uno de los mayores desafíos de los gestores forestales es definir un volumen y ciclo de corta óptimo que asegure la sostenibilidad de los recursos en el largo plazo (Monserud 2003; Gourlet-Fleury *et al.* 2005; Putz *et al.* 2012). La importancia de este desafío es mayor si se tiene en cuenta que existen 510 millones de hectáreas de bosques tropicales oficialmente dedicadas a la producción de madera y específicamente en Centroamérica, 2.14 millones de hectáreas han sido dedicadas para este fin (FAO 2015). Consecuentemente, es urgente profundizar en el entendimiento y descripción de las estrategias de regeneración y de crecimiento de las especies forestales tropicales, para determinar las respuestas a largo plazo de la estructura y de la dinámica de los bosques manejados (Silva *et al.* 1995; Herault *et al.* 2010). Esta urgencia se agudiza ahora que el concepto de manejo forestal sostenible abarca también la contribución a la mitigación del cambio climático (CC) a través del secuestro del bióxido de carbono (Nasi *et al.* 2011).

La modelación es una herramienta para responder a estos desafíos, simulando las respuestas a mediano y largo plazo del bosque frente a las intervenciones de manejo, con un nivel de exactitud que con otros métodos serían inviables o muy difíciles de establecer (Vanclay 1994). Por esto se ha considerado que los modelos suelen ser el mejor soporte para la investigación silvicultural y para la toma de decisiones de manejo (Porté & Bartelink 2002; Schmidt *et al.* 2006), son una herramienta fundamental para la evaluación y elaboración de políticas forestales (Atta-Boateng & Moser 1998; Pretzsch *et al.* 2006) y contribuyen a la disminución de costos y tiempo en la elaboración de los planes de manejo y aprovechamiento (CATIE2004).

Estos modelos no solo ofrecen mayor información cuantitativa sobre el efecto de la cosecha de madera en términos de volumen, sino sobre sus efectos en la estructura, biodiversidad, composición y biomasa (Porté & Bartelink 2002). Además, al simular la capacidad de

recuperación y crecimiento en volumen de los bosques manejados permiten evaluar los efectos de éstos en la mitigación del CC.

Parte fundamental del desarrollo de estos modelos consiste primeramente en su evaluación, donde se comprueba su veracidad, coherencia lógica y ecológica y donde se compara y ajusta el modelo con la información de parcelas permanentes de muestreo PPM (Vanclay 1994; Sitoe 2000; Sargent 2013). Sin embargo, el modelo requiere ser validado, es decir que las predicciones hechas por el modelo sean contrastadas con información de campo diferente a la usada en la construcción y evaluación del modelo (Vanclay & Skovsgaard 1997; Sargent 2000). Tal validación ha sido lograda muy pocas veces en modelos desarrollados para apoyar el manejo forestal sostenible de bosques tropicales (Köhler & Huth 1998; Pretzsch 2010). En la validación propuesta para este trabajo se utilizará una base de datos de 17 años de información de seis PPM de 1.0 ha cada una, establecidas por la Cátedra Latinoamericana de Ecología en Manejo de Bosques Tropicales y Biodiversidad del CATIE.

La validación cuantifica la magnitud del error en las simulaciones en relación con los datos observados y permite determinar el grado de exactitud de las predicciones (Pinjuv *et al.* 2006; Balci 2010; Sargent 2013). Además ofrece elementos importantes para realizar ajustes dentro del modelo; así, la validación es un proceso de maduración y reajuste para aumentar su capacidad predictiva y exactitud (Rykiel Jr 1996).

En la investigación propuesta se validó el modelo de dinámica forestal para el manejo de bosques tropicales lluviosos de tierras bajas en Costa Rica Gavilán, con el fin de contribuir a la investigación a largo plazo en los bosques de *Pentaclethra*-palmas y para apoyar el Manejo Forestal Sostenible (MFS) de este.

1.2. Objetivos

Objetivo general

- Validar el modelo de dinámica forestal Gavilán.

Objetivos específicos

- Evaluar el desempeño del modelo en relación con los datos de validación, para cuantificar el tamaño y dirección de los errores de predicción.
- Determinar a través de un análisis de sensibilidad, en qué grado las simulaciones del modelo dependen de sus parámetros individuales.
- Determinar si el modelo es apto para apoyar el MFS y la investigación en los bosques para los que fue construido.

1.3. Preguntas de investigación

¿Qué tamaño, dirección y dispersión tienen los errores de predicción del modelo de dinámica forestal para manejo de bosques lluviosos tropicales de tierras bajas: Gavilán?

¿Qué tan preciso y exacto es el modelo para su utilización para el MFS e investigación de largo plazo en los bosques centroamericanos dominados por *Pentaclethra macroloba*?

¿Qué tan sensible son las estimaciones del modelo ante variaciones de los valores de sus parámetros individuales?

1.4. Marco de referencia

Los métodos de modelación forestal tienen sus orígenes en las tablas para estimar el crecimiento y rendimiento a finales del siglo XVIII, siendo importantes herramientas de gestión forestal hasta la actualidad (Allen 1993; Liu & Ashton 1995; Porté & Bartelink 2002; Amaro *et al.* 2003). El desarrollo de los modelos matemáticos en ecología potenció su desarrollo y alcance a finales de los 60's con el advenimiento del avance de la tecnología informática digital, que amplió las posibilidades de procesamiento matemático exponencialmente. Fue así como Siccama *et al.* (1969) construyen un modelo computacional para el estudio de los procesos de sucesión en una pequeña cuenca en Nueva Inglaterra, que posteriormente daría origen con las investigaciones de Botkin *et al.* (1972), al primer modelo del tipo *Gap-model* o modelo de claros, que constituye un hito para el manejo forestal (Vanclay 1994; Alder 1995; Clark & Clark 1999; Bugmann 2001; Porté & Bartelink 2002).

Los modelos de claros (*Gap-models*)

El trabajo de Botkin *et al.* (1972) se convertiría en uno de los clásicos de citación en el modelado de la dinámica forestal y proporcionó la base para una amplia gama de modelos de claros, que fueron desarrollados para diferentes bosques de todo el mundo (Bugmann 2001). Este primer modelo se denominó JABOWA por las silabas iniciales de sus tres autores: Janak, Botkin y Wallis.

En la actualidad tres de los cuatro supuestos principales del modelo JABOWA siguen utilizándose para la modelación: (1) El bosque se abstrae como una matriz de subparcelas de determinada área (estimada en relación con el porte de los individuos adultos), donde cada una

puede tener una edad y etapa de sucesión diferente; (2) las subparcelas son horizontalmente homogéneas, es decir que la posición del árbol dentro de la subparcela no se considera; (3) los procesos de sucesión se describen en cada subparcela por separado, es decir que no se consideran las interacciones entre ellas; (4) supone que las hojas de cada árbol se encuentran en una capa prácticamente bidimensional en la parte superior del tallo. Esto ha sido ampliamente discutido, puesto que mientras se reduce drásticamente el esfuerzo necesario para calcular el sombreado y así la competencia, introduce un sesgo significativo, ya que aumenta considerablemente la asimetría de la competencia. Por ejemplo, dos árboles que tienen 25 m y 25,01 m de altura, en realidad, compiten fuertemente por la luz y otros recursos, mientras que en el contexto JABOWA el más alto obtiene la luz sin competir con el que es más bajo (Bugmann 2001). Más adelante se verá que el planteamiento del modelo de parches (*Patch-model*) de Gavilán, es una iniciativa para corregir el error inherente asociado a este supuesto.

Otras características básicas del modelo de claros JABOWA incluyen que: (5) se considera el establecimiento o reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad de cada árbol individual, es decir que la entidad que está siendo modelada es el individuo; (6) el modelo considera la composición florística y estructura del bosque, pero no se ocupa de los procesos del bosque, tales como el ciclo biogeoquímico de carbono, nitrógeno o los flujos de agua a través del ecosistema; y (7) se ignora la competencia entre los árboles y otras formas de vida, tales como arbustos, hierbas, pastos o lianas (Bugmann 2001). Así, este modelo ha sido extensamente usado en la academia, en la investigación y en el manejo forestal y ha proporcionado las bases para otros modelos más o menos derivados de JABOWA (Vanclay & Skovsgaard 1997).

Si bien, la mayoría de modelos de dinámica forestal han sido desarrollados para bosques templados, actualmente existen importantes avances en el trópico (Porté & Bartelink 2002). La principal razón que ha dificultado su desarrollo, es la complejidad de estos ecosistemas en términos de composición florística y estructura disetánea (Vanclay 1995), siendo los bosques tropicales los más antiguos, diversos y ecológicamente complejos (Whitmore 1997).

Desarrollo de modelos para los bosques tropicales de tierras bajas

Pese a que la mayoría de los modelos de crecimiento y rendimiento se han desarrollado para bosques templados o sistemas forestales monoespecíficos, se han realizado importantes avances para la modelación de la dinámica y para el manejo forestal en el trópico. De esta manera, existen los modelos desarrollados para los bosques del Norte de Queensland, Australia (Vanclay 1989), los bosques de dipterocarpáceas de Malasia (Ong & Kleine 1995), los bosques de Indonesia (McLeish 1999), que fue posteriormente adaptado y validado para Guyana (Phillips *et al.* 2002a) y para los bosques de Tapajos, Brasil (Phillips *et al.* 2002b), los bosques de Burma (Bossel & Krieger 1994), los bosques amazónicos del Brasil (Alder 1995), los bosques de Malawi en África (Desanker & Prentice 1994), los bosques estacionales de los llanos occidentales venezolanos (Ramírez-Angulo *et al.* 2006), los bosques de tabonuco en Puerto Rico (Doyle 1981), el bosque de la isla de Barro colorado (Bohlman & Pacala 2012), los bosques de Paracou

en Guyana francesa (Gourlet-Fleury 1997) y los bosques de gavilán en Centroamérica (Alder 1997).

Sin embargo, algunos de estos modelos (Vanclay 1989; Alder 1995; Ong & Kleine 1995; Alder 1997) proporcionan un nivel de predicción suficiente para fines de manejo, pero no explican la dinámica forestal desde el punto de vista ecológico, mientras que los modelos de Doyle (1981), Ramírez-Angulo *et al.* (2006), Desanker and Prentice (1994), Bossel and Krieger (1994) no han sido diseñados para el manejo forestal, pero pueden describir fielmente los procesos de sucesión forestal y representar la estructura de los bosques para los cuales fueron diseñados (Sitoe 2000). Así mismo, el modelo de Bohlman and Pacala (2012) y Ramírez-Angulo *et al.* (2006) tiene un alto poder predictivo pero no contemplan el manejo forestal; y modelos como el de Gourlet-Fleury (1997), Phillips *et al.* (2000), Phillips *et al.* (2002a), Phillips *et al.* (2002b), si bien tienen un gran potencial para la investigación, presentan el inconveniente de requerir la referenciación espacial específica de cada uno de los árboles dentro de las subparcelas, una fuerte limitante para el manejo forestal, dado que la mayoría de inventarios y parcelas permanentes no cuentan con ésta información detallada de la ubicación de los árboles.

Finalmente debe mencionarse la plataforma de simulación CAPSIS (de Coligny *et al.* 2004) que se ha venido desarrollando bajo el auspicio del *Institut national de la recherche agronomique* INRA desde 1994. CAPSIS, es una plataforma en la que se integran diversos tipos de modelos para diferentes tipos de bosques, tanto para servir de apoyo en la toma de decisiones en materia de silvicultura y de gestión forestal, así como para investigación y educación. Posee una arquitectura de software abierta que permite que los desarrolladores, modeladores y usuarios finales pueden interactuar con la herramienta mejorándola o incluyendo modelos para fines específicos, convirtiéndolo en un software de mejora continua que tiene mucho potencial (Dufour-Kowalski *et al.* 2012). Actualmente el modelo SELVA (Gourlet-Fleury 1997) está incluido dentro de ésta plataforma.

Validación de modelos forestales

La idea básica detrás de la validación del modelo, es ver si las simulaciones del modelo proporcionan un desempeño aceptable con un error pequeño y una varianza baja (Rykiel Jr 1996; Sargent 2000; Bokalo *et al.* 2013; Sargent 2013). De esta manera, las metas alcanzables de una validación implican aumentar la credibilidad y ganar la confianza suficiente sobre un modelo, logrando la máxima confianza posible en cuanto a que las simulaciones del modelo representan el resultado más probable de la realidad (Huang *et al.* 2003).

Puesto que los modelos de crecimiento se construyen para responder a diferentes preguntas la validación debe considerarse para cada una de estas preguntas en particular, pudiendo incluso resultar acertado para responder ciertas cuestiones, e inviable para otras (Huang *et al.* 2003; Balci 2010; Sargent 2013). Por ejemplo, puede ocurrir que el modelo simule acertadamente el incremento del área basal del rodal después de la extracción maderera pero que haga simulaciones inadecuadas de los índices de diversidad del rodal o de las especies dominantes en

el largo plazo. Esto implica que la validación debe comprobar la capacidad predictiva de los componentes del modelo o sub-modelos.

Si bien la validación de los modelos se considerada fundamental (Amaro *et al.* 2003), desafortunadamente, no existen reglas establecidas para decidir que procedimiento y pruebas específicas realizar para la validación de cierto tipo de modelo (Huang *et al.* 2003). De hecho en una revisión, Balci and Sargent (1984) enumeran un total de 308 referencias de diferentes métodos de validación de modelos; de esta manera, no existe una solución genérica, ni un grupo de pruebas y procedimientos estándar que puedan ser aplicados fácilmente para determinado modelo y la validación debe responder a las características intrínsecas del modelo y sus componentes (Huang *et al.* 2003). Por ende parte de la presente investigación consistió en definir el mejor procedimiento y determinar las pruebas adecuadas para garantizar que los resultados de la validación sean lo más confiables posibles.

1.5. Resultados

Se encontró que el modelo posee un buen desempeño en la simulación de área basal con un error de subestimación cercano al 10%, además, los resultados demuestran que el comportamiento del área basal en el largo plazo oscila de forma realista dentro de los valores esperados para este tipo de bosques. A nivel de número de individuos, el desempeño del modelo es satisfactorio, con un error bajo cercano al 2.5% que presenta valores de alta precisión, con una aparente tendencia a la subestimación en el largo plazo. Específicamente para las predicciones del área basal y número de individuos de *P. macroloba*, el modelo presenta un muy buen desempeño con un error bajo y alta precisión.

Se encontró que el modelo sobrestima la mortalidad de los árboles de las clases diamétricas superiores (DAP $\geq$70 cm) en el año uno de simulación. Esto ocasiona que los errores sean entre moderados a altos en la modelación de mortalidad. No obstante, se encontró que el error en la mortalidad disminuye al hacerse el periodo de simulación más largo y que en el largo plazo sus valores son muy cercanos a lo reportado en la literatura. A nivel del reclutamiento el modelo presentó buen desempeño.

Las simulaciones de la composición florística se consideran aceptables. Si bien, el modelo presenta errores elevados en varias de las especies más abundantes, lo que implica que si se requiere aumentar la exactitud de estas simulaciones para determinado fin, es preferible parametrizar el modelo para el bosque en estudio. El modelo presentó una sobreestimación moderada tanto de la riqueza como de la rareza. A nivel del error asociado a los índices de diversidad, se encontró que el error es en general muy bajo. En relación con la eficiencia de modelado del crecimiento diamétrico fue de 0.23 que se considera aceptable.

En cuanto al análisis de sensibilidad de los principales parámetros, se encontró que el parámetro Pnb (probabilidad de que una especie no presente en el rodal se establezca) resultó ser levemente sensible y los datos observados confirmaron que su actual valor, es apropiado. Los parámetros *a* y *b* de reclutamiento son altamente sensibles especialmente a la sobrestimación. El parámetro Long (longevidad alcanzada por un grupo de especies), posee una sensibilidad moderada a su sobreestimación, específicamente en relación con la mortalidad y requiere de un cuidado especial en su parametrización. En relación con el parámetro DAPmax (DAP máximo alcanzado por un grupo de especies), se encontró que una subestimación de este parámetro puede tener moderadas consecuencias en los submodelos de mortalidad, reclutamiento y área basal, e incluso, puede tener relación con la mortalidad atípica del año uno. El parámetro Velc en general resultó ser un parámetro muy poco sensible contrario a lo esperado, sin embargo, probablemente el periodo de validación es demasiado corto para evaluar su sensibilidad sobre el rodal.

El parámetro de mortalidad dependiente de la densidad (Ddm), parece poseer un desproporcionado efecto sobre la mortalidad y por ende sobre todas las demás salidas del modelo. Por tanto, se sugiere disminuir el efecto de este parámetro y aumentar el efecto del parámetro de mortalidad denso-independiente (Dim).

Desde el punto de vista de la adaptabilidad y el comportamiento de la interface se resalta la disponibilidad del código del modelo, su posibilidad de actualización a un código de programación más reciente y se realizaron una serie de sugerencias encaminadas a mejorar la plataforma.

1.6. Conclusiones y recomendaciones generales

Los resultados encontrados en la validación demuestran que el modelo Gavilán presenta un buen desempeño, tanto para ser usado para MFS, como para la investigación a largo plazo; También se concluye que pese a que el modelo presenta una mortalidad atípica en el año uno de simulación, ésta no afecta su desempeño como herramienta de predicción. El error asociado a esta mortalidad atípica, parece estar relacionado con una subvaloración de las causas denso-independientes de la mortalidad y una sobrevaloración de la mortalidad denso-dependiente que puede ser mejorada, a través de la optimización de su parametrización. Finalmente, se sugiere que el modelo sea traducido o adaptado a un lenguaje de programación reciente, realizando ciertas mejoras sobre la plataforma, pero que no obstante, el modelo puede ser adoptado para su uso en su versión actual.

1.7. Literatura citada

Alder, D. (1995). *Growth modelling for mixed tropical forests*. Oxford Forestry Institute, Oxford.

Alder, D. (1997). SIRENA II. Modelo de simulación para el manejo de los bosques tropicales naturales. User's guide for SIRENA II. A simulation model for the management of natural tropical forests. Guía del usuario. *Colección Técnica Manejo de Bosque Natural-CODEFORSA (Costa Rica)*.

Allen, R. (1993). A permanent plot method for monitoring changes in indigenous forests: a field manual. *Manaaki Whenua Landcare Research*.

Amaro, A., Reed, D. & Soares, P. (2003). *Modelling forest systems*. CABI.

Atta-Boateng, J. & Moser, J. (1998). Growth and yield model application in tropical rain forest management. *United States Department of Agriculture Forest Service General Technical Report Nc*, 473-480.

Balci, O. (2010). Golden rules of verification, validation, testing, and certification of modeling and simulation applications. In: *SCS M&S Magazine*. Department of Computer Science, Virginia Polytechnic Institute and State University (Virginia Tech) Blacksburg, Virginia, U.S.A.. pp. 1-7.

Balci, O. & Sargent, R.G. (1984). A bibliography on the credibility assessment and validation of simulation and mathematical models. *Simuletter*, 15, 15-27.

Bohlman, S. & Pacala, S. (2012). A forest structure model that determines crown layers and partitions growth and mortality rates for landscape-scale applications of tropical forests. *Journal of Ecology*, 100, 508-518.

Bokalo, M., Stadt, K., Comeau, P. & Titus, S. (2013). The Validation of the Mixedwood Growth Model (MGM) for Use in Forest Management Decision Making. *Forests*, 4, 1-27.

Bossel, H. & Krieger, H. (1994). Simulation of multi-species tropical forest dynamics using a vertically and horizontally structured model. *Forest Ecology and Management*, 69, 123-144.

Botkin, D.B., Janak, J.F. & Wallis, J.R. (1972). Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *The Journal of Ecology*, 849-872.

Bugmann, H. (2001). A review of forest gap models. *Climatic Change*, 51, 259-305.

CATIE (2004). *Planificación de Manejo diversificado del Bosques Húmedos Tropicales. Editorial*. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Clark, D.A. & Clark, D.B. (1999). Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological applications*, 9, 981-997.

de Coligny, F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F. *et al.* (2004). Capsis: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture: Open architecture for a shared forest-modelling platform. In: *Proceedings of the IUFRO Working Party S*, pp. 01-04.

Desanker, P.V. & Prentice, I.C. (1994). MIOMBO—A vegetation dynamics model for the miombo woodlands on Zambezian Africa. *Forest Ecology and Management*, 69, 87-95.

Doyle, T.W. (1981). The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest: an application of a tropical forest succession model. In: *Forest succession*. Springer, pp. 56-73.

Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C. & De Coligny, F. (2012). Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of forest science*, 69, 221-233.

FAO (2015). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015 ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo?* Organizacion de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma.

Gourlet-Fleury, S. (1997). Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou-Guyane française). Université Claude Bernard-Lyon I.

Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jésel, S., Dessard, H., Jourget, J.-G., Blanc, L. *et al.* (2005). Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 209, 69-85.

Herault, B., Ouallet, J., Blanc, L., Wagner, F. & Baraloto, C. (2010). Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *Journal of Applied Ecology*, 47, 821-831.

Huang, S., Yang, Y. & Wang, Y. (2003). A critical look at procedures for validating growth and yield models. *Modelling forest systems*, 271-293.

Köhler, P. & Huth, A. (1998). The effects of tree species grouping in tropical rainforest modelling: simulations with the individual-based model FORMIND. *Ecological Modelling*, 109, 301-321.

Liu, J. & Ashton, P.S. (1995). Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management*, 73, 157-175.

McLeish, M. (1999). Modelling alternative silvicultural practices within SYMFOR: setting the model and interpreting results.

Monserud, R.A. (2003). Evaluating forest models in a sustainable forest management context. *Forest Biometry, Modelling and Information Sciences*, 1, 35-47.

Nasi, R., Putz, F.E., Pacheco, P., Wunder, S. & Anta, S. (2011). Manejo forestal sostenible y carbono en América Latina tropical. *Gobernanza forestal y REDD*, 139.

Ong, R. & Kleine, M. (1995). *Dipsim: a Dipterocarp forest growth simultation model for Sabah*. Forest Research Centre, Forestry Department, Sabah, Malasya.

Phillips, P., McLeish, M. & van Gardingen, P. (2000). The SYMFOR Model of Natural Forest Processes: Opening the Black Box. *SYMFOR Technical Note Series*, 1.

Phillips, P., van der Hout, P., Arets, E., Zagt, R. & van Gardingen, P. (2002a). An ecological model for the management of natural forests derived from the Tropenbos permanent sample plots at Pibiri, Guyana.

Phillips, P.D., Azevedo, C.P., Thompson, I.S. & Silva, J.N.M. (2002b). An ecological model for the management of natural forests in the Tapajos region, Amazonian Brazil. p. 36 pp.

Pinjuv, G., Mason, E.G. & Watt, M. (2006). Quantitative validation and comparison of a range of forest growth model types. *Forest Ecology and Management*, 236, 37-46.

Porté, A. & Bartelink, H. (2002). Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological modelling*, 150, 141-188.

Pretzsch, H. (2010). *Forest dynamics, growth, and yield*. Springer.

Pretzsch, H., Utschig, H. & Sodtke, R. (2006). Applications of Tree Growth Modelling in Decision Support for Sustainable Forest Management. In: *Sustainable Forest Management* (ed. Hasenauer, H). Springer Berlin Heidelberg, pp. 131-149.

Putz, F.E., Zuidema, P.A., Synnott, T., Peña-Claros, M., Pinard, M.A., Sheil, D. *et al.* (2012). Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters*, 5, 296-303.

Ramírez-Angulo, H., Ablan, M., Torres-Lezama, A. & Acevedo, M.F. (2006). Simulación de la dinámica de un bosque tropical en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Interciencia*, 31, 101-109.

Rykiel Jr, E.J. (1996). Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological modelling*, 90, 229-244.

Sargent, R.G. (2000). Verification, validation, and accreditation: verification, validation, and accreditation of simulation models. In: *Proceedings of the 32nd conference on Winter simulation*. Society for Computer Simulation International, pp. 50-59.

Sargent, R.G. (2013). Verification and validation of simulation models. *Journal of simulation*, 7, 12-24.

Schmidt, M., Böckmann, T. & Nagel, J. (2006). The Use of Tree Models for Silvicultural Decision Making. In: *Sustainable Forest Management* (ed. Hasenauer, H). Springer Berlin Heidelberg, pp. 237-261.

Siccama, T., Botkin, D., Bormann, F. & Likens, G. (1969). Computer simulation of a northern hardwood forest. *Bull. Ecol. Soc. Amer*, 50, 93.

Silva, J.N.M., de Carvalho, J.O.P., Lopes, J.d.C.A., de Almeida, B.F., Costa, D.H.M., de Oliveira, L.C. *et al.* (1995). Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *Forest Ecology and Management*, 71, 267-274.

Sitoe, A. (2000). Modelos de crecimiento y parcelas permanentes de muestreo: en la búsqueda de una interacción positiva. *Revista Forestal Centroamericana (Costa Rica). Abril-Junio.*, 6-11.

Vanclay, J.K. (1989). A growth model for north Queensland rainforests. *Forest Ecology and Management*, 27, 245-271.

Vanclay, J.K. (1994). Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. *School of Environmental Science and Management Papers*, 537.

Vanclay, J.K. (1995). Growth Models for Tropical Forests: A Synthesis of Models and Methods. *Forest Science*, 41, 7-42.

Vanclay, J.K. & Skovsgaard, J.P. (1997). Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling*, 98, 1-12.

Whitmore, T. (1997). Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago*, 3-12.

CAPITULO II

ARTÍCULO 1

Validación del modelo de dinámica forestal GAVILÁN: Una herramienta para el manejo e investigación en bosques lluviosos tropicales de tierras bajas de Centroamérica

Abstract:

Validation of the forest dynamic model Gavilán: A tool for management and research in tropical lowland rain forests of Central America. In this research, a validation of the forest dynamics model Gavilán 1.01 is performed, using a 17-year permanent sample that was not used for the construction of model. Model and sub-model errors were characterized in magnitude and direction for all outputs in relation to the observed data. It was found that the model has good performance and could be used as a predictive tool for sustainable forest management and research in forest dominated by *Pentaclethra macroloba* and palms in the Central American Atlantic Moist Forest ecoregion. The model has an unusually high mortality in year one of simulations, which however does not affect its overall performance as a forecasting tool. The error associated with this unusual mortality appears to be related to an undervaluation of the density-independent causes of mortality and an overestimation of its density-dependent causes. This situation can be improved. A sensitivity analysis of the main model parameters as well as suggestions for improving its platform are presented.

Key words:

Pentaclethra macroloba, sustainable forest management, tropical forest dynamics, growth and yield models, forest dynamics model.

Resumen:

Se realizó la validación del modelo de dinámica forestal Gavilán 1.01, utilizando una base de datos de PPM de 17 años, no usada en la construcción del modelo. Se caracterizaron la magnitud y dirección de los errores del modelo en todas sus salidas y a nivel de submodelos en relación con los datos observados. Se encontró que el modelo presenta un buen desempeño y

que es útil para su uso como herramienta de predicción para el MFS e investigación en los bosques dominados por *P. macroloba*-palmas de la ecorregión húmeda del atlántico centroamericano. El modelo presenta una mortalidad atípica en el año uno de simulación, que no obstante, no afecta su desempeño como herramienta de predicción, si bien, el error asociado a esta mortalidad atípica parece estar relacionado con una subvaloración de las causas denso-independientes de la mortalidad y una sobrevaloración de las denso-dependientes que puede ser mejorada. Se presenta el análisis de sensibilidad de sus principales parámetros, así como sugerencias para el mejoramiento de su plataforma.

Palabras claves: *Pentaclethra macroloba*, manejo forestal sostenible, dinámica de bosques tropicales, modelos de crecimiento y cosecha, modelos de dinámica forestal.

1. INTRODUCCIÓN

El desarrollo de modelos de crecimiento y cosecha y de dinámica forestal en el trópico se ha dificultado por su enorme biodiversidad y sus complejas relaciones a nivel de comunidad, no obstante, se han hecho importantes avances (Vanclay 1989; Alder 1994; Bossel & Krieger 1994; Alder 1995; Ong & Kleine 1995; Köhler & Huth 1998; McLeish 1999; Phillips *et al.* 2002a; Phillips *et al.* 2002b; de Coligny *et al.* 2004; Ramírez-Angulo *et al.* 2006; Bohlman & Pacala 2012). Sin embargo, a nivel de validación existen pocos ejemplos como la validación del modelo de cohortes Cafogrom (Alder 1995) o del modelo Formaind (Köhler & Huth 1998).

El modelo Gavilán (Sitoe 2000), está basado en la teoría de dinámica de claros de Shugart (1984) y Botkin (1993), partiendo del supuesto de que el bosque es un mosaico de parches[1] en diferentes estados de desarrollo (Whitmore 1984). El modelo estima el crecimiento de árboles individuales en relación con su tasa potencial de crecimiento y el efecto de competencia por la luz, siendo espacialmente explícito e independiente de la distancia. El modelo fue construido específicamente para los bosques de Gavilán (*Pentaclethra macroloba*, Fabaceae) y palmas, que constituyen el mayor componente de los bosques húmedos del Istmo-Atlántico centroamericano, con distribución en el Sur de Nicaragua, Norte de Costa Rica, y la mayoría de Panamá (Sesnie *et al.* 2009; Hogan & WWF 2010).

La validación de un modelo se define como la: "comprobación de que un modelo dentro de su dominio de aplicabilidad, posee un rango satisfactorio de exactitud consistente con la aplicación prevista del modelo" (Sargent 2003). Respecto al concepto de error, debe aclararse que en el contexto de la validación, el error representa una medida cuantitativa de las

[1] Del inglés: *Patch*.

discrepancias entre las predicciones del modelo y los datos observados. Existe un gran número de estadísticos de validación que se pueden utilizar como medidas cuantitativas para evaluar la bondad de las predicciones de un modelo en relación con los datos de validación, en aras de cuantificar el tamaño, la dirección y la dispersión de los errores de predicción. Han sido comúnmente utilizados, el error medio de predicción ($\bar{e}$), el error medio absoluto (EMA), el porcentaje de error (E%), la raíz del error cuadrático medio (RECM) y el error relativo de predicción (ER%) (Vanclay & Skovsgaard 1997; Huang *et al.* 2003; Bokalo *et al.* 2013). Tanto el error medio de predicción ($\bar{e}$) y el porcentaje de error ($\bar{e}$ %) tienen la convención estadística de ser negativos para sobreestimaciones y positivos para subestimaciones. El estadístico RECM resulta útil porque está expresado en las mismas unidades que la variable dependiente. El RECM es muy similar al EMA, aunque este último no es sensible a los valores extremos por carecer de la función cuadrática (Prodan *et al.* 1997). El estadístico ER%, es útil porque ofrece un resultado en una escala relativa a la diferencia con la media observada (Huang *et al.* 2003). Adicionalmente ha sido muy utilizado el estadístico, eficiencia del modelo (Em) o análisis de eficiencia. El Em es un estadístico análogo al r^2 y ofrece un índice de rendimiento en una escala relativa, donde 1 indica un ajuste perfecto del modelo a la realidad, 0 revela que el modelo no es mejor que un promedio simple, y los valores negativos indican un modelo muy pobre (Vanclay & Skovsgaard 1997). Tanto el $\bar{e}$, el E% y el EMA son medidas de la exactitud del modelo, mientras que la Em, la REMC y el ER% son medidas de la precisión o sesgo del modelo (Prodan *et al.* 1997).

Las pruebas de hipótesis como la t pareada, las pruebas χ^2, la prueba de desigualdad de Theil, diversas pruebas F y la prueba de Kolmogorov-Smirnov han sido también usadas para la validación de modelos; Sin embargo, el uso de una u otra técnica ha sido en general controversial (Freese 1960; Rykiel Jr 1996; Barrales *et al.* 2004). Así, Huang *et al.* (2003) comparan las pruebas más utilizadas en la validación de varios modelos conocidos y concluyen que la utilidad de estas puede ser muy limitada. En la presente investigación, se decidió no usar pruebas de hipótesis puesto que además implicaría contar con una base de datos mucho más extensa.

En relación con cuál es el margen de error permisible para que el modelo sea aceptable, existe un sinnúmero de criterios (Sargent 1999). Burk (1986) enumera muchos casos en los cuales el margen de aceptación de errores de predicción de varios modelos, es aproximadamente entre el 5-20% de la media de los valores observados, siendo el 10% el más común. Pero probablemente, cualquier declaración en la exactitud requerida es inherentemente subjetiva; así, para la gestión de un bosque y dependiendo de diversos factores, un manejador de bosque puede tomar decisiones con diferentes márgenes de error potencial. Sin embargo, parece ser un consenso general en la modelización forestal que el error medio de predicción ($\bar{e}$) no debe superar el rango 10-20%, de forma tal que un umbral entre estas dos cifras es realista y razonable (Huang et al. 2003).

Si bien es común, como parte de la validación de los modelos, se incluya una revisión de los supuestos ecológicos que se usaron para su construcción (Rykiel Jr 1996; Sargent 2000; Huang *et al.* 2003; Balci 2010), en la presente investigación se considera que el soporte teórico

del modelo Gavilán (Sitoe 2000), demuestra ampliamente la validez de los supuestos ecológicos.

En cuanto al análisis de sensibilidad (AS), este se usa con el fin de revelar en qué grado las predicciones del modelo dependen de los valores de parámetros individuales, sus relaciones y de los sub-modelos (Vanclay & Skovsgaard 1997; Pretzsch *et al.* 2002; Amaro *et al.* 2003; Pretzsch 2010; Sargent 2013). Este análisis puede revelar los componentes del modelo con baja y alta sensibilidad, de los cuales ambos son de interés. Componentes insensibles pueden contribuir poco hacia las predicciones del modelo y podrían ser blanco de omisión en el modelo durante revisiones posteriores (Vanclay 1994). Por el contrario, es útil saber acerca de los componentes del modelo con alta sensibilidad, ya que estos pueden tener el mayor impacto en las predicciones del modelo. Si bien todos los parámetros del modelo y las entradas deben estimarse con exactitud, se requiere un cuidado especial con las variables más sensibles (Vanclay & Skovsgaard 1997).

La exactitud de las predicciones es solo uno de los factores a tener en cuenta al evaluar un modelo (Vanclay 1999); así la validación también debe formular soluciones e ideas acerca de lo que es plausible hacer para mejorar el modelo. Y en este sentido la presente investigación también propone posibles mejoras sobre la plataforma del modelo con el fin de que pueda ser optimizado para su uso final, por parte de los investigadores y gestores de los bosques para los que fue creado.

En la presente investigación se realizó la validación del modelo Gavilán, empleando una serie de datos de campo que no fueron usados para su construcción. Estos datos comprenden 17 años de investigación en seis parcelas permanentes de monitoreo (PPM) de 1.0 ha en bosques de *Pentaclethra macroloba*-palmas. Se presenta la caracterización del error en magnitud y dirección del modelo a nivel de sus salidas y submodelos, el análisis de sensibilidad de sus parámetros individuales y adicionalmente se presentan sugerencias para el mejoramiento de la plataforma. La validación reveló que el modelo es una herramienta apta para guiar el MFS así como para la investigación ecológica.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción general del modelo

El nombre "Gavilán" hace referencia al nombre vernáculo de la especie dominante de los bosques con que fue construido, esto es: los bosques de *Pentaclethra macroloba.* En la construcción del modelo se usaron los datos de 32 PPM como sitios de estudio para identificar características ecológicas y de la dinámica de bosque dominados por *P. macroloba*-palmas. De estos solo uno (Tirimbina, Costa Rica) fue utilizado para el desarrollo del modelo. Los otros tres

sitios son Corinto (Costa Rica), La Lupe y Los Filos (Nicaragua), ver (Finegan & Camacho 1999; Finegan *et al.* 1999).

El modelo se basa en la teoría de dinámica de claros de Shugart (1984) y Botkin (1993) y está construido bajo el enfoque de árboles individuales que ha sido reconocido como el más adecuado para la simulación de bosques complejos, y para estimar los efectos de las intervenciones silviculturales (Rennolls *et al.* 2007). Dentro de este enfoque, el modelo es independiente de la distancia, es decir que no se tiene en cuenta la posición exacta de los árboles en el rodal. Así, si bien el modelo es espacialmente explícito, la unidad de modelado no es el árbol sino una sección de área, es decir una subparcela de 20 m x 20 m. Este tamaño responde al área abarcada por la caída de un árbol y a que es un tamaño usualmente utilizado en PPM (Finegan & Camacho 1999). El área mínima de simulación es una ha (25 subparcelas).

Gavilán es un acercamiento a los modelos de claros (*Gap-models*), pero no se basa exactamente en claros o aperturas de la masa forestal, sino en parches. De esta manera, el modelo considera las fases de recuperación que atraviesa un claro desde su inicio hasta que el dosel se cierra de nuevo, teniendo en cuenta tanto la estructura horizontal como la vertical del bosque. Así, el modelo simula la dinámica típica de los bosques de *P. macroloba*-palmas descritos como uno de los ecosistemas más dinámicos entre los bosques tropicales húmedos de bajura (Swaine *et al.* 1987). Adicionalmente, el modelo simula los efectos de actividades silviculturales y de aprovechamiento sobre la regeneración, crecimiento, mortalidad, futura cosecha, diversidad y composición del bosque.

El modelo utiliza un enfoque de agrupamiento de especies con base en la altura máxima alcanzada por las especies y sus tasas de crecimiento observadas en PPM, según lo propuesto por Finegan y Camacho (1999), y confirmado por Gourlet-Fleury *et al.* (2005) y Chazdon *et al.* (2010). Los grupos de crecimiento planteados son: especies de crecimiento muy lento, lento, moderado, rápido y muy rápido (CUADRO 1); y teniendo en cuenta que la altura máxima de la especie es un predictor importante respecto a tasas de reclutamiento, crecimiento, mortalidad, y almacenamiento de biomasa (Cornelissen *et al.* 2003; Poorter *et al.* 2008; Finegan *et al.* 2015), se usa cuatro grupos de altura: especies de sotobosque, intermedias, de subdosel, y de dosel (CUADRO 1). Las especies más abundantes con más de 70 individuos ha^{-1} se tuvieron en cuenta separadamente en la parametrización del modelo, y las especies con un número total de árboles $3 < N < 70$, fueron asignadas a los grupos por un procedimiento discriminante usando la mediana y el tercer cuartil de sus tasas de crecimiento. Finalmente, las especies con tres o menos individuos, fueron asignadas a los grupos de crecimiento resultantes, utilizando el incremento de diámetro observado. La interacción entre estas dos clasificaciones resulta en 20 grupos, más cuatro de especies únicas, uno para las especies indeterminadas y otro para las palmas para un total de 26 grupos. En la base de datos usada para la presente validación las especies están representadas en 21 de estos grupos.

CUADRO 1. Valores de tasa de crecimiento (mm año^{-1}) y altura máxima que limitan las categorías.

Grupo de crecimiento	Tasa de crecimiento potencial (mm año^{-1})	Grupo de altura del árbol adulto	Rango de altura alcanzada
Muy lento	7,8	Sotobosque	< 5 m
Lento	10,4	Intermedio	> 5 m y < 25 m
Moderado	16,9	Subdosel	> 25 m y < 35 m
Rápido	29,9	Dosel	> 35 m
Muy rápido	35,1		

Simulación del crecimiento diamétrico

Para simular el crecimiento en diámetro del fuste, habitualmente se han utilizado dos metodologías diferentes: los modelos independientes y dependientes del crecimiento potencial de las especies (Hasenauer 2006). Este modelo utiliza el último enfoque; en primer lugar, se parametriza los crecimientos potenciales de los grupos de especies; y posteriormente, estos crecimientos son reducidos por las condiciones de iluminación de cada árbol en relación con los demás árboles de la subparcela. Para dicha simulación, se utilizan las características de los árboles individuales en cuanto a su diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m), altura total, y la forma y exposición de la copa, que son las principales variables explicativas de la distribución de luz y de la competencia por esta (Laurans *et al.* 2014).

Reclutamiento

El reclutamiento es registrado en el sentido de los árboles que alcanzan el DAP mínimo de 10 cm. El modelo inicialmente predice el número de reclutamientos en función del nivel de disturbio y posteriormente asigna las especies de acuerdo con las probabilidades de establecimiento, en cuanto a la densidad del parche (área basal de la subparcela) y la fase de desarrollo en donde se encuentre. Este tipo de modelo de reclutamiento es lo que ha sido designado como un modelo de reclutamiento dinámico (Vanclay 1994). En las subparcelas con mayor área basal el reclutamiento tiende a ser menor, mientras que es más abundante si el área basal es menor. Adicionalmente se considera el posible reclutamiento de especies que no están en las parcelas que están siendo simuladas, pero que están registradas en las mediciones a largo plazo de las PPM.

Mortalidad

El modelo simula la mortalidad tomando en cuenta cinco causas.

La primera es la que ha sido denominada por Botkin (1993) como la mortalidad intrínseca. Esta abarca las causas impredecibles como los efectos de las perturbaciones naturales, que juegan un papel clave en la dinámica de los ecosistemas, tales como las sequías, el viento, los incendios forestales o las plagas de insectos (Seidl *et al.* 2011). Esta mortalidad es independiente de la densidad y se simula a través de un único parámetro para todas las especies que expresa la proporción de árboles que pueden sobrevivir a la edad máxima. La segunda causa es derivada de los factores de competencia, en donde se tiene en cuenta un umbral de crecimiento por debajo del cual un árbol tiene mayor probabilidad de morir. El parámetro asociado con esta causa es modificado para los diferentes grupos de altura máxima, teniendo en cuenta que hay especies de crecimiento lento, tales como las de sotobosque, que podría mantener tasas de crecimiento lento durante muchos años (Lieberman *et al.* 1985; Swaine *et al.* 1987). La tercera causa se refiere a los árboles que son dañados por la caída de otros árboles y se ajusta en relación con el área basal del árbol muerto. En ella, se tiene en cuenta que los árboles pequeños tienen mayor probabilidad de morir que los grandes por la caída de otro árbol. Aunque esta mortalidad es independiente de la densidad, se trata por separado de la mortalidad independiente de la densidad descrita anteriormente, pues se considera dentro de las causas previsibles de mortalidad. La cuarta y quinta causas comprenden la mortalidad causada por la cosecha de árboles y la ocasionada por actividades silviculturales.

Formación de parches y duración

El número de árboles dañados por la caída de un árbol es linealmente proporcional al tamaño del árbol caído (área basal), mientras que la severidad de los daños es inversamente proporcional al tamaño de los árboles afectados. El modelo simula la formación de parches por la caída de árboles en función del área basal de dichos árboles. Una vez que se ha formado un parche este debe recuperar sus características de no-parche después de un período determinado, lo cual está controlado por un parámetro general. La frecuencia de formación de claros es mayormente controlada por los parámetros de mortalidad.

Cosecha y tratamientos silviculturales

La simulación de cosecha y los tratamientos silviculturales fue construida basándose en los principios del manejo forestal sostenible (MFS) propuestos por Prabhu *et al.* (1996) y los estándares de MFS de Costa Rica (CNCF 1999), realizando el agrupamiento de especies en las siguientes categorías: madera de alto valor, madera comerciable de bajo valor, especies en peligro o especies raras protegidas por la legislación local, especies no maderables y una última categoría para la especie dominante *P. macroloba.*

El número de árboles dañados como resultado de las actividades de cosecha se estima en función de la intensidad de la cosecha de acuerdo con el área basal, categorizando el daño en árboles muertos, árboles con daños en el tronco y árboles con daños en la copa. El modelo posee un simulador de cosecha que consiste en un diagrama de decisiones en las que se puede ajustar la cantidad de madera a cosechar, el número de árboles y la periodicidad de la cosecha. Además, este simulador permite definir y aplicar posibles tratamientos silviculturales de liberación y refinamiento de acuerdo a los lineamientos propuestos por Hutchinson (1993) y que fueron aplicados en algunas de las PPM utilizadas para la parametrización inicial del modelo (Finegan & Camacho 1999; Finegan *et al.* 2001).

Validación del modelo

Base de datos de la validación

La base de datos utilizada para la presente validación proviene de seis PPM de 1.0 ha cada una, ubicadas en la finca Corinto, cantón de Pococí, en la provincia de Limón, Costa Rica (10° 13' N, 83° 53' W) y que se encuentra entre los 235 y 345 m.s.n.m. La vegetación de la localidad corresponde a bosques dominados por *P. macroloba* y palmas, delimitados por Sesnie *et al.* (2009), dentro del Bosque muy Húmedo Tropical (Holdridge *et al.* 1975) y que son parte de la ecorregión de Bosque húmedo del atlántico centroamericano (Dinerstein *et al.* 1995; Olson *et al.* 2001). Los factores que influyen en la producción de biomasa arriba del suelo en estos bosques son identificados por Finegan *et al.* (2015). En estas seis PPM, se han medido todos los individuos (árboles, helechos arborescentes, palmas y lianas) con DAP ≥ 10 cm en el periodo establecido entre 1993 y 2010. Las variables incluidas son la determinación taxonómica de todos los individuos con DAP ≥ 10 cm, los valores de numero de parcela y de la subparcela del árbol registrado (subparcelas de 20 x 20 m), así como la forma del fuste, exposición y forma de la copa de acuerdo con la clasificación de Dawkins (1958) modificada por Hutchinson (1993). Dado que no se contó con la variable de altura total no se realizó la caracterización del error de modelado para las estimaciones de altura y de volumen, sin embargo, es necesario recordar que estas variables están fuertemente correlacionadas con el área basal. En tres de las parcelas se realizó aprovechamiento maderero de impacto reducido, donde se extrajeron en total 8,47 m² de área basal en el año 1992; las otras tres parcelas son testigo y no han sido sometidas a cosecha.

Respecto al calendario de mediciones se cuenta con seis mediciones anuales durante el periodo, de 1993 a 1998, posteriormente existen remediciones en el año 2000, 2006 y 2010. Dado que el modelo realiza la simulación de forma anual, se asumió un crecimiento o decrecimiento progresivo entre las dos mediciones más cercanas y se asignaron los valores anuales de área basal y número de individuos en los lapsos entre mediciones no anuales. En cuanto a las muertes y los reclutamientos observados fueron asignados aleatoriamente a años individuales entre dichos periodos, en aras de evitar la concentración de estos en la medición más reciente. La abundancia de las especies individuales no requirió ningún ajuste pues la

validación se realiza usando los valores observados del año final del periodo de medición contra los valores simulados. Se revisaron todas las mediciones anómalas del DAP como describen Finegan *et al.* (2015). De esta manera, las mediciones que presentaban una inconsistencia fueron revisadas dato a dato para evaluar la naturaleza del error y en los casos donde se consideró necesario se asignó el promedio de las mediciones anterior y posterior para corregirlo.

El modelo requiere de la información inicial de las copas en el archivo de entrada, para realizar las simulaciones de crecimiento. No obstante, esta información no siempre estaba completa en la base de datos por lo tanto se prosiguió de la siguiente manera. Asumiendo que tanto las variables de exposición y forma de copa como la forma del fuste no cambian rápidamente de año en año, se seleccionó el año 1993 donde se presenta información más completa para estas variables y se complementó con las mediciones realizadas en el año 1994 y en algunos casos la de 1995. Después de este procedimiento, 30 (0.8%) individuos no presentaban información de las variables de exposición de copa, así como 35 (0.9%) de forma de copa y 18 (0.5%) de forma de fuste. Por ende, los valores de estas variables fueron estimados por probabilidad de cada categoría, en relación con la clase diamétrica del individuo y su hábito (árbol o palma).

Parametrización

El modelo cuenta con cuatro archivos de entrada: parámetros de sitio, parámetros de crecimiento por grupo, parámetros de cosecha y tratamientos silviculturales y finalmente se cuenta con la lista de especies, un archivo que relaciona estos archivos de parámetros con las especies.

Para los análisis se utilizaron los archivos de parámetros originales (Sitoe 2000), pues se considera que el modelo puede ser aplicado a otros bosques del tipo *Pentaclethra*-palmas (Sesnie *et al.* 2009). Sin embargo, se revisó y se modificaron los parámetros de DAP máximo alcanzado, puesto que si el parámetro de máximo DAP alcanzado es inferior a un dato observado esto ocasionará un error en el modelo. Estas discrepancias ocurren cuando el árbol más grande de una especie observado en las PPM utilizadas para la parametrización original presenta un DAP inferior al DAP máximo de la especie en este tipo de bosque.

Para realizar el agrupamiento de las especies que no estaban en la lista de especies del modelo, inicialmente se determinó el porte que alcanzan los individuos adultos y se asignaron a los grupos de altura, para ello se usó tanto información observada en las PPMs como proveniente de la literatura. Posteriormente, se asignaron las categorías de velocidad de crecimiento, calculando las velocidades de crecimiento de los individuos y realizando un análisis discriminante con la media y el tercer cuartil de la distribución de los crecimientos de cada especie. Una vez determinado el grupo de crecimiento y junto con la información del grupo de altura se estableció el grupo de modelado.

Finalmente, las simulaciones usadas en la validación fueron realizadas con la herramienta Simulador de Montecarlo incluida dentro del modelo. Para el área basal, el número de individuos, la mortalidad y el reclutamiento se utilizó el valor medio de 200 simulaciones. Para la composición de especies, los índices de diversidad, la riqueza y las estimaciones de rareza que no pueden generarse a través de la herramienta de Montecarlo, se realizaron 30 simulaciones y se utilizó la media de estas. Para el análisis de sensibilidad se utilizaron la media de 100 simulaciones variando el parámetro en análisis y manteniendo todos los demás parámetros iguales; de acuerdo con el tipo de parámetro se calculó el índice de sensibilidad en las salidas relacionadas.

Cuantificación y caracterización del error

La validación visual o gráfica, es muy potente en la detección de insuficiencias de un modelo y para ayudar a diseñar una estrategia para disminuir el error (Vanclay & Skovsgaard 1997). Por ende, se contrastó el comportamiento de las salidas del modelo con los datos observados en representaciones gráficas para los dos tratamientos utilizados, examinando visualmente el ajuste del modelo a los datos de validación, siguiendo los lineamientos de Huang *et al.* (2003) y Sargent (1996). Adicionalmente, se realizaron simulaciones a 200 años para observar el desempeño de las simulaciones en relación con valores de referencia, provenientes de la literatura.

Los estadísticos de validación usados para evaluar la bondad de la predicción del modelo en relación con los datos de validación fueron el error medio de predicción ($\bar{e}$), el porcentaje de error (E%), el error medio absoluto (EMA), la raíz del error cuadrático medio (RECM), el error relativo de predicción (ER%) y la eficiencia del modelo (Em).

En la presente validación se tuvo como margen de error permisible un porcentaje de error de ± 15%. No obstante, la determinación de aceptación sobre este umbral, dependió de la dirección y comportamiento del error en el tiempo, así como de las características intrínsecas de la variable en cuestión. Así, valores cercanos al umbral se consideraron altos, cercanos a ± 10% se consideraron moderados, y bajos cuando eran cercanos o por debajo de ± 5%.

Respecto a las especies raras, en la presente investigación, estas se delimitaron como las especies que solo están representadas por un individuo en tres hectáreas (abundancia < 0,34 individuos ha^{-1}), que es actualmente el criterio para el manejo forestal en Costa (G. de Costa Rica 2009). Los estadísticos de rareza, están calculados en relación con el número observado tanto como simulado de especies raras en el rodal (3.0 ha).

Los índices de diversidad para los datos observados fueron estimados usando el programa Past, versión 2.17c (Hammer *et al.* 2001) y para los cálculos estadísticos se usó el programa Infostat (Di Rienzo *et al.* 2011).

Análisis de sensibilidad

Finalmente, se realizó un análisis de sensibilidad para determinar en qué grado las predicciones del modelo dependen de los valores de parámetros individuales, sus relaciones y de los sub-modelos de acuerdo con los lineamientos deVanclay (1994) y Huang *et al.* (2003). El índice de sensibilidad (*S*) se interpreta de forma que los valores cercanos a 1.0 simbolizan una sensibilidad moderada del parámetro en relación con una salida, conforme se acerca a 0.0 la sensibilidad es baja o despreciable y por encima de uno el parámetro empieza a presentar alta sensibilidad. Los parámetros que fueron objeto del análisis de sensibilidad son los que pueden ser modificados por el usuario dentro de la plataforma, así como también se realizó con los parámetros del archivo de parámetros de crecimiento. Para los parámetros internos del modelo no se realizó el análisis puesto que implica modificar el código fuente del modelo. La fórmula del análisis de sensibilidad es: $S_b = \frac{\partial \hat{y}/\hat{y}}{\partial b/b}$ donde b es el parámetro a estimar y $\hat{y}$ es el valor estimado. El análisis se realizó con la media de 100 simulaciones de los valores simulados para el periodo de validación. El cambio porcentual para todos los parámetros fue de ±20% a excepción del parámetro de mortalidad independiente de la densidad (Dim), para el que se aplicó un cambio de ±25%, dado que solo se puede incrementar o disminuir en esta magnitud.

Adaptabilidad, criticismo y comportamiento de la interface

Desde el punto de vista del usuario la adaptabilidad y la estructura de la interface es un componente sumamente importante dentro de la validación de un modelo (Weiskittel *et al.* 2011). La capacidad de adaptación es uno de los criterios más importantes de la evaluación del modelo, ya que se ocupa de la infraestructura de modelo y de su interface. Robinson y Monserud (2003) Identifican cuatro aspectos esenciales de la adaptabilidad: (1) la portabilidad, (2) extensibilidad, (3) la disponibilidad del código fuente, y (4) de documentación adecuada. Portabilidad se refiere a la facilidad de la distribución de un modelo a una variedad de usuarios y sus plataformas, mientras que extensibilidad es la flexibilidad de un modelo para adaptarse a nuevas aplicaciones. Además, debe evaluarse el desempeño real de la interface desde el punto de vista de su funcionalidad y las ventajas y desventajas que ofrece cuando el usuario interacciona con esta, así como realizar recomendaciones al respecto. Todos estos criterios fueron evaluados.

3. RESULTADOS

Área basal y número de individuos

El desempeño del modelo es razonablemente bueno en las simulaciones de área basal, con un E% moderado, y precisión alta. No obstante, presenta una caída del área basal en el año uno de simulación asociada a una simulación de mortalidad alta. Presenta una tendencia a la subestimación como se observa en los valores positivos del E% (CUADRO 2); (se recuerda que por convención estadística, los valores positivos del E% representan subestimaciones y los negativos sobreestimaciones). De esta manera, la subestimación encontrada representa un EMA de 3.02 y 2.72 m^2 ha^{-1} en los tratamientos, al cabo del periodo de validación. En la Fig. 1 se observa el comportamiento de los datos simulados y observados durante el periodo de validación.

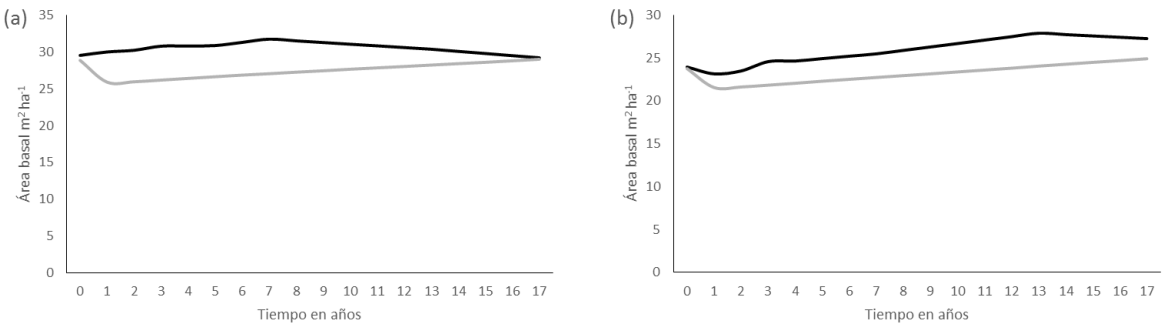


Fig. 1. (a) Área basal del tratamiento testigo (m^2 ha^{-1}), (b) área basal del tratamiento cosecha (m^2 ha^{-1}). Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados.

CUADRO 2. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de área basal (m^2 ha^{-1}) y árboles ha^{-1} para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

Variable	Tratamiento	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Área basal	Cosecha	25.91	23.19	2.72	10.51	2.72	2.85	6.51
	Testigo	30.54	27.52	3.02	9.90	3.02	3.38	6.02
Árboles por ha	Cosecha	432.10	421.95	10.15	2.35	11.42	14.38	0.88
	Testigo	475.70	462.61	13.09	2.75	13.09	13.83	0.78

El comportamiento del modelo en el largo plazo en relación con valores de referencia para bosques de *Pentaclethra*-palmas (Fig. 2), es coherente a lo reportado por la literatura y los valores de área basal y número de árboles oscilan dentro de los rangos esperados. No obstante,

existe una tendencia a subestimar el número de individuos a largo plazo aunque dentro de valores aceptables.

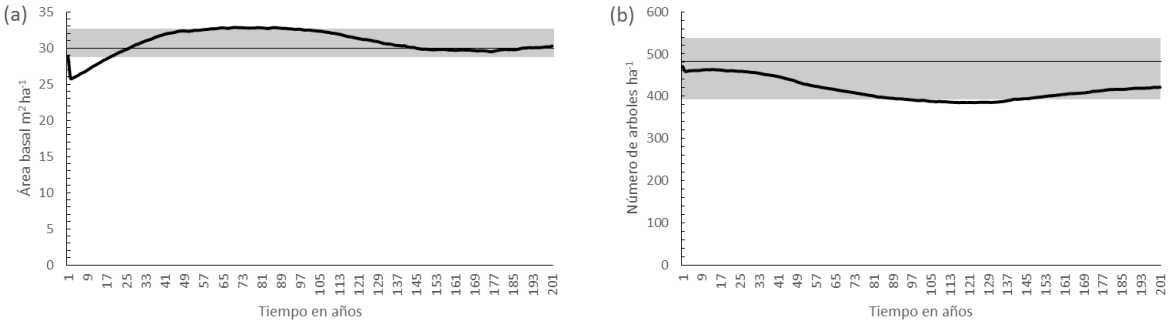


Fig. 2. (a) Simulación a 200 años de área basal (m^2 ha^{-1}) en el tratamiento testigo. (b) Simulación a 200 años de árboles ha^{-1} en el tratamiento testigo. Líneas negras gruesas, datos simulados, líneas negras delgadas, valores medios reportados de área basal (m^2 ha^{-1}) y árboles ha^{-1} para bosques naturales de *P. macroloba*-palmas, región sombreada, valores reportados de área basal (m^2 ha^{-1}) y árboles ha^{-1}. De acuerdo con Swaine *et al.* (1987) y Clark and Clark (2000).

Se encontró que el error asociado a las predicciones de área basal en relación con los grupos comerciales, es en general de bajo a moderado, salvo en las simulaciones de especies aceptables y deseables del tratamiento testigo, donde se encontró un error alto (Figura 3 y Cuadro 3).

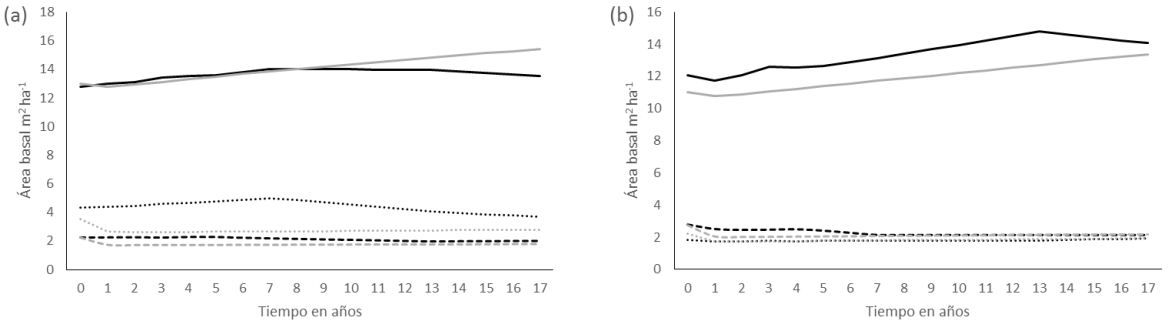


Fig. 3. (a) Dinámica de área basal (m^2 ha^{-1}) en el tratamiento testigo. (b) Dinámica de área basal (m^2 ha^{-1}) en el tratamiento cosecha. Líneas sólidas, *P. macroloba*, líneas cortadas, especies deseables, líneas punteadas, especies aceptables. En negro datos observados y en gris simulados.

CUADRO 3. Área basal y número de árboles ha^{-1} en los dos tratamientos por grupo comercial.

Variable	Tratamiento	Grupo comercial	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Área basal	Cosecha	Deseable	2.29	2.13	0.16	7.17	0.17	0.25	21.91
		Aceptable	1.80	1.84	-0.04	-2.16	0.05	0.09	16.79
		P. macroloba	13.42	11.99	1.43	10.63	1.43	1.47	9.04
	Testigo	Deseable	2.13	1.76	0.37	17.36	0.37	0.40	29.58
		Aceptable	4.39	2.74	1.65	37.66	1.65	1.72	29.88
		P. macroloba	13.66	14.08	-0.41	-3.03	0.55	0.79	6.49
Número de individuos	Cosecha	Deseable	34.94	40.12	-5.18	-14.82	5.28	6.55	7.32
		Aceptable	33.07	36.70	-3.63	-10.97	3.73	4.31	6.28
		P. macroloba	118.07	118.10	-0.03	-0.03	1.29	1.89	1.16
	Testigo	Deseable	28.05	28.73	-0.68	-2.42	1.21	1.41	4.23
		Aceptable	47.81	48.80	-0.99	-2.08	3.43	3.94	4.15
		P. macroloba	130.79	126.24	4.54	3.47	4.58	5.09	1.72

En la dinámica del número de individuos observada y simulada (Fig. 4), los errores son en general, bajos y similares para los dos tratamientos, con una tendencia a la subestimación en el tratamiento testigo (CUADRO 2).

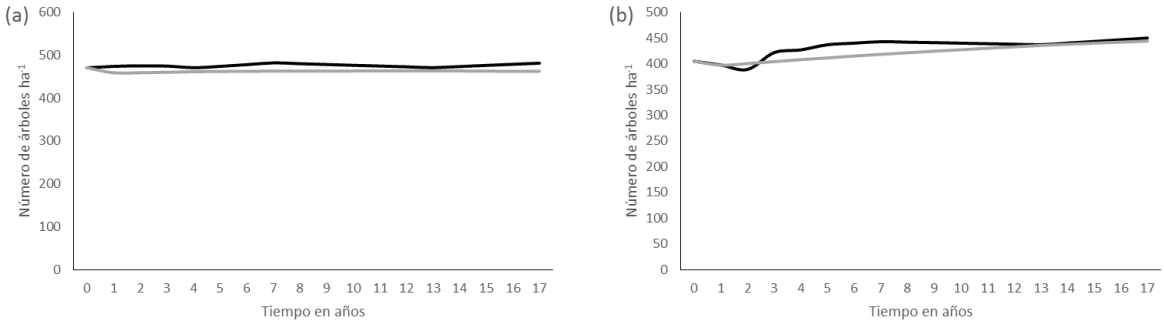


Fig. 4. (a) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) en el tratamiento testigo. (b) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) en el tratamiento cosecha. Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados.

El error en la simulación de número de individuos en los grupos comerciales es bajo, salvo en las simulaciones de las especies aceptables y deseables del tratamiento cosecha, donde es moderado y con tendencia a la sobreestimación. El error en la simulación del número de individuos de *P. macroloba* es muy bajo en los dos tratamientos (CUADRO 3).

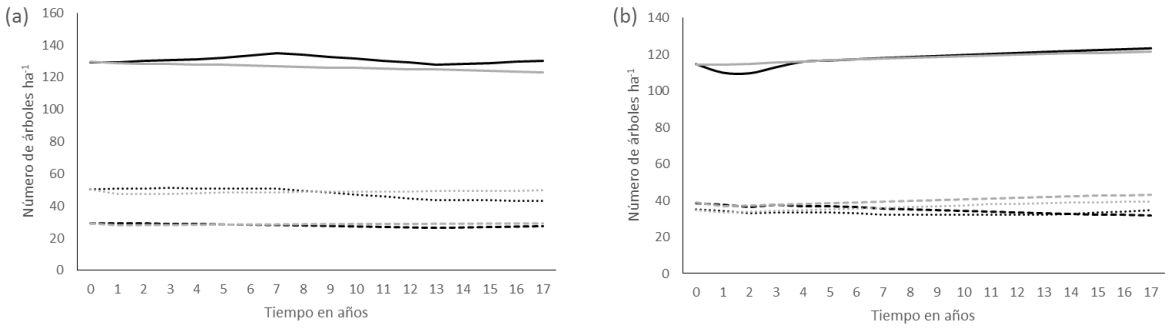


Fig. 5. (a) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) por grupo comercial en el tratamiento testigo. (b) Dinámica de número de individuos (árboles ha^{-1}) por grupo comercial en el tratamiento cosecha. Líneas sólidas, *P. macroloba*, líneas cortadas, especies deseables, líneas punteadas, especies aceptables. En negro datos observados y en grises simulados.

Mortalidad y reclutamiento

Como se mencionó, el modelo presenta una caída inicial en el área basal en el primer año de simulación. Esta caída resulta claramente asociada al submodelo de mortalidad. En la Fig. 6 se observa un pico que alcanza el 4.3% de mortalidad anual en el primer año de simulación en contraste al 1.9% observado en el tratamiento testigo. En el tratamiento cosecha la mortalidad simulada es cercana a la observada en el año uno, pero esto se debe a la mortalidad post-cosecha, ya que las parcelas del tratamiento cosecha fueron aprovechadas tan solo un año antes del periodo de validación (1992). De esta manera, los estimadores de error (CUADRO 4), muestran una sobrestimación de la mortalidad de 20.52% en el tratamiento testigo y de 14.96% presentando baja precisión con un ER% de 40.64% y 52.66%.

CUADRO 4. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de porcentaje de mortalidad y porcentaje de reclutamiento para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

Variable	Tratamiento	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Mortalidad	Cosecha	1.87	2.14	-0.28	-14.96	0.48	0.57	40.64
	Testigo	1.70	2.05	-0.35	-20.52	0.53	0.80	52.66
Recluta-miento	Cosecha	2.93	2.69	0.23	8.00	0.80	0.96	33.41
	Testigo	2.06	1.95	0.11	5.56	0.27	0.35	28.48

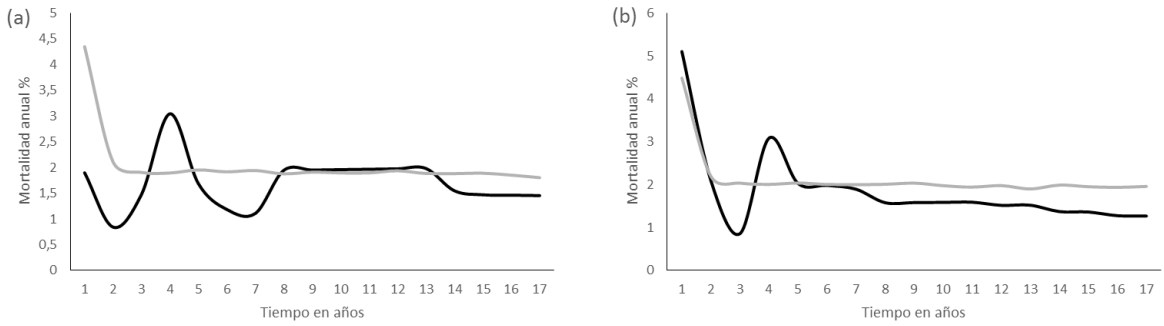


Fig. 6. (a) Porcentaje de mortalidad en el tratamiento testigo. (b) Porcentaje de mortalidad en el tratamiento cosecha. Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados.

La mortalidad del primer año se concentra en las clases diamétricas superiores (≥70 cm) (Fig. 7). Así, y si bien los árboles de mayor porte pueden estar acercándose al final de su ciclo de vida y tener una probabilidad alta de morir en el corto plazo, el modelo simula su muerte desproporcionadamente en el año uno de simulación. Esto ocasiona un fuerte aumento del error asociado a la mortalidad (CUADRO 4) y por ende al área basal. De hecho el modelo determina la muerte del 43% de los árboles en las clases diamétricas superiores, ≥70 cm en adelante, en el año uno de simulación. Si se calcula los índices sin este año de simulación en el tratamiento testigo (el de mayor E%), el E% disminuye notablemente de -20.52% a -12.91%.

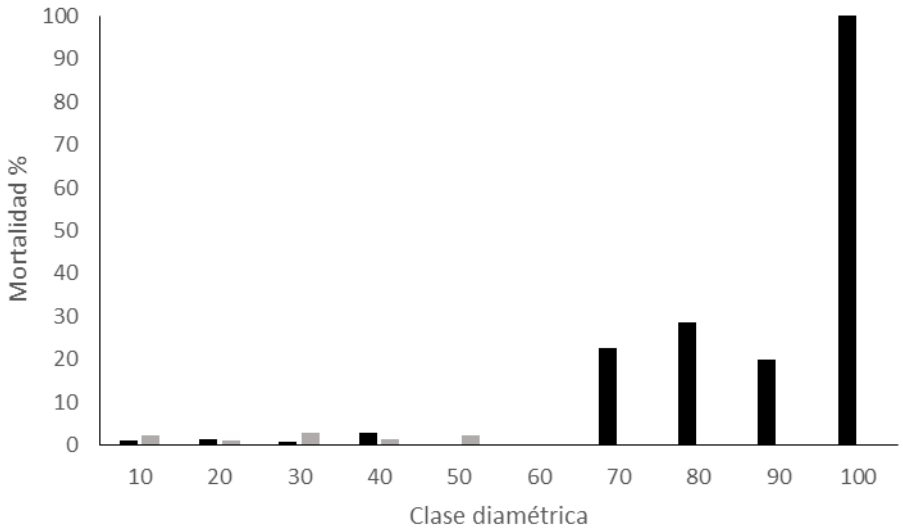


Fig. 7. Porcentaje de árboles muertos en el año 1 por clases diamétricas (3.0 ha). Barras grises, porcentaje observado, barras negras, porcentaje simulado. Clases diamétricas en intervalos de 10 cm, se muestra el límite inferior a partir de DAP≥10 cm.

Las simulaciones de reclutamiento son aceptables como se observa en el CUADRO 4, encontrando una tendencia de subestimación baja en los dos tratamientos (Fig. 8).

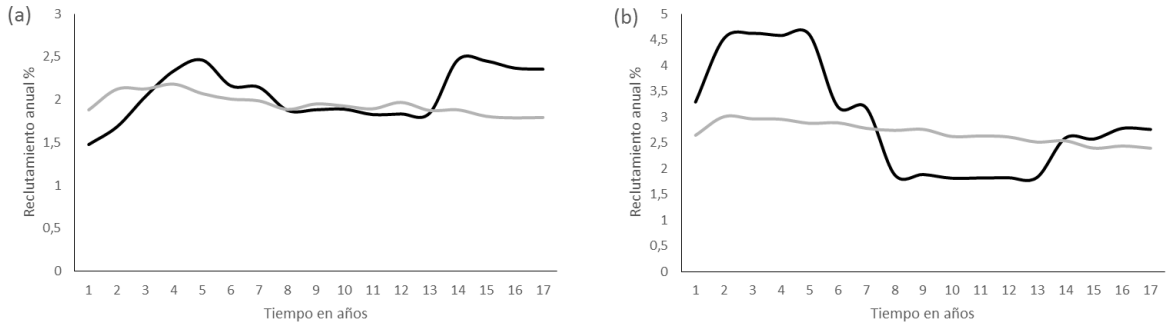


Fig. 8. (a) Porcentaje de reclutamiento en el tratamiento testigo. (b) Porcentaje de reclutamiento en el tratamiento cosecha. Líneas negras corresponden a los datos observados y grises a los simulados.

Teniendo en cuenta que el modelo hace simulaciones al largo plazo y el periodo de validación es comparativamente muy corto, se graficaron las simulaciones de reclutamiento y mortalidad en un periodo de 200 años (Fig. 9). La herramienta del modelo para calcular la tasa anual de mortalidad utilizando el modelo logarítmico descrito por Swaine *et al.* (1987) estima una tasa de 2.08% (media de 30 simulaciones en el periodo de validación), un valor muy similar a la reportada por estos mismos autores para los bosques de *P. macroloba*-palmas de la estación biológica La Selva (2.01%). Además se observa cómo la tasa de reclutamiento de árboles coincide estrechamente con la tasa de mortalidad en el largo plazo de acuerdo con lo esperado (Swaine *et al.* 1987). El reclutamiento es mucho más alto en los primeros años de simulación del tratamiento cosecha, probablemente como consecuencia de su menor área basal.

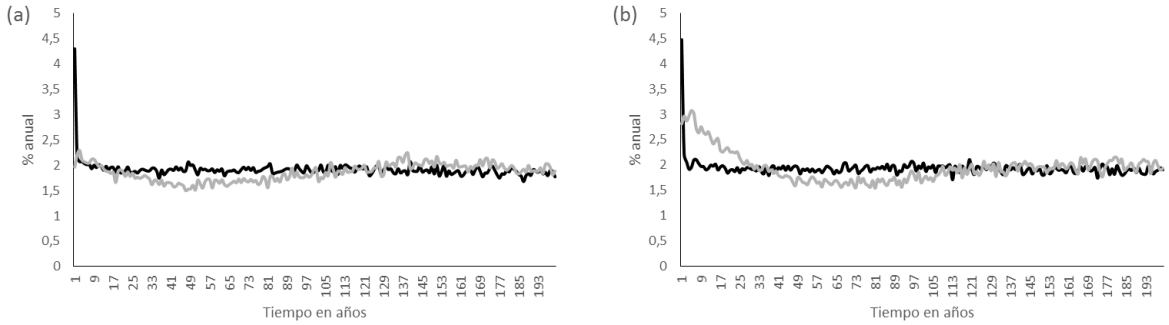


Fig. 9. (a) Simulación a 200 años del porcentaje anual de mortalidad y el reclutamiento en el tratamiento testigo (b) Simulación a 200 años del porcentaje anual de mortalidad y el reclutamiento en el tratamiento cosecha. Líneas negras, mortalidad, líneas grises, reclutamiento.

Riqueza y rareza

El modelo presenta un error de moderado a alto con tendencia a la sobreestimación de la riqueza y particularmente de la rareza. El error asociado a estas dos variables es superior en el tratamiento cosecha. Si bien, se esperaría que la alta mortalidad del año uno tendería a disminuir la rareza en el rodal, puesto que afecta fuertemente las clases superiores donde se concentra más el porcentaje de rareza (Fig. 10). A pesar de ello, los valores de rareza de los dos tratamientos y de la riqueza en el cosecha se sobreestiman (CUADRO 5), si bien los valores de error son aceptables en el tratamiento testigo.

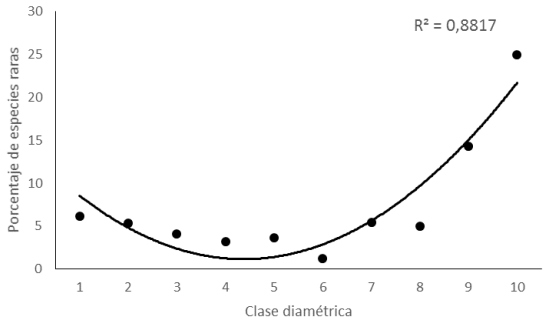


Fig. 10. Porcentaje observado de especies raras por clase diamétrica en 9 ha. Curva ajustada por regresión cuadrática.

CUADRO 5. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de riqueza (número de especies en 3.0 ha) y rareza (número de especies raras en 3.0 ha) para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

Variable	Tratamiento	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Riqueza (3 ha)	Cosecha	141	170,68	-29,68	-21,05	29,68	30,63	3,92
	Testigo	168	187,13	-19,13	-11,38	19,13	20,03	2,66
Rareza (3 ha)	Cosecha	51	69,20	-18,20	-35,69	18,20	19,30	8,61
	Testigo	63	74,31	-11,31	-17,96	11,44	12,52	5,62

En aras de observar el comportamiento de la rareza y la riqueza en el largo plazo, se encontró que al final de un periodo de 200 años el modelo presentaron una media para riqueza de 204.70 especies y de 75.76 especies raras en el rodal de 3.0 ha, en el tratamiento testigo. Se realizó el mismo procedimiento solo con 1.0 ha, para contrastar con lo reportado por la literatura y se

encontró que el modelo simula una riqueza de 96 especies en 1.0 ha de bosque sin intervención, siendo consistente con los valores reportados por Swaine *et al.* (1987) de 93, 92 y 103 especies ha^{-1}.

Composición florística

En total se encontró que el 50% de las 20 especies más abundantes superan el umbral de E% ± 15% en el tratamiento testigo (CUADRO 6). En la Fig. 11 se observa que en el tratamiento testigo se subestima la abundancia de especies de sotobosque muy importantes, como lo son *Faramea occidentalis* (E% = 42.53%) y *Mollinedia pinchotiana* (E% = 32.12%). También, el modelo tiende a subestimar la abundancia de palmas, aunque el error solo es alto para *Socratea exorrhiza* (E% = 32.12%), mientras es bajo para *Iriartea deltoidea* (E% = 7.03%), y moderado para *Welfia regia* (E% = 14.20%). Se sobreestima la abundancia de *Quararibea ochrocalyx* (E% = -52.39%) y de forma moderada la de *Maranthes panamensis* (E% = -15.22%) y *Brosimum guianense* (E% = -12.27%). Se subestima la abundancia de *Virola sebifera* (E% = 26.85%) y existe un desproporcionado error para *Protium ravenii* (E% = 94.44%), como consecuencia de que no estaba en el rodal inicial.

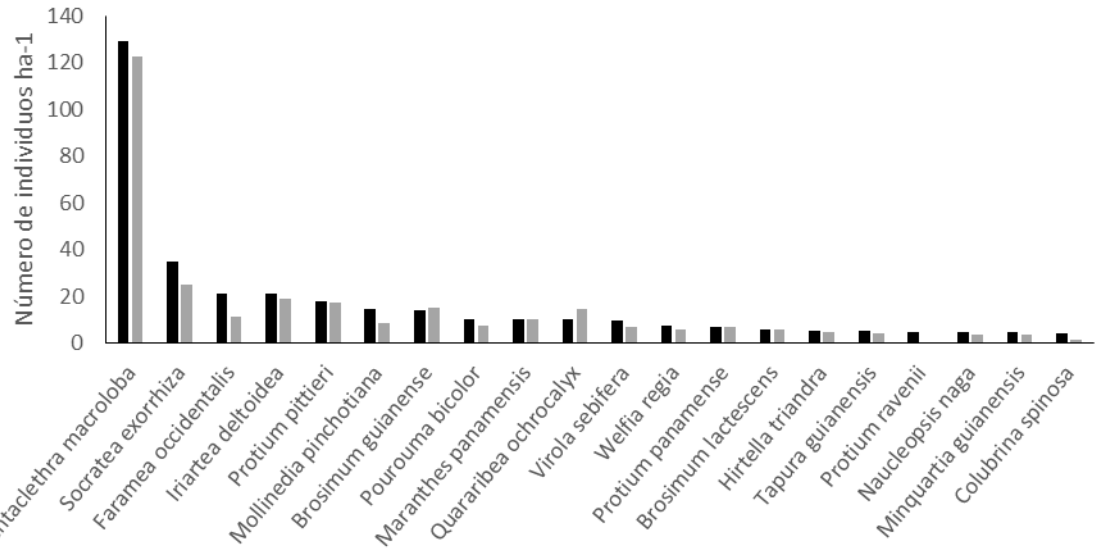


Fig. 11. Abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes para el tratamiento testigo al final del periodo de validación. Barras negras, abundancias observadas, barras blancas, abundancias simuladas.

CUADRO 6. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes en el tratamiento testigo para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

Especie	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Pentaclethra macroloba	129.00	130.21	-1.21	-0.94	3.80	5.29	1.78
Socratea exorrhiza	35.00	25.52	9.48	27.08	8.20	9.66	8.88
Faramea occidentalis	21.33	12.26	9.07	42.53	7.85	9.18	14.20
Iriartea deltoidea	21.33	19.83	1.50	7.03	1.71	2.25	7.03
Protium pittieri	18.00	17.79	0.21	1.15	1.13	1.62	7.07
Mollinedia pinchotiana	14.33	9.73	4.60	32.12	4.60	4.81	15.31
Brosimum guianense	14.00	15.72	-1.72	-12.27	2.01	2.47	11.23
Pourouma bicolor	10.33	7.29	3.04	29.44	3.04	3.32	17.63
Maranthes panamensis	10.33	11.91	-1.57	-15.22	2.01	2.34	14.80
Quararibea ochrocalyx	10.00	15.24	-5.24	-52.39	5.24	5.41	23.26
Virola sebifera	9.67	7.07	2.60	26.85	2.60	2.77	17.21
Welfia regia	7.33	6.29	1.04	14.20	1.21	1.45	16.42
Protium panamense	7.00	7.25	-0.25	-3.57	0.94	1.25	15.99
Brosimum lactescens	6.00	6.67	-0.67	-11.11	0.79	0.97	16.43
Hirtella triandra	5.33	5.41	-0.07	-1.35	0.66	0.83	17.10
Tapura guianensis	5.00	4.90	0.10	2.07	0.71	0.89	18.90
Protium ravenii	4.67	0.26	4.41	94.44	4.41	4.42	45.04
Naucleopsis naga	4.67	3.73	0.94	20.11	1.04	1.25	23.97
Minquartia guianensis	4.67	4.27	0.40	8.48	0.77	1.07	22.17
Colubrina spinosa	4.33	1.92	2.42	55.77	2.42	2.49	36.41

Respecto al tratamiento cosecha, se encontró que el 65% de las 20 especies más abundantes superan el umbral de E% ± 15% (CUADRO 7). En el tratamiento cosecha (Fig. 12), el modelo subestima la presencia de *Cecropia insignis* (E% = 99.68%), por no estar en el rodal inicial como se mencionó en el caso de *Protium ravenii* del tratamiento testigo. Se subestima la abundancia de *Pourouma bicolor* (E% = 46.67%), *Pourouma minor* (E% = 49.46%) y *Colubrina spinosa* (E% = 15.77%). Las palmas son también subestimadas en este tratamiento aunque solo una, *Welfia regia* con un error alto (E% = 37.57%). Existe una sobreestimación de *Quararibea ochrocalyx* (E% = 54.47%) y *Carapa guianensis* (E% = -103.8%). Otros errores desproporcionados como los de *Hernandia didymantha* (E% = 56.26%) *Virola sebifera* (E% =

56.96%), *Naucleopsis naga* (E% = -66.46%) y *Ocotea laetevirens* (E% = 60.01%) pueden estar afectados por el hecho de que están representados por muy pocos individuos.

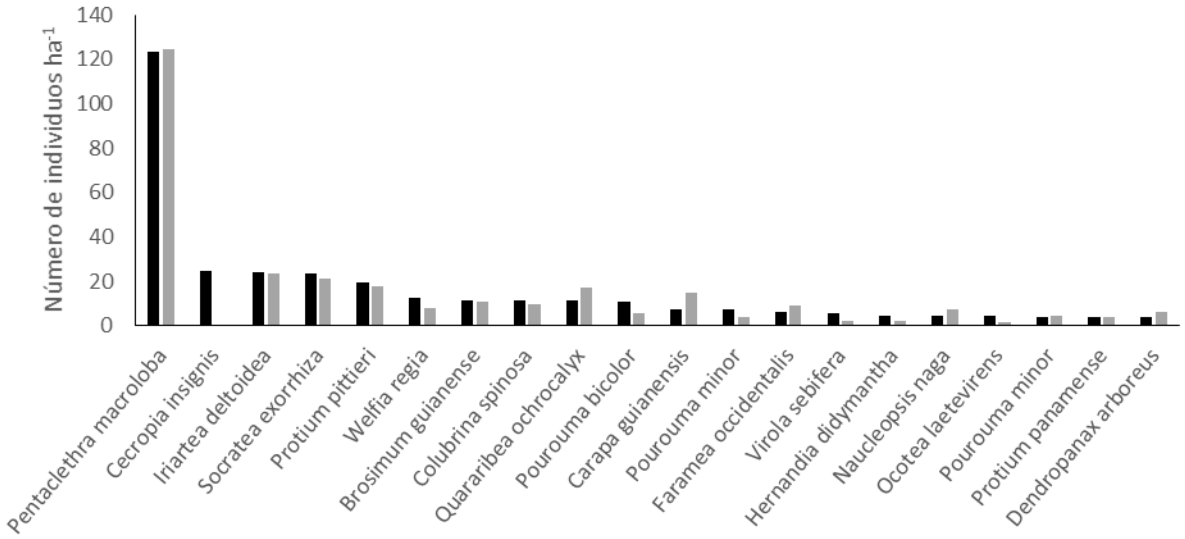


Fig. 12. Abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes para el tratamiento cosecha al final del periodo de validación. Barras negras, abundancias observadas, barras blancas, abundancias simuladas.

CUADRO 7. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancias (ha^{-1}) de las 20 especies más abundantes en el tratamiento cosecha para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

Especie	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Pentaclethra macroloba	123.33	124.69	-1.36	-1.10	2.99	5.25	1.86
Cecropia insignis	25.00	0.08	24.92	99.68	16.84	24.92	19.97
Iriartea deltoidea	24.00	23.64	0.36	1.50	1.00	1.97	5.85
Socratea exorrhiza	23.33	21.53	1.80	7.71	1.65	2.80	7.17
Protium pittieri	19.33	17.59	1.75	9.03	1.45	2.45	8.09
Welfia regia	12.67	7.91	4.76	37.57	4.76	4.83	17.34
Brosimum guianense	11.33	10.75	0.59	5.18	1.23	1.35	10.25
Colubrina spinosa	11.33	9.55	1.79	15.77	1.81	2.19	13.06
Quararibea ochrocalyx	11.33	17.51	-6.17	-54.47	6.17	6.48	22.46
Pourouma bicolor	11.00	5.87	5.13	46.67	5.13	5.26	20.86

Carapa guianensis	7.33	14.95	-7.61	-103.81	7.61	7.82	38.14
Pourouma minor	7.33	3.71	3.63	49.46	3.63	3.74	26.38
Faramea occidentalis	6.33	8.89	-2.56	-40.41	2.56	2.98	27.25
Virola sebifera	5.67	2.44	3.23	56.96	3.23	3.31	32.12
Hernandia didymantha	4.67	2.04	2.63	56.26	2.63	2.75	35.57
Naucleopsis naga	4.33	7.21	-2.88	-66.46	2.88	3.20	41.31
Ocotea laetevirens	4.33	1.73	2.60	60.01	2.60	2.64	37.52
Pourouma minor	4.00	4.49	-0.49	-12.32	0.68	0.94	24.30
Protium panamense	4.00	4.16	-0.16	-4.00	0.91	1.17	27.04
Dendropanax arboreus	3.67	6.55	-2.88	-78.55	2.88	3.05	47.62

La simulación de la abundancia de *P. macroloba*, mostró muy buenos resultados en los dos tratamientos con un E% de -1.10% y -0.94% para el tratamiento cosecha y testigo respectivamente.

A nivel de los grupos de crecimiento (CUADRO 8), en el tratamiento testigo los errores son aceptables a excepción de la subestimación de las especies de crecimiento lento (E% = 24.50). En el tratamiento cosecha existe una sobreestimación de las especies de crecimiento moderado (E% = 50.33) y de crecimiento rápido (E% = 56.26), si bien en el primer grupo se encuentra *Cecropia insignis* y en el segundo el grupo solo está representado por una especie con solo cuatro individuos. Las palmas presentan un error aceptable.

CUADRO 8. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancia (ha-1) de las 20 especies más abundantes por grupo de crecimiento para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción

	Grupo de crecimiento	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Testigo	Muy lento	10.80	9.99	0.81	6.28	2.78	3.14	18.16
	Lento	5.42	4.30	1.12	24.50	1.69	1.89	25.07
	Moderado	49.67	48.19	1.48	18.45	3.15	3.79	12.21
	Palmas	21.22	17.22	4.01	16.10	3.71	4.46	10.78
Cosecha	Muy lento	8.33	9.92	-1.59	-26.60	2.99	3.31	27.00
	Lento	4.00	4.16	-0.16	-4.00	0.91	1.17	27.04
	Moderado	34.47	27.36	7.11	50.33	6.36	8.50	20.24
	Rápido	4.67	2.04	2.63	56.26	2.63	2.75	35.57
	Palmas	20.00	17.69	2.31	15.59	2.47	3.20	10.12

Respecto al error por grupo de altura se encontró que el error en el tratamiento testigo es de bajo a moderado salvo en el grupo de sotobosque que presenta una fuerte subestimación (E% =

43.48). En el tratamiento cosecha se presenta un error aceptable de sobreestimación (E% = -12. 32). Las abundancias de las especies de subdosel presentan un error alto solo en el tratamiento cosecha (E% = 24.79) mientras que es aceptable y moderado en el tratamiento testigo (E% = 8.48). Todos los demás grupos presentan errores aceptables de bajos a moderados (CUADRO 9).

CUADRO 9. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de abundancia (ha-1) de las 20 especies más abundantes por grupo de altura para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

	Grupo de altura	Observada	Simulada	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Testigo	Dosel	31.93	32.02	-0.09	1.61	1.99	2.49	14.48
	Subdosel	19.92	17.14	2.78	8.48	2.93	3.59	10.02
	Intermedio	7.88	7.58	0.29	11.50	2.32	2.56	21.55
	Sotobosque	13.33	7.97	5.36	43.48	4.96	5.50	21.97
Cosecha	Dosel	45.44	47.36	-1.92	-15.99	4.61	5.46	24.04
	Subdosel	15.73	13.70	2.03	24.79	2.07	2.74	16.61
	Intermedio	9.17	6.63	2.54	3.33	4.41	5.39	26.87
	Sotobosque	8.83	9.22	-0.39	-12.32	2.19	2.58	20.15

Índices de diversidad

El error encontrado en las simulaciones es bajo para los dos índices de biodiversidad, sin embargo, las simulaciones del índice de Shannon presentan una ligera tendencia a la sobreestimación (Fig. 13 y CUADRO 10).

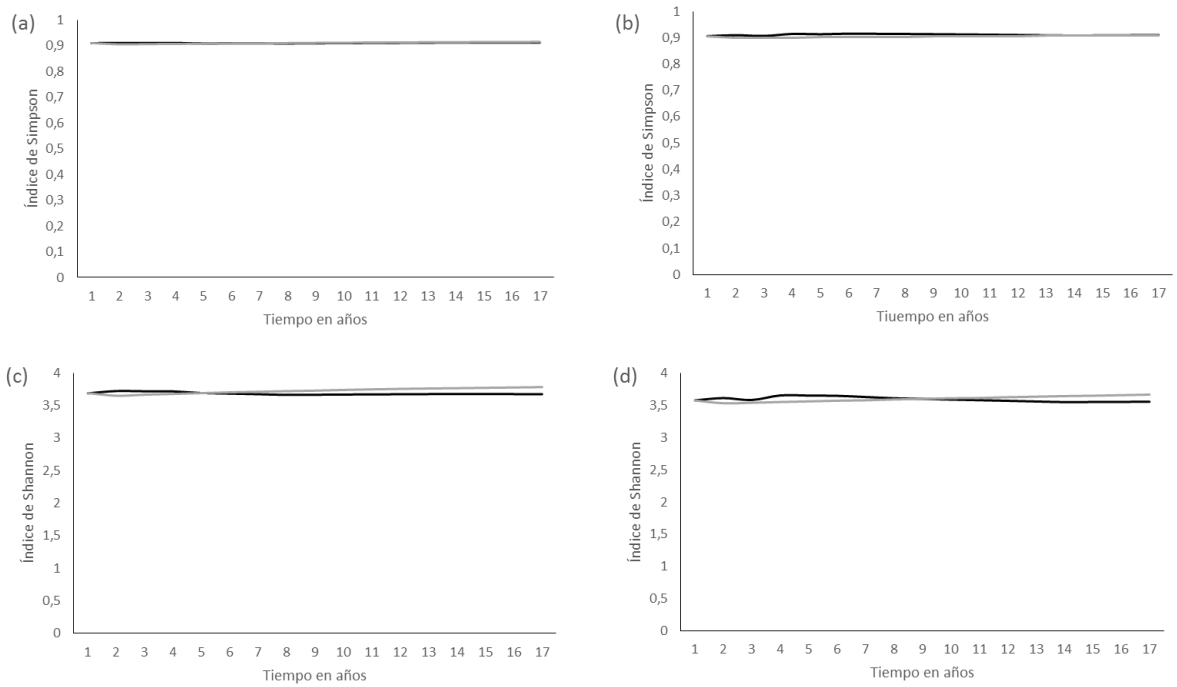


Fig. 13. (a) Índice de diversidad de Simpson en el tiempo para el tratamiento testigo. (b) Índice de diversidad de Simpson en el tiempo para el tratamiento cosecha. (c) Índice de diversidad de Shannon en el tiempo para el tratamiento testigo. (d) Índice de diversidad de Shannon en el tiempo para el tratamiento cosecha.

CUADRO 10. Estimadores de precisión y exactitud de las simulaciones de los índices de diversidad de Shannon y de Simpson, para un periodo de 17 años. EMP = Error medio de predicción, E% = Porcentaje de error, EMA = Error medio absoluto, REMC = Raíz del error medio cuadrático, ER% = Error relativo de predicción.

Variable	Tratamiento	Observado	Simulado	EMP	E%	EMA	REMC	ER%
Índice de Shannon	Cosecha	3.60	3.60	-0.01	-0.21	0.06	0.07	7.44
	Testigo	3.68	3.72	-0.04	-1.16	0.06	0.07	7.19
Índice de Simpson	Cosecha	0.91	0.90	0.01	0.74	0.01	0.01	9.97
	Testigo	0.91	0.91	0.00	-0.04	0.00	0.00	5.48

Crecimiento diamétrico

Se usó la herramienta del modelo para calcular la eficiencia de modelado del crecimiento diamétrico contra el observado, para el tratamiento testigo y cosecha, obteniendo valores de EM de 0.21 y 0.25 respectivamente, lo que se considera aceptable (Fig. 14).

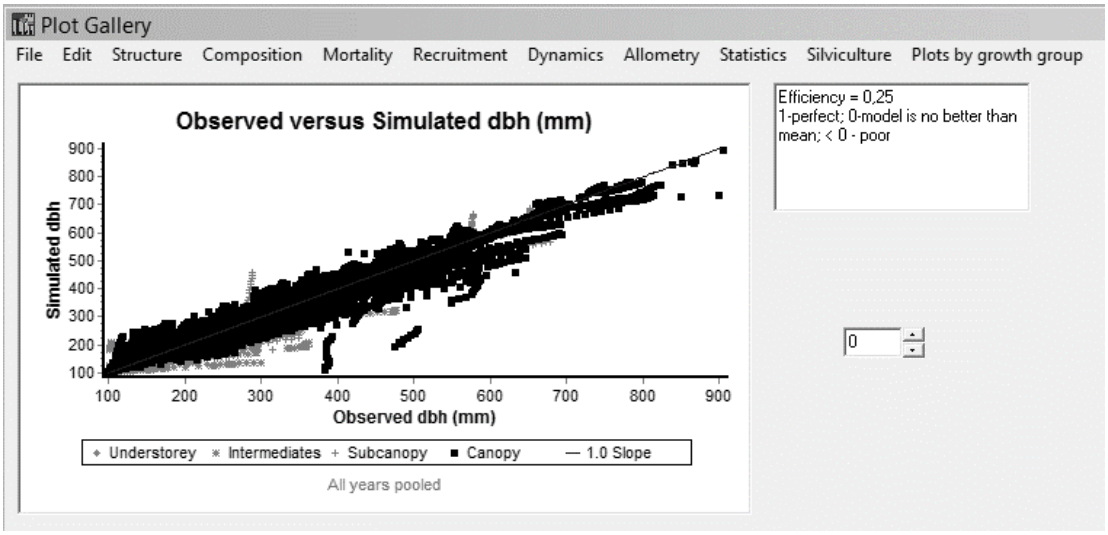


Fig. 14. Análisis de eficiencia del crecimiento en diámetro del fuste, en el tratamiento cosecha. Salida gráfica del modelo.

Análisis de sensibilidad

A continuación, se presenta los resultados por parámetro del análisis de sensibilidad, el análisis se hizo teniendo en cuenta que los parámetros pueden tener efectos en diferentes salidas del modelo.

Probabilidad de que una especie no presente en el comienzo de la simulación se establezca (Pnb). Este parámetro resulto ser poco sensible pero con mayor sensibilidad a su disminución que a su aumento (CUADRO 11). El valor parametrizado es muy cercano al encontrado en los datos observados, es decir, la probabilidad de que un recluta pertenezca a una especie nueva que no estaba en el rodal es de 0.11% en los datos observados y en el modelo ha sido parametrizada como 0.10%. El análisis de sensibilidad sugiere que el parámetro tiene poco efecto en la tendencia que presentó el modelo en la sobreestimación de riqueza y rareza.

CUADRO 11. Análisis de sensibilidad del parámetro Pnb, Probabilidad de que una especie no presente en el comienzo de la simulación se establezca. S = Índice de sensibilidad.

Cambio porcentual del parámetro (%)	Parámetro en:	Rareza	S	Riqueza	S
0	0.1	74.31		187.13	
-20	0.08	71.1	-0.22	176	-0.30
20	0.12	76.19	0.13	184.32	-0.08

Parámetros de reclutamiento (a, b). Los parámetros a y b resultaron ser de sensibilidad alta sobre el submodelo de reclutamiento como se observa en el CUADRO 12, particularmente el parámetro a, existiendo una tendencia de mayor sensibilidad hacia su disminución que a su aumento. Este parámetro también presento una sensibilidad baja sobre el submodelo de mortalidad y la simulación del número de individuos.

Parámetro de mortalidad independiente de la densidad (Dim) o porcentaje de individuos que pueden sobrevivir a la edad adulta. Como era de esperarse este parámetro posee su mayor sensibilidad sobre el submodelo de mortalidad siendo más sensible a su disminución que a su aumento. Por otro lado, el reclutamiento es levemente sensible a su aumento (CUADRO 12).

Longevidad de las especies por grupo (Long). El parámetro de longevidad resultó en general muy poco sensible; sin embargo, su aumento presenta una sensibilidad moderada sobre la mortalidad. No obstante, no se encontró efecto en su disminución sobre la mortalidad (CUADRO 12) lo que parece atípico.

CUADRO 12. Análisis de sensibilidad de los parámetros *a* y *b* de reclutamiento, Dim, parámetro de mortalidad independiente de la densidad, DAPmax, DAP máximo alcanzado por grupo , Velc, velocidad de crecimiento potencial y Long, longevidad de las especies por grupo. S = Índice de sensibilidad.

Parámetro	Cambio porcentual del parámetro (%)	Área basal $m^2\ ha^{-1}$	*S*	Número de árboles ha^{-1}	*S*	Morta-lidad %	*S*	Recluta-miento %	*S*
Sin modificar	0	27.52		462.61		1.99		1.89	
a de reclutamiento	+20	28.23	0.13	507.73	0.49	1.95	-0.10	2.77	2.33
	-20	27.04	-0.09	427.17	-0.38	1.99	0.00	1.04	-2.25
b de reclutamiento	+20	27.94	0.08	481.43	0.20	1.98	-0.04	2.30	1.07
	-20	27.28	-0.04	447.02	-0.17	2.00	0.01	1.53	-0.96
Dim	+25	26.38	-0.17	449.68	-0.11	2.44	1.12	2.06	0.46
	-25	28.73	0.18	478.74	0.14	1.52	-1.18	1.75	-0.37
DAPmax	+20	29.28	0.32	462.23	0.00	1.93	-0.15	1.75	-0.37
	-20	24.34	-0.58	465.72	0.03	2.10	0.28	2.20	0.82
Velc	+20	28.49	0.18	460.92	-0.02	2.00	0.03	1.83	-0.15
	-20	26.47	-0.19	465.24	0.03	1.98	-0.03	1.96	0.19
Long	+20	28.05	0.10	472.15	0.10	1.68	-0.77	1.80	-0.24
	-20	26.47	-0.19	465.24	0.03	1.98	-0.03	1.96	0.19

DAP máximo alcanzado por grupo (DAPmax). El parámetro DAPmax resulto ser un parámetro poco a moderadamente sensible, con su mayor sensibilidad en su disminución sobre

las salidas de área basal, mortalidad y reclutamiento (CUADRO 12). El parámetro muestra una asimétrica en los índices de sensibilidad atípica dado que su efecto es mucho más marcado en su disminución que su incremento.

Velocidad de crecimiento potencial (Velc). La subestimación de parámetro Velc presenta una sensibilidad baja en todas las salidas como se observa en el (CUADRO 12).

Parámetro de mortalidad dependiente de la densidad (Ddm), o umbral mínimo de crecimiento. Este parámetro consiste en el umbral mínimo de crecimiento por debajo del cual un individuo tiene más probabilidades de morir. El parámetro posee un valor general para todos los grupos, pero se modifica de manera diferencial para los grupos de altura, ya que por ejemplo los grupos de sotobosques pueden mantener tasas de crecimiento muy bajas durante varios años. Este parámetro no puede ser modificado por el usuario por lo cual no se realizó el AS. Sin embargo, durante el desarrollo de esta investigación fue modificado para dos versiones del modelo. Se encontró que estaba claramente relacionado con la mortalidad atípica del año uno. En la primera modificación se encontró que al disminuir sus valores (según criterio técnico del autor del modelo), la mortalidad desproporcionada del año uno se reducía. No obstante, esto ocasionaba un problema grave de subestimación del número de individuos ha-1 en el largo plazo. Este problema se corrigió en la versión actual de Gavilán con la actual parametrización (CUADRO 12). Sin embargo, el parámetro evidencia una alta sensibilidad.

CUADRO 13. Parámetro de mortalidad dependiente de la densidad (Ddm) en las diferentes versiones del modelo. Los valores bajos representan grupos que pueden mantener bajas tasas de crecimiento durante varios años y son menos afectados por el Ddm, los valores altos representan grupos en los que bajas tasas de crecimiento aumentan las posibilidades de morir y están más afectados por el Ddm.

Grupo de altura	Parametrización inicial	Primera versión	Versión actual
Sotobosque	7	5	5
Intermedio	10	7	7
Subdosel	15	9	11
Dosel	20	10	14
Intermedio	15	7	10

4. DISCUSION

Área basal y número de individuos

Las simulaciones de área basal con un E% moderado cercano al 10% revelan un buen desempeño. En la ley forestal 7575 de Costa Rica (1996) el error de muestreo máximo permisible respecto al área basal es del 20% y en la validación del modelo para bosques tropicales de Malasia FORMIND, Köhler *et al.* (2001) reportaron valores de ±20% de área basal. El comportamiento de las simulaciones de área basal en el largo plazo se mantiene dentro de lo reportado por la literatura. El desempeño del modelo en la simulación del número de individuos también es positivo, con un error muy bajo y alta precisión. Sin embargo, la información reportada por la literatura sugiere una posible tendencia a la subestimación en el largo plazo. Los errores asociados a los grupos comerciales aceptables y deseables son de moderados a muy altos, pero debe considerarse que estos grupos están representados por especies con muy pocos individuos, lo cual ocasiona que la muerte de uno o algunos individuos, incremente el error considerablemente como consecuencia de un tamaño poblacional pequeño. Las predicciones del área basal y número de individuos para *P. macroloba* presentan un error bajo, lo que resulta particularmente importante tratándose de la especie maderable más abundante en el bosque.

Mortalidad y reclutamiento

A nivel del análisis del comportamiento del submodelo de mortalidad, se encontró que el modelo sobreestima la mortalidad de los árboles de las clases diamétricas superiores (DAP ≥70 cm) en el año uno de simulación. Esto ocasiona que los errores sean entre moderados a altos en el periodo de simulación, sin embargo, el E% disminuye de -20.52% a -12.91% si no se tiene en cuenta el año uno, por lo que se puede esperar que el error en mortalidad tienda a disminuir conforme el tiempo de simulación se hace más extenso. De hecho al comparar la media del porcentaje de mortalidad en el largo plazo es muy cercana a la reportada por Swaine *et al.* (1987). No obstante, el hecho de que el modelo determine la muerte de un importante porcentaje de los árboles de las últimas cuatro clases diamétricas en el año uno de simulación, es sin duda un comportamiento atípico que requiere atención y se retomará en la sección del análisis de sensibilidad de los parámetros de mortalidad. Sin embargo, los valores del porcentaje de error resultan aceptables, siendo esta una de las variables más difíciles de modelar en un bosque tropical (Amaro *et al.* 2003). A nivel del reclutamiento el desempeño es aceptable con un error bajo. Se observó una subestimación alta en los primeros años de simulación en el tratamiento cosecha, pero probablemente está relacionada con la muerte postcosecha y un consecuente incremento del reclutamiento observado. Los errores en la simulación de reclutamiento para los dos tratamientos son bajos, pero con baja precisión como ocurre con la mortalidad; no obstante, esto es esperable puesto que tanto el módulo de reclutamiento y el de la mortalidad son de carácter estocástico.

Riqueza y rareza

Se encontró una tendencia a la sobreestimación de riqueza y rareza en el periodo de validación, sin embargo, las simulaciones del modelo al largo plazo (200 años) muestran que esta tendencia se mantiene dentro de valores coherentes para los bosques de *P. macroloba*-palmas.

Solo en el tratamiento cosecha se encontraron errores altos en la sobreestimación de riqueza y particularmente de rareza. Los valores de reclutamiento en los primeros años de este tratamiento resultaron también ser elevados como consecuencia de un área basal menor. No obstante, debe resaltarse el hecho de que el tratamiento cosecha tiene 16% menos especies que el testigo, y que el comportamiento a largo plazo se ajusta a la información reportada para otros bosques. De forma que la riqueza y la rareza parecen recuperarse más rápido de lo observado después de una perturbación.

Otro aspecto relevante, es que tanto la rareza como la riqueza, están muy relacionadas con la asignación de especies no presentes en el rodal, y con el número de especies que están en el archivo de entrada "lista de especies". Este archivo que posee las especies presentes en el bosque inicial, más otras especies que podrían ser reclutadas sin estar actualmente en el rodal puede tener un importante papel en la sobreestimación de riqueza. Así, si esta lista, es demasiado grande la rareza podría sobreestimarse, pues se incrementa la probabilidad de que una especie que no esté presente en el rodal inicial sea diferente en cada asignación, de la misma forma, que si la lista es muy pequeña la rareza podrá subestimarse. De acuerdo con esto el tamaño de la lista actual (296 Spp) pueda tener cierta influencia en la tendencia a sobrestimar la riqueza.

El patrón de concentración de la rareza en las clases diamétricas superiores e inferiores, implica que la mortalidad del año uno tiene mayor impacto en la pérdida de especies raras, ya que se concentra en las clases diamétricas ≥70 cm. Sin embargo, este efecto, parece verse compensado, pues la mortalidad del año uno, implica también, un incremento del número de parches y este efecto incrementa notoriamente el reclutamiento y el arribo de especies nuevas en el rodal. Además de estos considerandos, la riqueza y la rareza pueden aumentar por el arribo de especies nuevas al rodal, pero también, por que no están desapareciendo localmente a la misma velocidad. Los parámetros de mortalidad ocupan así, un papel fundamental en relación con estas dos variables. La mortalidad denso-independiente es igual para todos los individuos, no así la denso-dependiente, que tiene en cuenta el umbral de crecimiento por debajo del cual las especies tienen más probabilidad de morir. Por tanto, puede que una subestimación de las causas de mortalidad denso-independientes junto a una sobreestimación de las causas denso-dependientes, podría tener un importante efecto en que las especies no desaparezcan a la misma velocidad con la que arriban al rodal.

Composición florística

La composición florística presentó los errores más elevados entre todas las salidas analizadas. No obstante, es claro que simular los cambios florísticos en bosques tropicales tan dinámicos como los de *P.macroloba*-palmas, es una meta ambiciosa. Asimismo, muchas especies con altos errores de E%, y notablemente abundantes en los bosques de Corinto, no se encontraban en los bosques utilizados para la parametrización del modelo; este es el caso de *Faramea occidentalis* y *Mollinedia pinchotiana*. Algunas especies no se encontraban en el rodal inicial del modelo como *Protium ravenii* y *Cecropia insignis*, de forma que su arribo está asociado a factores estocásticos de la dinámica del bosque, como el establecimiento de una nueva especie pionera con varios individuos que el modelo no puedo emular (*Cecropia insignis*). Los errores fueron más altos en el tratamiento cosecha, lo que puede estar relacionado con la mortalidad post-cosecha. Es claro que el agrupamiento de las especies no está construido para realizar predicciones finas a nivel de la dinámica florística, por lo tanto los resultados en la asignación de abundancias se consideran aceptables. Los errores en la asignación de abundancia para las palmas son en general aceptables, con una tendencia a subestimar su abundancia. Estos resultados son también positivos teniendo en cuenta que las palmas son modeladas únicamente a través de los submodelos de mortalidad y reclutamiento, ya que no presentar crecimiento secundario. Finalmente destaca el bajo error presentado por la especie dominante del bosque *P. macroloba*.

Se destaca que el 92.86% de las 20 especies más abundantes en el tratamiento testigo y 80% del cosecha, pertenecen al 33% de los grupos del modelo con más especies por grupo (sin contar palmas y especies que no estaban en el rodal inicial). Lo anterior implica que a pesar de compartir parámetros con muchas otras especies se modelan de forma aceptable teniendo en cuenta el dinamismo florístico de estos bosques.

Se calculó el error tanto para los grupos de crecimiento como para los de altura. No obstante, no se encontró un patrón o tendencia del error, en la asignación de la abundancia de las 20 especies más comunes y se encontró que en general el error es aceptable.

El caso de *Cecropia insignis*, una especie pionera que no estaba presente en el rodal, pero que al cabo de los 17 años presentaba 25 individuos DAP ≥10 cm, permite pensar que una mejoría posible en la asignación de las especies nuevas en el rodal es aumentar la probabilidad del arribo de las especies pioneras.

Índices de diversidad

El error asociado a los índices de diversidad es en general muy bajo, si bien el índice de Shannon simulado presenta una ligera tendencia a la sobreestimación, probablemente con que este índice es más sensible a las especies raras que el índice de Simpson y como se mencionó, el modelo presenta una tendencia moderada a la sobreestimación de la rareza.

Crecimiento diamétrico

El promedio general de eficiencia del modelado hallado fue de 0.23 que se considera aceptable. Para dar un referente de lo que implican estos valores, Adame *et al.* (2008) usando un modelo estocástico de árbol individual para bosques mixtos de roble en España, encontraron un EM de 0.56, Bokalo *et al.* (2013) usando diferentes grupos de datos para la validación de un modelo de árbol individual dependiente de distancia, encontraron valores de EM de entre 0.39 y 0.77 para bosques mixtos en Canadá; mientras, y más específicamente para la moderación del crecimiento en bosques tropicales, Gourlet-Fleury *et al.* (1999) reportaron un EM de 0.42 usando un modelo espacialmente explícito en la Guyana Francesa.

Finalmente y particularmente en la evaluación del modelo "Gavilán" (Sitoe 2000), se encontró una EM de 0.39, de esta manera los valores encontrados son satisfactorios teniendo en cuenta que se trata de bosques húmedos tropicales donde las tasas de crecimiento varían en un amplio rango (Finegan *et al.* 1999), y además, el modelo no requiere de información específica sobre la ubicación de los árboles en las subparcelas. No obstante, el hecho de que sean más bajos que los encontrados durante la evaluación del modelo evidencia la importancia de parametrizar las tasas de crecimiento específicas para el bosque en estudio si se requiere aumentar la exactitud y precisión de las predicciones de crecimiento.

Análisis de sensibilidad

El parámetro Pnb resultó ser poco sensible, y se encontró que los datos observados confirmaron que su actual valor, no está afectando las sobreestimaciones de riqueza y de rareza. Los parámetros *a* y *b* de reclutamiento son altamente sensibles especialmente a la sobrestimación; la subestimación moderada en el largo plazo del reclutamiento puede estar relacionada con estos parámetros, si bien se considera que los valores parametrizados presentan un buen desempeño. El parámetro de mortalidad independiente de la densidad (Dim) es un parámetro moderadamente sensible, en especial a su subestimación. El parámetro Long, que posee una sensibilidad moderada a su sobreestimación, específicamente en relación con la mortalidad, requiere de un cuidado especial en su parametrización a nivel de los grupos de especies, dada su asimetría en el efecto del módulo de mortalidad. En relación con el parámetro DAPmax, se encontró que una subestimación de este parámetro puede tener moderadas consecuencias en los submodelos de mortalidad, área basal, y particularmente en el reclutamiento. Este parámetro puede tener relación con la mortalidad atípica de las clases diamétricas superiores y el hecho de que presente una asimetría marcada en los índices de sensibilidad hace suponer que su parametrización puede optimizarse. Una base de datos más extensa permitiría parametrizar con mayor exactitud el diámetro potencial que una especie puede alcanzar en este tipo de bosques. El parámetro Velc resultó ser en general un parámetro muy poco sensible contrario a lo esperado, aunque probablemente el periodo de validación es demasiado corto para evaluar su sensibilidad sobre el rodal.

Pese a no realizarse el AS del parámetro de mortalidad dependiente de la densidad (Ddm), se pudo evidenciar a través de las dos versiones del modelo anteriores a la actual, que es un parámetro de alta sensibilidad. Teniendo en cuenta que árboles con coronas mal formadas y crecimientos nulos o negativos, representan relativamente pequeñas proporciones de todos los árboles muertos, siendo la mortalidad denso-independiente la principal causa de mortalidad en estos bosques (Swaine *et al.* 1987; Manokaran & Swaine 1994; Finegan *et al.* 2001); este parámetro resulta poseer un desproporcionado efecto sobre la mortalidad y por ende sobre todas las demás salidas del modelo. Por tanto, se sugiere disminuir el efecto de este parámetro, pero aumentando el efecto del parámetro denso-independiente (Dim) de forma coherente con las causas de mortalidad de este tipo de bosques.

Adaptabilidad, criticismo y comportamiento de la interface

El modelo Gavilán fue construido en el lenguaje de programación Delphi que se creó con el propósito de agilizar la creación de *software* basándolo en una programación visual. Aunque la versión utilizada en su construcción es de finales de la década de 1990, este lenguaje posee la ventaja de haber continuado su desarrollo hasta las versiones modernas actuales como: Embarcadero® Delphi® XE2, sin embargo, el modelo requiere ser actualizado a estas versiones.

Desde el punto de vista de la adaptabilidad del modelo, una condición importante es que el código fuente estará a disposición libre de los usuarios. Adicionalmente, el programa cuenta actualmente con un manual en inglés, y tanto el documento de tesis doctoral (Sitoe 2000) como la tesis de maestría en la que se enmarca esta validación, serán documentos de utilidad para ahondar en el aprendizaje y conocimiento del modelo. Sin embargo, la nueva versión actualizada del *software* implica la adaptación, traducción y mejoramiento del manual de usuario. También es necesario habilitar la herramienta incluida en el *software* y crear un manual destinado a que el usuario conozca los pasos necesarios para realizar una eventual parametrización.

En relación con la interface actual, a continuación se lista una serie de problemas que se encontraron en la plataforma y que se sugiere mejorar:

(1) El modelo y el simulador de Montecarlo solo se puede usar una vez cuando se han abierto una serie de archivos de entrada, si se cierra el simulador y se corre de nuevo el modelo puede realizar simulaciones inconsistentes. (2) La herramienta para aplicar tratamientos silviculturales depende de que esté activada la opción de cosecha, por lo cual no se pueden simular tratamientos silviculturales de forma independiente a esta. (3) El modelo no cuenta con un manual sobre la metodología para optimizar la parametrización (4) La herramienta *Plot galery* que permite observar el comportamiento de muchas salidas de forma gráfica, podría vincularse al simulador de Montecarlo, ya que en un modelo estocástico es muy útil contar con la media de varias simulaciones; esto también aplica para las herramientas: *Diversity indices*, *Tables*, la ventana *Listing* del *Notebook* y la ventana *Querry.* (5) El estimador de longevidad y de curvas de crecimiento de la ventana *Tools*, una herramienta útil para parametrizar el archivo de entrada *Growth parameters*, no tiene una salida numérica y así el usuario tiene que hacer una

estimación visual a partir de la gráfica de la longevidad alcanzada por determinado grupo de especies, por tanto se recomienda vincularla a una salida numérica. (6) La herramienta general de ayuda y de las diferentes ventanas no está vinculadas a ningún documento de ayuda, se recomienda vincularla a información descriptiva y de ayuda particular para cada herramienta y que la ventana de ayuda cuente con un buscador. (7) La herramienta *equilibrium search machine* arroja un error relacionado con los parámetros incluidos en dicha ventana, se recomienda revisar el error asociado a esta herramienta, que es útil para estimar el tiempo que requiere el bosque para retornar a su estado de equilibrio, después de una intervención de cosecha o un tratamiento silvicultural. (8) El modelo posee una herramienta que se creó para la optimización de parámetros en la construcción del modelo y que en la plataforma actual no funciona, poner en funcionamiento esta herramienta puede ser sumamente útil para los usuarios que deseen incrementar la exactitud y precisión de las simulaciones a través de la parametrización del bosque estudiado. (9) Puede prescindirse de las opciones de los factores de efecto multiplicativo y de las funciones de modificadores de crecimiento, puesto que cambiar cualquiera de estas opciones genera problemas con el simulador de Montecarlo y en general las simulaciones producidas no son realistas, así las opciones por defecto que actualmente se cargan, son las idóneas. (10) La opción de guardar *save* no funciona correctamente, la tabla presenta errores y algunos identificadores de árboles se repiten en la simulación, por lo que se sugiere corregir el código relacionado. (11) Finalmente, y en relación con la publicación del modelo en línea, se sugiere hacer disponible el modelo en una biblioteca de vínculos dinámicos (DLL) que permita a los usuarios personalizar la interface, adaptarlo a sus necesidades y que permitiría hacerlo compatible con otros programas, e incluso incorporar submodelos relacionados con variables climáticas o ecológicas no presentes en la versión actual.

Finalmente, debe considerarse por qué el modelo presenta valores diferentes a los observados en el año cero. Dado que el modelo cuenta con el archivo de entrada de las condiciones del rodal, el año cero debería corresponder a los valores observados, no obstante, siempre existe una diferencia en los archivos de salida. Aparentemente, el modelo realiza una media rutina de simulación para incluir el umbral de crecimiento de la mortalidad y realizar la rutina de simulación del año uno completa. Si esto es así, es probable que este problema también esté relacionado con la mortalidad atípica del año uno y se recomienda revisar esta parte de su estructura.

5. CONCLUSIONES

El modelo presenta un porcentaje de error entre bajo y moderado para las salidas de área basal, número de individuos y reclutamiento. El modelo presenta una tendencia a sobrestimar la rareza y la riqueza en el periodo de validación; no obstante, los resultados sugieren que el modelo tiene una tendencia en la que estas variables se recuperar más rápido de lo observado después de una perturbación. La simulación de composición florística en el periodo de

validación es aceptable dado el dinamismo florístico de este tipo de bosques. Se evidencia, que si se requieren realizar simulaciones florística más ajustadas a la realidad de este tipo de bosques, deben parametrizarse los grupos de especies para el bosque particular que se esté estudiando. El error en la simulación de mortalidad es bajo en el largo plazo pero alto en el periodo de validación y está asociado a una mortalidad atípica en el año uno de simulación.

La mayoría de los parámetros más importantes del modelo presentan una baja sensibilidad. Se encontró que la mortalidad atípica del año uno de simulación, parece estar relacionada con una subvaloración del parámetro de mortalidad denso-independiente y una sobrestimación de los parámetros de mortalidad denso-dependiente que puede ser revisada y optimizada. El parámetro del diámetro potencial alcanzado por un grupo de especies puede tener relación con la mortalidad atípica de la simulación del año uno. Se considera que este parámetro debe ser optimizado usando una base de datos más extensa de este tipo de bosques.

Se sugiere que el modelo debe ser actualizado a un lenguaje de programación reciente, realizando ciertas mejoras sobre la plataforma. No obstante, la versión actual, puede ser utilizada por los usuarios teniendo en cuenta la magnitud y dirección de los errores reportados en el presente documento. La validación realizada permite concluir que el modelo presenta un buen desempeño tanto para para apoyar el MFS, como para la investigación a largo plazo en los bosques de *P. macroloba*-palmas.

6. AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente a Bryan Finegan por su continuo apoyo en el desarrollo de esta investigación, así como a Almeida Sitoe, creador del modelo Gavilán y quien también apoyo atentamente el desarrollo de esta validación, también agradezco a Fernando Casanoves por su asesoría en el componente estadístico de la investigación, a la Catedra de Ecología del CATIE y sus colaboradores por los años de trabajo en las PPM usadas, así como a la Organización Internacional de Maderas Tropicales OIMT y el Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica INBio, por el apoyo económico otorgado para la realización de esta investigación.

7. REFERENCIAS

Adame, P., Hynynen, J., Cañellas, I. & del Río, M. (2008). Individual-tree diameter growth model for rebollo oak (Quercus pyrenaica Willd.) coppices. *Forest Ecology and Management*, 255, 1011-1022.

Alder, D. (1994). The preliminary development of the CAFOGROM forest growth. In: *model.* Report of a consultancy carried out from 10th October to 9th December 1994 for CPATU, EMBRAPA, Belem, Brazil, as part of the ODA Silviculture Research Project.

Alder, D. (1995). Growth modelling for mixed tropical forests. Oxford Forestry Institute, Oxford.

Amaro, A., Reed, D. & Soares, P. (2003). Modelling forest systems. CABI.

Balci, O. (2010). Golden rules of verification, validation, testing, and certification of modeling and simulation applications. In: SCS M&S Magazine. Department of Computer Science, Virginia Polytechnic Institute and State University (Virginia Tech) Blacksburg, Virginia, U.S.A.. pp. 1-7.

Barrales, V.L., Peña R., I. & Fernández de la Reguera B., P. (2004). Validación de modelos: un enfoque aplicado. *Agricultura Técnica*, 64, 66-73.

Bohlman, S. & Pacala, S. (2012). A forest structure model that determines crown layers and partitions growth and mortality rates for landscape-scale applications of tropical forests. *Journal of Ecology*, 100, 508-518.

Bokalo, M., Stadt, K., Comeau, P. & Titus, S. (2013). The Validation of the Mixedwood Growth Model (MGM) for Use in Forest Management Decision Making. *Forests*, 4, 1-27.

Bossel, H. & Krieger, H. (1994). Simulation of multi-species tropical forest dynamics using a vertically and horizontally structured model. *Forest Ecology and Management*, 69, 123-144.

Botkin, D.B. (1993). *Forest dynamics: an ecological model*. Oxford University Press.

Clark, D.B. & Clark, D.A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest ecology and management*, 137, 185-198.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E. *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.

Chazdon, R.L., Finegan, B., Capers, R.S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V. *et al.* (2010). Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42, 31-40.

Dawkins, H.C. (1958). *The management of natural tropical high-forest with special reference to Uganda*. Imperial Forestry Institute, University of Oxford.

de Coligny, F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F. *et al.* (2004). Capsis: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture: Open architecture for a shared forest-modelling platform. In: *Proceedings of the IUFRO Working Party S*, pp. 01-04.

de Costa Rica, G. (2009). Estándares de Sostenibilidad para Manejo de Bosques Naturales: Código de Prácticas y Manual de Procedimientos. Resolución R-SINAC-021-2006. La Gaceta.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. (2011). InfoStat.

Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A., Bookbinder, M.P. *et al.* (1995). A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. World Bank Washington, DC.

Finegan, B. & Camacho, M. (1999). Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988–1996. *Forest ecology and management*, 121, 177-189.

Finegan, B., Camacho, M. & Zamora, N. (1999). Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management*, 121, 159-176.

Finegan, B., Delgado, D., Camacho, M. & Zamora, N. (2001). Timber production and plant biodiversity conservation in a Costa Rican rain forest: an experimental study and its lessons for adaptive sustainability assessment. *Criteria and indicators for sustainable forest management at the forest management unit level*, 38, 123-124.

Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M.S., Carreño-Rocabado, G. *et al.* (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191-201.

Freese, F. (1960). Testing accuracy. *Forest Science*, 6, 139-145.

Gourlet-Fleury, S., Bar-Hen, A. & Fauvet, N. (1999). The silvicultural experimental plots of Paracou in French Guiana: example of use and limits of the available data for developping individual growth models. *Long-Term Observations and Research in Forestry*, 4.

Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R. *et al.* (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science*, 62, 785-796.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. . *Palaeontologia Electronica*, 4, 9.

Hasenauer, H. (2006). *Sustainable forest management: growth models for Europe*. Springer.

Hogan, C.M. & WWF (2010). Isthmian-Atlantic moist forests. Encyclopedia of Earth, National Council for Science and the Environment, Washington DC ed. Mark McGinley. Consultado en el 2014.

Holdridge, L.R., Grenke, W.G., Haheway, W.H., Liang, T. & Tosi, J.A. (1975). *Forest environments in tropical life zones*, Pergamon Press, New York.

Huang, S., Yang, Y. & Wang, Y. (2003). A critical look at procedures for validating growth and yield models. *Modelling forest systems*, 271-293.

Hutchinson, I.D. (1993). *Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo*. CATIE.

Köhler, P., Ditzer, T., Ong, R.C. & Huth, A. (2001). Comparison of measured and modelled growth on permanent plots in Sabahs rain forests. *Forest Ecology and Management*, 144, 101-111.

Köhler, P. & Huth, A. (1998). An individual based rain forest model-concepts and simulation results. In: *A. Kastner-Maresch, W. Kurth, M. Sonntag and B. Breckling (editors). Individual-based structural and functional models in ecology. Bayreuther Institut für terrestrische Ökosystemforschung, Bayreuth. Bayreuther Forum Ökologie*, pp. 35-51.

La Gaceta, D. (1996). Ley Forestal Número 7575 del 5 de febrero de 1996 y sus reformas. *San José, CR: Imprenta Nacional*.

Laurans, M., Hérault, B., Vieilledent, G. & Vincent, G. (2014). Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 329, 79-88.

Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G. & Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1, 97-109.

Manokaran, N. & Swaine, N. (1994). *Population dynamics of trees in dipterocarp forests of Peninsular Malaysia*.

McLeish, M. (1999). Modelling alternative silvicultural practices within SYMFOR: setting the model and interpreting results.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C. *et al.* (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51, 933-938.

Ong, R. & Kleine, M. (1995). *Dipsim: a Dipterocarp forest growth simultation model for Sabah*. Forest Research Centre, Forestry Department, Sabah, Malasya.

Phillips, P., van der Hout, P., Arets, E., Zagt, R. & van Gardingen, P. (2002a). An ecological model for the management of natural forests derived from the Tropenbos permanent sample plots at Pibiri, Guyana.

Phillips, P., Azevedo, C.P., Thompson, I.S. & Silva, J.N.M. (2002b). An ecological model for the management of natural forests in the Tapajos region, Amazonian Brazil. p. 36 pp.

Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G. *et al.* (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908-1920.

Prabhu, R., Colfer, C., Venkateswarlu, P., Tan, L., Soekmadi, R. & Wollenberg, E. (1996). Testing criteria and indicators for sustainable management of forests: final report of phase I. *CIFOR Special Publication, Bogor, Indonesia*.

Pretzsch, H. (2010). *Forest dynamics, growth, and yield*. Springer.

Pretzsch, H., Biber, P., Von Gadow, K., Hasenauer, H., Kändler, G., Kenk, G. *et al.* (2002). Recommendations for standardized documentation and further development of forest growth simulators. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121, 138-151.

Prodan, M., Peters, R., Cox, F. & Real, P. (1997). *Mensura forestal.* Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA) / Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), San José, Costa Rica.

Ramírez-Angulo, H., Ablan, M., Torres-Lezama, A. & Acevedo, M.F. (2006). Simulación de la dinámica de un bosque tropical en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Interciencia*, 31, 101-109.

Rennolls, K., Tomé, M., McRoberts, R.E., Vanclay, J.K., LeMay, V., Guan, B.T. *et al.* (2007). Potential contributions of statistics and modelling to sustainable forest management: review and synthesis. In: *Sustainable forestry: from monitoring and modelling to knowledge management and policy science* (ed. K.M. Reynolds, AJT, M. Kohl, M.A. Shannon, D Ray, and K. Rennolls.). CABI pp. 314-341.

Robinson, A.P. & Monserud, R.A. (2003). Criteria for comparing the adaptability of forest growth models. *Forest Ecology and Management*, 172, 53-67.

Rykiel Jr, E.J. (1996). Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological modelling*, 90, 229-244.

Sargent, R.G. (1996). Some subjective validation methods using graphical displays of data. In: *Proceedings of the 28th conference on Winter simulation*. IEEE Computer Society, pp. 345-351.

Sargent, R.G. (2000). Verification, validation, and accreditation: verification, validation, and accreditation of simulation models. In: *Proceedings of the 32nd conference on Winter simulation*. Society for Computer Simulation International, pp. 50-59.

Sargent, R.G. (2003). Validation and verification of simulation models. In: *Simulation Conference, 2004. Proceedings of the 2003 Winter Simulation Conference.* IEEE Piscataway, New Jersey., pp. 37-48.

Sargent, R.G. (2013). Verification and validation of simulation models. *Journal of simulation*, 7, 12-24.

Seidl, R., Fernandes, P.M., Fonseca, T.F., Gillet, F., Jönsson, A.M., Merganičová, K. *et al.* (2011). Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling*, 222, 903-924.

Sesnie, S.E., Finegan, B., Gessler, P.E. & Ramos, Z. (2009). Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica*, 41, 16-26.

Shugart, H.H. (1984). *A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag.

Sitoe, A. (2000). A Patch model for managed tropical lowland rain forest in Costa Rica. Turrialba, Costa Rica., p. 161.

Swaine, M., Lieberman, D. & Putz, F. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of tropical ecology*, 3, 359-366.

Vanclay, J.K. (1989). A growth model for north Queensland rainforests. *Forest Ecology and Management*, 27, 245-271.

Vanclay, J.K. (1994). Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. *School of Environmental Science and Management Papers*, 537.

Vanclay, J.K. (1999). Management Advice from Tree Measurements. In: *Permanent Sample Plots and Growth Models for Natural Forest Management in PNG*, pp. 93-102.

Vanclay, J.K. & Skovsgaard, J.P. (1997). Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling*, 98, 1-12.

Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw Jr, J.A. & Vanclay, J.K. (2011). *Forest growth and yield modeling*. John Wiley & Sons.

Whitmore, T.C. (1984). *Tropical rain forests of the Far East*. Second Edition. Oxford University Press.

CAPITULO III

ANEXOS

CUADRO 14. Listado de especies usadas por el modelo con su clasificación en grupo de altura, grupo comercial, grupo de crecimiento, habito y familia.

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
MENISPERMACEAE	*Abuta panamensis*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Liana
EUPHORBIACEAE	*Alchornea latifolia*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Alchorneopsis floribunda*	Subdosel	No comercial	Moderado	Árbol
SAPINDACEAE	*Allophylus psilospermus*	Subdosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Amaioua pedicellata*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
ULMACEAE	*Ampelocera macrocarpa*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
ANNONACEAE	*Anaxagorea crassipetala*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Anaxagorea phaeocarpa*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Anaxagorea* sp.	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Andira inermis*	Subdosel	Deseable	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Annona montana*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
MENISPERMACEAE	*Anomospermum reticulatum*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Liana
TILIACEAE	*Apeiba membranacea*	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
MYRSINACEAE	*Ardisia fimbrillifera*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRSINACEAE	*Ardisia standleyana*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
BIGNONIACEAE	*Arrabidaea florida*	Intermedio	No comercial	Lento	Liana
APOCYNACEAE	*Aspidosperma myristicifolium*	Dosel	Deseable	Muy lento	Árbol
APOCYNACEAE	*Aspidosperma spruceanum*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
ARECACEAE	*Astrocaryum alatum*	Sotobosque	No comercial	NA	Palma
ARECACEAE	*Astrocaryum confertum*	Intermedio	No comercial	NA	Palma
FABACEAE/CAES.	*Bauhinia guianensis*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Liana
SAPINDACEAE	*Billia columbiana*	Dosel	Deseable	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Brosimum alicastrum*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Brosimum guianense*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Brosimum lactescens*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
ICACINACEAE	*Calatola costaricensis*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
CLUSIACEAE	*Calophyllum brasiliense*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
MELIACEAE	*Carapa guianensis*	Dosel	Deseable	Muy lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Casearia arborea*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Casearia arguta*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Casearia commersoniana*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Casearia* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
FLACOURTIACEAE	*Casearia sylvestris*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RHIZOPHORACEAE	*Cassipourea elliptica*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
CECROPIACEAE	*Cecropia insignis*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
CECROPIACEAE	*Cecropia obtusifolia*	Intermedio	No comercial	Rapido	Árbol
BOMBACACEAE	*Ceiba pentandra*	Dosel	Aceptable	Rapido	Árbol
ULMACEAE	*Celtis schippii*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
SOLANACEAE	*Cestrum* aff. *microcalyx*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
SOLANACEAE	*Cestrum nocturnum*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Chimarrhis latifolia*	Subdosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Chimarrhis parviflora*	Subdosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Chrysophyllum colombianum*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Chrysophyllum* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Chrysophyllum venezuelanense*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Clarisia biflora*	Subdosel	Deseable	Lento	Árbol
POLYGONACEAE	*Coccoloba tuerckheimii*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
RHAMNACEAE	*Colubrina spinosa*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Conceveiba pleiostemona*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Conostegia micrantha*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
BORAGINACEAE	*Cordia croatii*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
BORAGINACEAE	*Cordia cymosa*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
BORAGINACEAE	*Cordia dwyeri*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BORAGINACEAE	*Cordia lucidula*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
BORAGINACEAE	*Cordia* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
CHRYSOBALANACEAE	*Couepia polyandra*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
RUBIACEAE	*Coussarea hondensis*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Coussarea impetiolaris*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Coussarea nigrescens*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Coussarea psychotrioides*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Coussarea talamancana*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Croton billbergianus*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Croton schiedeanus*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Croton* sp.	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
SAPINDACEAE	*Cupania pseudostipularis*	Intermedio	No comercial	Moderado	Liana
CYATHEACEAE	*Cyathea* sp.	Sotobosque	No comercial	NA	Helecho
ICACINACEAE	*Dendrobangia boliviana*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
ARALIACEAE	*Dendropanax arboreus*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
DESCONOCIDO	Desconocido	Desc.	No comercial	Lento	Árbol
DICHAPETALACEAE	*Dichapetalum donnell-smithii*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BIGNONIACEAE	*Distictella magnoliifolia*	Subdosel	No comercial	Lento	Liana
DILLENIACEAE	*Doliocarpus multiflorus*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Liana

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
LEGUMINOSAE	*Dussia macroprophyllata*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
LEGUMINOSAE	*Dussia* sp. 1	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
CLUSIACEAE	*Dystovomita paniculata*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Entada gigas*	Subdosel	No comercial	Lento	Liana
ERYTHROXYLACEAE	*Erythroxylum fimbriatum*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRTACEAE	*Eugenia acapulcensis*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
MYRTACEAE	*Eugenia aff. valerii*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRTACEAE	*Eugenia glandulosopunctata*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
MYRTACEAE	*Eugenia mexicana*	Sotobosque	No comercial	Lento	Árbol
MYRTACEAE	*Eugenia sarapiquensis*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRTACEAE	*Eugenia siggersii*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
ARECACEAE	*Euterpe precatoria*	Intermedio	No comercial	NA	Palma
RUBIACEAE	*Faramea occidentalis*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Faramea parvibractea*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Ficus maxima*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
CLUSIACEAE	*Garcinia intermedia*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
CLUSIACEAE	*Garcinia madruno*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
CLUSIACEAE	*Garcinia* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
VIOLACEAE	*Gloeospermum diversipetalum*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
TILIACEAE	*Goethalsia meiantha*	Dosel	Aceptable	Moderado	Árbol
LECYTHIDACEAE	*Grias cauliflora*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea bullata*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea gentryi*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
MELIACEAE	*Guarea glabra*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea guidonia*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea kunthiana*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea macrophylla*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea pyriformis*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea rhopalocarpa*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Guarea* sp.	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Guatteria aeruginosa*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
ANNONACEAE	*Guatteria diospyroides*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Guatteria recurvisepala*	Intermedio	No comercial	Rapido	Árbol
MALVACEAE	*Hampea appendiculata*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Hasseltia floribunda*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Hasseltia* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
CHLORANTHACEAE	*Hedyosmum bonplandianum*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
CHLORANTHACEAE	*Hedyosmum scaberrimum*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
OLACACEAE	*Heisteria concinna*	Sotobosque	No comercial	Lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Henriettea tuberculosa*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
HERNANDIACEAE	*Hernandia didymantha*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
HERNANDIACEAE	*Hernandia stenura*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Hippotis albiflora*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
CHRYSOBALANACEAE	*Hirtella media*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
CHRYSOBALANACEAE	*Hirtella* sp.	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
CHRYSOBALANACEAE	*Hirtella triandra*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Hyeronima alchorneoides*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Hyeronima oblonga*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Hymenolobium mesoamericanum*	Dosel	Protegida	Lento	Árbol
AQUIFOLIACEAE	*Ilex skutchii*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga alba*	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga allenii*	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga chocoensis*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga densiflora*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga jinicuil*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga leiocalycina*	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga mortoniana*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga pezizifera*	Subdosel	No comercial	Rapido	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga samanensis*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga sapindoides*	Intermedio	Aceptable	Moderado	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga sertulifera*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga* sp.	Intermedio	Aceptable	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga spectabilis*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga thibaudiana*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Inga umbellifera*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
ARECACEAE	*Iriartea deltoidea*	Subdosel	No comercial	NA	Palma
BIGNONIACEAE	*Jacaranda copaia*	Intermedio	Aceptable	Moderado	Árbol
CARICACEAE	*Jacaratia dolichaula*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
CARICACEAE	*Jacaratia spinosa*	Subdosel	No comercial	Rapido	Árbol
MALPIGHIACEAE	*Jubelina wilburii*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Liana
FLACOURTIACEAE	*Lacistema aggregatum*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
APOCYNACEAE	*Lacmellea panamensis*	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
QUIINACEAE	*Lacunaria panamensis*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Laetia procera*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Lecointea amazonica*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
LECYTHIDACEAE	*Lecythis ampla*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
NULL	*Liana NULL*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Liana
LAURACEAE	*Licaria* aff. *cufodontisii*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Licaria* aff. *triandra*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Licaria misantlae*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Licaria* sp.	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
LAURACEAE	*Licaria triandra*	Intermedio	Deseable	Lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Lozania pittieri*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Lunania mexicana*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Machaerium floribundum*	Subdosel	No comercial	Lento	Liana
CHRYSOBALANACEAE	*Maranthes panamensis*	Dosel	No comercial	Lento	Árbol
MARCGRAVIACEAE	*Marcgravia mexicana*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Liana
CLUSIACEAE	*Marila laxiflora*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPINDACEAE	*Matayba oppositifolia*	Dosel	No comercial	Moderado	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Mayna odorata*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
SABIACEAE	*Meliosma brenesii*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
SABIACEAE	*Meliosma donnellsmithii*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SABIACEAE	*Meliosma* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SABIACEAE	*Meliosma vernicosa*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Miconia affinis*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Miconia dorsiloba/micrantha*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Miconia punctata*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Miconia simplex*	Sotobosque	No comercial	Moderado	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Miconia* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Micropholis crotonoides*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
OLACACEAE	*Minquartia guianensis*	Dosel	Deseable	Muy lento	Árbol
MONIMIACEAE	*Mollinedia costaricensis*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
MONIMIACEAE	*Mollinedia pinchotiana*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
MONIMIACEAE	*Mollinedia* sp.	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
TILIACEAE	*Mortoniodendron costaricense*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRTACEAE	*Myrcia leptoclada*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRTACEAE	*Myrcia* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MYRTACEAE	*Myrcia splendens*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Naucleopsis naga*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Nectandra cissiflora*	Subdosel	Aceptable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Nectandra membranacea*	Subdosel	Aceptable	Moderado	Árbol
LAURACEAE	*Nectandra salicina*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Nectandra* sp. 1	Subdosel	Aceptable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Nectandra umbrosa*	Intermedio	Aceptable	Lento	Árbol
BOMBACACEAE	*Ochroma pyramidale*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea* aff. *macropoda*	Subdosel	Deseable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea cernua*	Intermedio	Deseable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea floribunda*	Subdosel	Aceptable	Rapido	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea hartshorniana*	Intermedio	Deseable	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea laetevirens*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea leucoxylon*	Subdosel	Deseable	Muy lento	Árbol

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
LAURACEAE	*Ocotea macropoda*	Subdosel	Deseable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea mollifolia*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea* sp. 1	Intermedio	Aceptable	Lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea tenera*	Subdosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Ocotea valerioides*	Subdosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Ormosia amazonica*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
MELASTOMATACEAE	*Ossaea brenesii*	Sotobosque	No comercial	Lento	Árbol
MYRISTICACEAE	*Otoba novogranatensis*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
OCHNACEAE	*Ouratea curvata*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
OCHNACEAE	*Ouratea valerii*	Sotobosque	No comercial	Rapido	Árbol
BOMBACACEAE	*Pachira aquatica*	Subdosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
BIGNONIACEAE	*Paragonia pyramidata*	Subdosel	No comercial	Lento	Liana
MYRSINACEAE	*Parathesis trichogyne*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPINDACEAE	*Paullinia fibrigera*	Intermedio	No comercial	Lento	Liana
FABACEAE/MIM.	*Pentaclethra macroloba*	Dosel	P. macroloba	Moderado	Árbol
LAURACEAE	*Persea americana*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
APOCYNACEAE	*Peschiera arborea*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
PIPERACEAE	*Piper* sp.	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Pleuranthodendron lindenii*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
CECROPIACEAE	*Pourouma bicolor*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
CECROPIACEAE	*Pourouma minor*	Subdosel	No comercial	Moderado	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria bulliformis*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria calistophylla*	Subdosel	No comercial	Moderado	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria campechiana*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria durlandii*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria filipes*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria glomerata*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria reticulata*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria* sp.	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria subrotata*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria torta*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
SAPOTACEAE	*Pouteria viridis*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium costaricense*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium glabrum*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium panamense*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium pittieri*	Subdosel	No comercial	Lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium ravenii*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium schippii*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BURSERACEAE	*Protium* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Pseudolmedia spuria*	Subdosel	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Psychotria berteriana*	Sotobosque	No comercial	Lento	Árbol

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
RUBIACEAE	*Psychotria brachiata*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Psychotria chiapensis*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Psychotria eurycarpa*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Psychotria luxurians*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Psychotria panamensis*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Psychotria* sp.	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Pterocarpus rohrii*	Subdosel	Aceptable	Lento	Árbol
BOMBACACEAE	*Quararibea bracteolosa*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BOMBACACEAE	*Quararibea obliquifolia*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BOMBACACEAE	*Quararibea ochrocalyx*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
BOMBACACEAE	*Quararibea parvifolia*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
LAURACEAE	*Rhodostemonodaphne kunthiana*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
VIOLACEAE	*Rinorea squamata*	Sotobosque	No comercial	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Rollinia pittieri*	Subdosel	Aceptable	Moderado	Árbol
FLACOURTIACEAE	*Ryania speciosa*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
HUMIRIACEAE	*Sacoglottis trichogyna*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Sapium aucuparium*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Sapium glandulosum*	Intermedio	No comercial	Moderado	Árbol
SIMAROUBACEAE	*Simarouba amara*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
RUBIACEAE	*Simira maxonii*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
ELAEOCARPACEAE	*Sloanea geniculata*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
ELAEOCARPACEAE	*Sloanea latifolia*	Dosel	No comercial	Moderado	Árbol
ELAEOCARPACEAE	*Sloanea medusula*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
ELAEOCARPACEAE	*Sloanea meianthera*	Dosel	No comercial	Muy lento	Árbol
ARECACEAE	*Socratea exorrhiza*	Subdosel	No comercial	NA	Palma
MORACEAE	*Sorocea cufodontisii*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
MORACEAE	*Sorocea pubivena*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
APOCYNACEAE	*Stemmadenia donnell-smithii*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
STERCULIACEAE	*Sterculia apetala*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
STERCULIACEAE	*Sterculia recordiana*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Stryphnodendron microstachyum*	Dosel	Aceptable	Muy rapido	Árbol
STYRACACEAE	*Styrax argenteus*	Intermedio	Aceptable	Lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Swartzia ochnacea*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
ANACARDIACEAE	*Tapirira guianensis*	Dosel	Aceptable	Moderado	Árbol
DICHAPETALACEAE	*Tapura guianensis*	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
BURSERACEAE	*Tetragastris panamensis*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
EUPHORBIACEAE	*Tetrorchidium euryphyllum*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
MALVACEAE	*Theobroma angustifolium*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MALVACEAE	*Theobroma bicolor*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol

Familia	Especie	Grupo Altura	Grupo Comercial	Crecimiento	Habito
MALVACEAE	*Theobroma simiarum*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MALVACEAE	*Theobroma* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
MELIACEAE	*Trichilia* sp.	Intermedio	Aceptable	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Unonopsis pittieri*	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
ANNONACEAE	*Unonopsis* sp.	Intermedio	No comercial	Muy lento	Árbol
FABACEAE/PAP.	*Vatairea lundellii*	Dosel	Deseable	Lento	Árbol
MYRISTICACEAE	*Virola koschnyi*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
MYRISTICACEAE	*Virola sebifera*	Dosel	Aceptable	Lento	Árbol
CLUSIACEAE	*Vismia macrophylla*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol
VERBENACEAE	*Vitex cooperi*	Dosel	Deseable	Muy lento	Árbol
VOCHYSIACEAE	*Vochysia ferruginea*	Dosel	Aceptable	Muy lento	Árbol
ARECACEAE	*Welfia regia*	Intermedio	No comercial	NA	Palma
FLACOURTIACEAE	*Xylosma hispidula*	Sotobosque	No comercial	Lento	Árbol
FABACEAE/MIM.	*Zygia gigantifoliola*	Intermedio	No comercial	Lento	Árbol