

## LA ECUACION DE CRECIMIENTO DE VON BERTALANFFY EN LA DETERMINACION DE LA EDAD Y EL CRECIMIENTO DE ARBOLES TROPICALES

JORGE IGNACIO DEL VALLE\*

### RESUMEN

En este artículo se propone un método para obtener curvas de incremento y de crecimiento diamétrico de especies tropicales de edad desconocida, así como para determinar la edad de árboles sin anillos de crecimiento anuales, basándose para ello en la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, también conocida como de Richards y Chapman. Así mismo se demuestra cómo otros métodos previamente publicados se pueden reducir a casos particulares del aquí propuesto. Finalmente se aplica el método a dos especies de árboles de América tropical: **Tabebuia rosea** y **Prioria copaifera**.

### SUMMARY

In this paper a method is proposed to obtain diameter increment and growth curves of tropical tree species of unknown age, and also to determinate the age of trees without annual growth rings based on the von Bertalanffy growth equation, also named Richards and Chapman growth equations. On the other hand it is demonstrated that other previously published methods may be reduced to particular cases of the proposed on this paper. Finally the method is applied to two tropical American tree species: **Tabebuia rosea** and **Prioria copaifera**.

#### Palabras claves:

Determinación de la edad, función de crecimiento de von Bertalanffy, función de crecimiento de Richards y Chapman, **Tabebuia rosea**, **Prioria copaifera**.

#### Keywords:

Age determination, von Bertalanffy growth function, Richards and Chapman growth function, **Tabebuia rosea**, **Prioria copaifera**.

---

\* Profesor asociado, Universidad Nacional, Departamento de Recursos Forestales, Apartado Aéreo 568, Medellín, Colombia.

## INTRODUCCION

La falta de anillos de crecimiento en algunas especies tropicales y, cuando éstos existen, las frecuentes anomalías en su formación, definición y poco conocimiento de su periodicidad, no permiten que el análisis troncal sea utilizado indiscriminadamente en todas las especies tropicales. En consecuencia se han empleado métodos alternativos tales como el de los tiempos de paso por medio del cual es posible a partir de datos de incrementos diamétricos obtenidos de al menos dos mediciones anuales sucesivas de árboles de diferentes dimensiones, construir la curva de crecimiento total del diámetro en función de la edad y, a partir de ella, determinar la edad probable de un árbol de dimensión promedio: de esta manera se ha podido determinar la curva de crecimiento de numerosas especies de árboles de los bosques tropicales. Tal metodología aunque tiene la ventaja de ser muy elemental y de fácil aplicación, de otra parte no permite conocer la confiabilidad de las curvas resultantes ni su bondad de ajuste por no emplear métodos estadísticos.

Otra aproximación al problema de determinar la edad y de construir curvas de crecimiento en función de la edad para especies procedentes de regeneración natural, lo constituyen los métodos matemáticos basados también en la medición sucesiva de los árboles.

El objetivo de este trabajo es demostrar cómo la forma diferencial de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy permite un tratamiento matemático del método de tiempos de paso. Se demostrará así mismo que este método es más general que otros previamente publicados por cuanto se pueden reducir a casos particulares del aquí propuesto.

### 1. ANTECEDENTES

La construcción de curvas de crecimiento diamétrico en función de la edad por el método de tiempos de paso tiene una añeja tradición en Europa. Para ello se determina el número de años requerido para que un árbol promedio pase a través de una determinada clase diamétrica. Una norma utilizada en Europa establece que con el barrenado de Pressler se muestreen los últimos 2,5 cm de varios árboles de una determinada clase diamétrica, lo cual posibilita el conteo de los anillos allí presentes y por lo tanto, la determinación del tiempo de paso promedio (Klepak, 1976). En el trópico, la lectura de los anillos de crecimiento, cuando éstos existen y se conoce su periodicidad, resulta muy difícil de efectuar en la mayoría de las especies en las muestras obtenidas con el barrenado de Pressler. Por ello se ha empleado más bien la medición sucesiva durante varios años de árboles marcados en parcelas permanentes con el fin de resolver el problema. Entre los autores que han empleado este sistema están: En el Asia y la India, Troup (1915), Foggi (1945), Setten (1954), Wong (1973). En el Africa se conocen estudios de esta naturaleza hechos por: Miller (1952), Osmaton (1956), Key (1969) y Webbs (1964). En América Tropical se pueden citar los trabajos de: Bell (1971), Prince (1973), Vega (1974), del Valle (1979), Luna (1981), Jiménez (1984), del Valle (1985) y Gómez (1985).

Básicamente el método consiste en determinar el incremento corriente anual promedio en clases diamétricas sucesivas de árboles cuyo diámetro se ha medido al menos en dos años consecutivos. Cuando la amplitud de cada clase diamétrica se divide por este incremento, se obtiene el número de años que requiere un árbol promedio

para pasar a través de toda la clase diamétrica; o sea el tiempo de paso. La sumatoria de los tiempos de paso sucesivos relacionándolos con los también sucesivos límites superiores de las clases diamétricas, describe la curva de crecimiento del diámetro en función de la edad. Con base en esta metodología se ha podido determinar la curva del crecimiento diamétrico de numerosas especies de los bosques tropicales, de las cuales, obviamente, se desconoce la edad exacta de sus árboles. También sirven para estimar la edad de árboles del bosque tropical natural.

Los métodos matemáticos son ecuaciones que o bien permiten determinar la edad de los árboles con base en datos de incremento, o también permiten construir curvas continuas del diámetro en función de la edad. Algunos de ellos se basan en el porcentaje de crecimiento. Entre éstos se puede citar el método de Griffith y Prasad, desarrollado en 1949 (Vincent, 1961) y más recientemente los trabajos de Somsak (1971) en Tailandia. Dance y Malleux (1975/76) en el Perú y Ray (1980) en La India se basan en regresiones cuadráticas entre el incremento anual y el diámetro. Los métodos más exitosos parecen ser el de Pande (1960) y el de Misra (1974).

El primero de estos métodos parte de la idea de que el incremento diamétrico se puede expresar por dos factores opuestos: un factor que impulsa el crecimiento en forma constante denominado "ρ" y otro que se opone al primero y es proporcional al cuadrado del diámetro "μ D<sup>2</sup>". Esto es:

$$\frac{dD}{dt} = \rho - \mu D^2 \quad (1)$$

Integrando Pande obtiene la siguiente expresión:

$$t = \frac{1}{k_2} \ln \left[ \frac{k_1 + D}{K_1 - D} \right] \quad (2)$$

Donde:

t = edad en años.

D = diámetro normal (a la altura del pecho) a la edad t.

$$k_1 = \sqrt{D_2^2 [(D_1 + D_3) - 2D_1 D_2 D_3] / [2D_2 - (D_1 + D_3)]}$$

$$k_2 = (1/n) \ln [(k_1 + D_2) / (k_1 - D_2)] [(k_1 - D_1) (k_1 + D_1)]$$

D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub> = diámetros normales de un árbol medido a intervalos iguales.

n = intervalo entre mediciones, mínimo un año.

ln = logaritmo natural

Restricciones:  $2D_2 > D_1 + D_3$  ;  $K_1^2 > D_1^2$

El método de Pande fue empleado con éxito por Loján (1967) en la determinación de la edad de varias especies de América Tropical en su fase juvenil de crecimiento.

Misra y colaboradores (1974) describieron dos métodos para determinar la edad de los árboles en los bosques tropicales: un método trata del crecimiento en diámetro

o circunferencia y el otro está dedicado al crecimiento en biomasa. Por su similitud sólo se tratará el primero. Se asume que durante un año el incremento de un árbol se puede considerar lineal sin incurrir en un error grave, por lo tanto:

$$D_{n+1} = \alpha + \beta D_n$$

Donde:

$D_n$  y  $D_{n+1}$  = diámetros medidos en dos años sucesivos.

$\alpha$  y  $\beta$  = se estiman por mínimos cuadrados.

Si  $D_{n,t}$  denota el diámetro de un árbol a la edad  $t$  en una fecha  $n$ , entonces

$$D_{n+1, t+1} = \alpha + \beta D_{n,t}$$

Misra acude a la solución general de las ecuaciones en diferencias finitas de primer orden y obtiene:

$$D_{n,t} = \alpha / (1 - \beta) (1 - \beta^t) \quad (3)$$

luego  $\lim_{t \rightarrow \infty} D_{n,t} = \frac{\alpha}{1-\beta}$  (Asíntota)

$$t = \ln [1 - D_{n,t} (1 - \beta) / \alpha] / \ln \beta \quad (4)$$

## 2. EL MODELO DE VON BERTALANFFY (O DE RICHARDS)

Quizá el primero en formular una teoría sobre el crecimiento orgánico basada en principios biológicos fue von Bertalanffy a partir de 1938. Sus principales hallazgos se encuentran resumidos en su libro "Teoría General de los Sistemas" (1976a). Para este autor "el crecimiento se basa en la acción encontrada de procesos anabólicos y catabólicos. El organismo crece cuando la formación sobrepasa a la degradación, y se detiene cuando se equilibran ambos procesos". También puede suponerse que, en muchos organismos, el catabolismo es proporcional al volumen (peso) y el anabolismo es proporcional a la superficie. Sus ideas parten de considerar a los sistemas vivos como sistemas abiertos. Para su teoría del crecimiento animal von Bertalanffy (1976c) propuso la ecuación

$$\frac{dW}{dt} = \eta W^m - \gamma W \quad (5)$$

Donde:

$W$  = Peso o volumen de un organismo.

$\eta, \gamma$  = Constantes de anabolismo y catabolismo

y afirmó que para la mayoría de los animales estudiados por él, la relación alométrica producía un exponente  $m \approx 2/3$ . Sin embargo advirtió que  $2/3$  no puede considerarse como un número mágico (Bertalanffy, 1976c).

Al aplicar la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy al crecimiento de plantas, Richards (1959), y de animales, Chapman (según Piennar y Turnbull, 1973), ambos autores encontraron que el exponente  $m$  debería conservarse como variable por cuanto con diversas especies se alejaba considerablemente de  $2/3$ . Por sólo esta razón la ecuación se conoce con los nombres de modelo de Richards y Chapman, más bien que con el de su verdadero autor, nombre que se prefiere en esta publicación.

La integración de la ecuación diferencial anterior empleando las ecuaciones de Bernoulli da lugar al modelo de crecimiento.

$$W = A (1 \pm be^{-kt})^{1/(1-m)} \quad (6)$$

En esta ecuación  $A = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$  es la asíntota, o en la terminología de von Bertalanffy (1976b) el estado uniforme;  $k = (1-m)\gamma$ ;  $b = \pm [1 - (W/A)^{1-m}]$ . El signo positivo se emplea cuando  $m > 1$  y el negativo cuando  $m < 1$  (Richards, 1959; Osumi 1983; Osumi e Ishikawa, 1983; Ito y Osumi, 1984).

La importancia de esta función radica en su versatilidad y generalidad por cuanto involucra como casos particulares a la mayoría de las funciones de crecimiento actualmente en uso en biometría. Es así como las funciones de Mitscherlich o monomolecular, la logística o autocatalítica y la de Gompertz se pueden transformar en ella (Richards, 1959; Rawat y Franz, 1974; Osumi, 1983).

La función de von Bertalanffy ha sido ampliamente utilizada en su forma integrada en el campo forestal a partir de 1963, siendo principalmente Piennar y Turnbull sus mayores divulgadores (Piennar 1969; Piennar y Turnbull, 1973). Algunas otras de las muchas investigaciones que se han publicado sobre el crecimiento forestal con este modelo son las siguientes: Brickwell (1968); Moser y Hall (1969); Rawat y Franz (1974), Alder (1975), Grut (1977), Ito y Osumi (1982, 1984); M'Hirit (1982); Osumi (1983); Naito (1984); Clutter et al (1983) incluyen varias aplicaciones en su libro.

No se encontró en la literatura revisada ninguna aplicación anterior a la que aquí se presenta de la forma derivada de la ecuación de von Bertalanffy para la construcción de curvas de incremento y para la determinación de la edad de las especies. Con el empleo de esta ecuación es posible darle un tratamiento matemático al método de los tiempos de paso antes mencionado.

Para el caso del diámetro de los árboles la ecuación (5) expresa que

$$\frac{dD}{dt} = \eta D^m - \gamma D \quad (7)$$

Por lo tanto, si se dispone al menos de dos mediciones consecutivas del diámetro de varios árboles, es posible expresar sus incrementos en función de sus dimensiones actuales. Los estimadores de los parámetros  $\eta$  y  $\gamma$  se pueden determinar con facili-

dad, por ejemplo, transformando la ecuación anterior en una regresión curvilínea múltiple condicionada en la cual el término independiente sea cero (Freese, 1964). Si no se dispone de un programa de regresión curvilínea, la ecuación (7) se puede transformar en lineal, dándole valores a  $m$  y seleccionando aquel que minimice la suma de los cuadrados de las diferencias (Alder, 1980). En forma lineal la ecuación se escribe:

$$Z = \eta X_1 + \gamma X_2 \quad (8)$$

Donde:

$Z = dD/dt =$  incremento anual del diámetro (tasa de crecimiento).

$X_1 = D^m$

$X_2 = D$

$m =$  valor de  $m$  que hace mínima la suma de cuadrados de las diferencias.

Lo anterior significa que aunque no se conozca la edad de los árboles tropicales, es posible calcular una ecuación del diámetro en función de la edad si se dispone de mediciones periódicas de estos árboles por cuanto la integración de la ecuación (7) producirá ese resultado expresado por la ecuación.

$$D = A(1 \pm be^{-kt})^{1/(1-m)} \quad (9)$$

Para las especies nativas resulta relativamente simple el conocimiento de un valor muy aproximado de la asíntota; por ejemplo consultando las mediciones de inventarios. Ello permite simplificar el trabajo de cálculo de la ecuación (8) haciendo los siguientes reemplazos y teniendo en cuenta que si  $\gamma = \eta (A^{m-1})$ , entonces

$$\frac{dD}{dt} = \eta (D^m - A^{(m-1)} D) \quad (10)$$

$$\text{se puede escribir como } Z = \eta X \quad (11)$$

En esta expresión  $Z = dD/dt$  y  $X = (D^m - A^{(m-1)} D)$ , la cual se resuelve como una regresión condicionada donde el término independiente es cero. Su integración corresponde a la de la ecuación (7).

Conocida la ecuación (9), la edad de un árbol se determina despejando  $t$ , o sea

$$t = \frac{\ln \left[ \left( \frac{D}{A} \right)^{(1-m)} - 1 \right] / \pm b}{-k} \quad (12)$$

Se puede demostrar que tanto la ecuación de Pande como la de Misra no son más que casos particulares de la de von Bertalanffy y que por lo tanto, el método aquí propuesto para determinar las curvas de crecimiento a partir de las de incremento y para determinar la edad de las especies tropicales es más general y práctico.

Si en la ecuación (1) de Pande se acepta que  $\rho \propto D$ , se puede establecer la igualdad  $\rho = \gamma D$ .

Si además se hace  $\mu = \eta$  y  $m = 2$ , la ecuación se transforma en

$$\frac{dD}{dt} = \gamma D - \eta D^m$$

cuya integración es  $D = A (1 + be^{-kt})^{-1}$  (13)

la cual no es más que la curva logística o autocatalítica: caso particular de la de von Bertalanffy o Richards (Richards, 1959; Osumi, 1983; Ito y Osumi, 1984). Sin embargo, el método de integración empleado por Pande (Pande, 1961; Loján, 1967), lo llevó a obtener una ecuación que permite determinar la edad (ecuación 2) en función de tres mediciones sucesivas e igualmente espaciadas de los diámetros de los árboles, más no una función continua  $D = f(t)$  tal como se logra aquí. En otras palabras alcanza objetivos similares a los de la ecuación (12) más no los de la ecuación (9). El método de Pande tiene además otras ventajas fuera de las señaladas y son: 1) Las restricciones ya mencionadas cuando se hizo alusión al método; 2) Que el considerar  $m = 2$  se hace menos versátil que la aquí propuesta.

En cuanto se relaciona con la ecuación de Misra, obsérvese que con sólo hacer estos reemplazamientos:  $A = \alpha/(1 - \beta)$ ;  $b = 1^*$ ;  $\beta = (\frac{1}{ek})$ ;  $m = 0$ ;  $\gamma = k$ , se obtiene la ecuación de Mitscherlich, la cual es sólo un caso particular de la de von Bertalanffy donde se cumple que  $1/(1 - m) = 1$ . El método de Misra produce una ecuación que permite tanto construir una curva continua del diámetro en función de la edad como determinar la edad de un individuo de diámetro conocido. Tiene además sobre el método de Pande las ventajas de sólo requerir pares de mediciones y de no tener mayores restricciones. Sin embargo es menos versátil que la aplicación que aquí se propone por cuanto  $m$  no es variable sino constante e igual a cero. Por otra parte, su concavidad siempre hacia abajo no permite obtener curvas de tipo sigmoidal cuando los datos de campo así lo indiquen.

### 3. APLICACION DEL METODO

Con el fin de aplicar el método descrito se han calculado las curvas de incremento o tasas de crecimiento diamétrico  $\gamma$ , a partir de ellas las correspondientes curvas de crecimiento del diámetro, de dos especies de zonas tropicales húmedas de Colombia con base en datos del autor previamente trabajados por el método de tiempos de paso. Los datos del cativo (*Prioria copaifera*) proceden de la medición de 44 árboles de esta especie encontrados en una hectárea de bosque primario inicialmente medidos en junio/77 y luego en marzo/79 (del Valle, 1979). Los del roble (*Tabebuia rosea*) proceden de 637 árboles de parcelas permanentes de regeneraciones naturales de edad desconocida medidas inicialmente en julio/80 y remedidas en julio/82 (del Valle, 1985). Para el roble se calculó una curva promedio con base en

---

\* Si en la ecuación (6) se acepta que  $W = 0$ , si  $t = 0$ ; entonces  $b = -1$ . Como en este caso  $m < 1$  se emplea el signo negativo.

todos los árboles medidos durante el período, y otra para el 20% de los árboles que más crecieron en cada parcela los cuales se pueden interpretar como dominantes.

Inicialmente se calculó para cada una de estas especies la ecuación de incremento a partir de la ecuación (7); esto es, asumiendo que no se conocía su asíntota. Las estimaciones de los parámetros  $\eta$ ,  $\gamma$ ,  $m$ , y  $A$  de la ecuación (7) obtenidos por medio de regresión curvilínea condicionada para las diferentes especies aparecen en la Tabla 1 junto con el estadístico coeficiente de determinación " $R^2$ ". Para el cálculo de las regresiones se emplearon los promedios de incrementos corrientes anuales por clases diamétricas como expresión de  $dD/dt$  y el límite inferior de la clase diamétrica como  $D$  en el reemplazo de la citada ecuación. El empleo de promedios en lugar de valores individuales está plenamente justificado por cuanto, cuando se calculan regresiones del crecimiento diamétrico en función de la edad, no se emplean árboles individuales sino los diámetros promedios de parcelas con numerosos árboles; por lo tanto, en el procedimiento de cálculo de incremento en función de sus dimensiones, también se debe aceptar un procedimiento similar.

Las Figuras 1 y 2 representan la ecuación (7) para cada uno de los casos contemplados en la Tabla 1.

**TABLA 1**

**Estimadores de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy tanto para el caso en que la asíntota se conoce como cuando ésta es desconocida.**

| Asíntota desconocida <sup>1</sup> |        |                     |         |          |         |
|-----------------------------------|--------|---------------------|---------|----------|---------|
| Especie                           | $\eta$ | $\gamma$            | $m$     | A<br>cms | $R^2$   |
| Cativo                            | 0,2160 | 0,0221              | 0,5485  | 156      | 0,784** |
| Roble 100%                        | 3,0567 | 0,0213              | -0,1849 | 66       | 0,639** |
| Roble 20%                         | 0,8687 | 0,0087              | -0,4137 | 112      | 0,953** |
| Asíntota conocida <sup>2</sup>    |        |                     |         |          |         |
| Cativo                            | 0,2485 | 0,0140 <sup>3</sup> | 0,4455  | 180      | 0,745** |
| Roble 100%                        | 3,1973 | 0,0090 <sup>3</sup> | -0,2491 | 110      | 0,619** |
| Roble 20%                         | 6,8420 | 0,0090 <sup>3</sup> | -0,4111 | 110      | 0,953** |

1 Calculada con la relación  $A = \left( \frac{\eta}{\gamma} \right) \left( \frac{1}{1-m} \right)$

2 Conocida por inventarios u otros estudios.

3 Calculada con la ecuación  $\gamma = \eta (A^{m-1})$

\*\* Significativos al 1%.

Las ecuaciones de las curvas de crecimiento diamétrico en función de la edad se obtienen integrando las de incremento, esto es, reemplazando en la ecuación (9) los valores de los estimadores de la Tabla 1 teniendo en cuenta las equivalencias y valores mencionados en la ecuación (6) para  $k$ ,  $A$  y  $b$ . Se debe tener en cuenta que en un árbol sólo se empieza a detectar el diámetro normal cuando alcanza 1,30 metros de altura; luego la función del tiempo debe expresarse más exactamente  $(t - t_0)$ ; donde  $t_0$  es la edad necesaria para que un árbol logre la altura del diámetro normal. Para los casos que aquí se presentan no se ha considerado absolutamente necesario tener esto en cuenta puesto que su influencia en la determinación de la edad es muy baja en árboles de grandes dimensiones; luego, sin riesgo de un grave error, se puede asumir en la ecuación (9) que cuando  $t = 0$ ,  $D = 0$  y  $b = -1$ .

En la Tabla 2 se presentan las ecuaciones del crecimiento diamétrico en función de la edad, las cuales además se han graficado en las Figuras 3 y 4.

**TABLA 2**

**Ecuaciones de crecimiento del diámetro obtenidas por integración de las ecuaciones de incremento diamétrico.**

| <b>Asíntota desconocida</b> |                                       |
|-----------------------------|---------------------------------------|
| <b>Especie</b>              | <b>Ecuación</b>                       |
| Cativo                      | $D = 156 (1 - e^{-0,0100t})^{2,2148}$ |
| Roble 100%                  | $D = 66 (1 - e^{-0,0252t})^{0,8439}$  |
| Roble 20%                   | $D = 112 (1 - e^{-0,0123t})^{0,7074}$ |
| <b>Asíntota conocida</b>    |                                       |
| Cativo                      | $D = 180 (1 - e^{-0,0078t})^{1,8034}$ |
| Roble 100%                  | $D = 110 (1 - e^{-0,0112t})^{0,8006}$ |
| Roble 20%                   | $D = 110 (1 - e^{-0,0127t})^{0,7078}$ |

En la Tabla 1 también se incluye el cálculo de la ecuación de von Bertalanffy para las tres especies y casos propuestos pero empleando como asíntota valores conocidos por registros de mediciones y que corresponden a los árboles de mayor diámetro encontrados en la región de donde provienen los datos (Región del Golfo de Urabá). Por lo tanto, cuando se conoce la asíntota se emplea la ecuación (10). En las Figuras 1 y 2 también se grafican estas ecuaciones.

La integración de las ecuaciones de incremento con asíntota conocida lleva a las ecuaciones de crecimiento diamétrico que se presentan en la Tabla 2 y sus gráficos en las Figuras 3 y 4.

Se puede afirmar con base en los ajustes obtenidos que la ecuación diferencial de von Bertalanffy se ajusta muy satisfactoriamente a los datos de incremento empleados para su cálculo, puesto que todos los coeficientes de determinación fueron altamente significativos (Tabla 1). Se obtuvo además una muy buena correspondencia entre los estimadores calculados cuando se desconocía la asíntota y cuando ésta se conocía para el cativo y para los árboles dominantes de roble. Tanto es así que en esta última especie las curvas de incremento para los árboles dominantes se superponen (Figura 2) diferenciándose sólo en el segundo decimal. En cativo aunque no hay tanta concordancia las curvas tienen tendencias muy similares (Figura 1). Similarmente la asíntota del diámetro calculada para el roble resultó ser notablemente similar a la asíntota conocida: 112 cm vs. 110 cm, lo que explica la semejanza en las curvas de incremento; en el cativo hubo una diferencia mayor: 150 cm vs. 180 cm (Ver Tabla 1), pero que no alcanza a afectar notablemente las curvas de incremento diamétrico.

Las mayores diferencias se presentaron cuando se empleó el 100% de los árboles por cuanto la asíntota calculada fue de sólo 66 cm de diámetro normal en tanto que la conocida era de 110 cm; esto como es lógico produjo valores bastante diferentes especialmente de  $\gamma$  y  $m$  (Tabla 1). Como se muestra en la Figura 2, las curvas de incremento son muy similares hasta 20 cm de diámetro a partir del cual el incremento, cuando la asíntota es conocida, resulta notablemente superior. Este resultado es lógico porque al emplear el total de los árboles se admite, implícitamente, que todos ellos incluyendo los suprimidos llegarán a edades avanzadas, lo cual no es ni deseable ni biológicamente posible.

Hay que destacar la versatilidad de la ecuación (7). En el caso del cativo los datos permitieron calcular curvas muy típicas del incremento biológico. En el roble las curvas dentro del rango de los datos dan concavidad hacia arriba y en forma de J invertida, pero el modelo ajusta las curvas y produce coeficientes de determinación que indican ajustes significativos (Tabla 1).

A pesar de las diferencias en las asíntotas del cativo las curvas de crecimiento son notablemente similares (Figura 3), o sea que el método es poco sensible a la asíntota, lo cual es ventajoso por cuanto permite hacer cálculos satisfactorios de las curvas de crecimiento aunque no se tenga una idea exacta de la verdadera asíntota de una especie en un sitio determinado.

La Figura 4 presenta las curvas de crecimiento del roble cuyas ecuaciones están en la Tabla 2. Las curvas correspondientes a los árboles dominantes con asíntota conocida y no conocida no se pueden separar gráficamente puesto que se sobreponen debido a que las constantes  $\eta$ ,  $m$  y  $\gamma$  son muy similares así como la asíntota; los ajustes, además, son iguales. Estos resultados, así como los del cativo permiten concluir que tanto el método que emplea la ecuación (7), como el que emplea la ecuación (10) son idóneos para el cálculo de curvas de crecimiento de especies tropicales a las que no se les conoce la edad.

Las curvas de crecimiento de todos los árboles de roble (Figura 4) son notablemente similares hasta aproximadamente los 30 años de edad. De aquí en adelante la curva

de la ecuación con asíntota conocida supera notablemente a la de asíntota desconocida, en concordancia con lo ya discutido para las curvas de incremento.

Nuevamente, con las curvas de crecimiento se pone en evidencia la versatilidad de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy: dependiendo de los datos puede producir curvas sigmoidales tipo logístico o curvas de tipo Mitscherlich como en el roble (Osuni e Ishikawa, 1983).

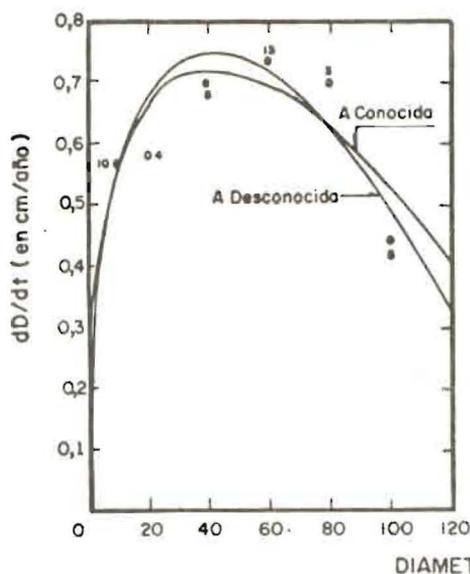


FIGURA 1.- Tasas de crecimiento (incremento) del castaño.

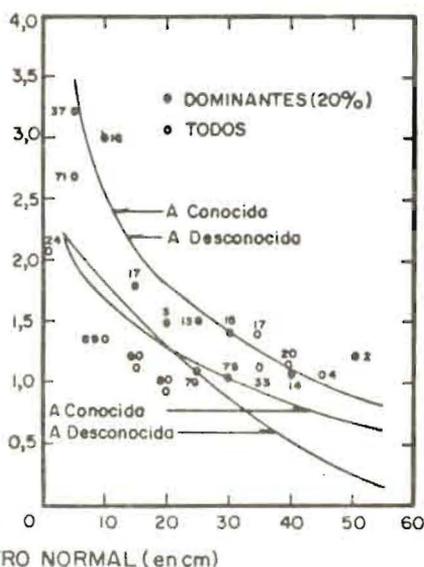


FIGURA 2.- Tasas de crecimiento (incremento) del roble.

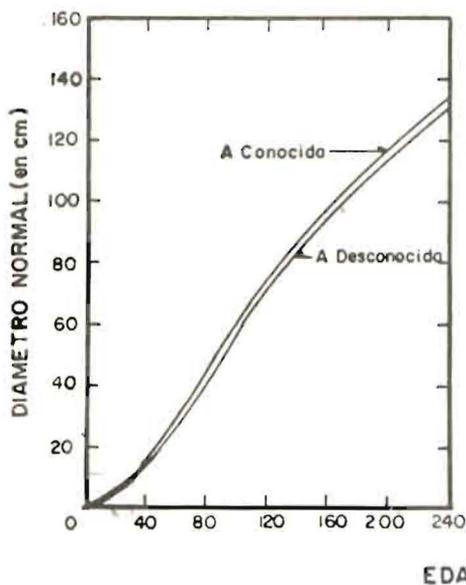


FIGURA 3.- Crecimiento del castaño.

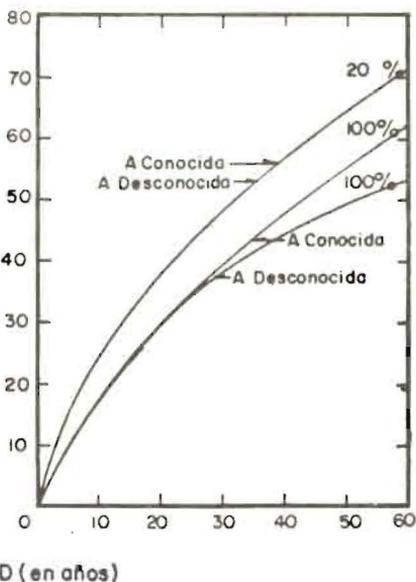


FIGURA 4.- Crecimiento del roble.

## BIBLIOGRAFIA

- ALDER, D. Site index curves for *Pinus patula*, *Pinus radiata* and *Cupressus lusitana* in East Africa. Working paper produced by the Unit of Tropical Silviculture, Commonwealth Forestry Institute, Oxford. 1975.
- ALDER, D. Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento con referencia especial a los trópicos. Vol. 2 Predicción del Rendimiento. Estudio FAO: Montes 22/2, 1980. 80 p.
- BELL, T. I. W. Management of Trinidad Mora Forest with special reference to Matura Forest Reserve. Forestry Division. Trinidad and Tobago, 1971. 70 p.
- BERTALANFFY, VON L. El organismo considerado como sistema físico. In \_\_\_\_\_, Teoría general de los sistemas. Trad. de la 1a. ed. inglesa por Juan Almela. México, Fondo de Cultura Económica, 1976a. pp. 124-143.
- \_\_\_\_\_. El modelo del sistema abierto. In \_\_\_\_\_, Teoría general de los sistemas. Trad. de la 1a. ed. inglesa por Juan Almela. México, Fondo de Cultura Económica, 1976b. pp. 144-160.
- \_\_\_\_\_. Algunos aspectos de la teoría de los sistemas en biología. In \_\_\_\_\_, Teoría general de los sistemas. Trad. de la 1a. ed. inglesa por Juan Almela. México, Fondo de Cultura Económica, 1976c. pp. 161-194.
- BRICKELL, J. A method for constructing site index curves from measurements of tree age and height: Its application to inland Douglas - fir. U.S. Dep. Agr., Forest Serv., Intermountain Forest and Range Exp. Sta., Ogden, Utah. 1968, 23 p.
- CLUTTER, J. et al. Timber management: a quantitative approach. Wiley, New York, 1983. 333 p.
- DANCE, C. y MALLEUX, O. J. Estudio de una metodología para la determinación de edades en bosques naturales. Revista Forestal del Perú 6(1-2): 33-40. 1975/1976.
- DEL VALLE, J. I. Curva preliminar de crecimiento del cativo (*Prioria copaifera*) en bosque virgen empleando el método de los tiempos de paso. Revista Facultad Nacional de Agronomía (Colombia) 32 (2): 19-26, 1979.
- DEL VALLE, J.I. Crecimiento del roble (*Tabebuia rosea*) y del cedro (*Cedrela odorata*) en la región de Urabá, Antioquia. Trabajo de investigación para optar al escalafón de profesor titular. Medellín, Colombia, Universidad Nacional, 1985. 106 p.
- FOGGIE, A. On girth increment and age of trees with special reference to management in irregular tropical forest. Empire Forestry Review 24(2): 176-191, 1945.
- FREESE, F. Linear regresion methods for forest research, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Research Paper F P L 17. 1964. 137 p.

- GOMEZ, G. Crecimiento y rendimiento preliminar del roble (*Quercus humboldtii*) en Piedras Blancas - Antioquia. Trabajo de promoción para Profesor Asistente, Medellín, Universidad Nacional, Facultad de Agronomía, 1985. 95 p.
- GRUT, M. Equations for calculating height increment and site index of Pinaster pine. South African Forestry Journal 102: 43 - 50. 1977.
- ITO, T. y OSUMI, S. An analysis of the basal area growth in evenaged pure stands based on the Richards growth functions. Journal of the Japanese Forestry Society 66 (3): 99-108. 1984.
- JIMENEZ, W. Evolución del crecimiento del *Quercus copeyensis* Muller en un bosque de robles no intervenido en San Gerardo de Dota, Costa Rica. Tesis Lic. en Ciencias Forestales, Heredia, Costa Rica, Universidad Nacional, 1984. 192 p.
- KEAY, R. W.J. Increment in the Okumi Forest Reserve, Benin, Nigeria, Forestry Information Bulletin (New Series), IBADAN, No. 11, 1961. 34 p.
- KLEPAC, D. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. Chapingo, Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Bosques, Universidad Autónoma de Chapingo, México. 1976. 365 p.
- LOJAN, L. Cálculo de la edad de los árboles sin anillos anuales. Turrialba (Costa Rica) 17(4): 419-429. 1967.
- LUNA, A. Estudio preliminar sobre crecimiento y edad del pino laso *Podocarpus rospigliosii* P. en el bosque San Eusebio, Mérida, Venezuela. Revista Forestal Latinoamericana (Venezuela) 1: 19-32, 1981.
- M'HIRIT, O. Etude ecologique et forestiere des cedraies du rif marocain. Annales de la Recherche Forestiere au Maroc 22: 1-502. 1982.
- MILLER, R.G. A girth increment study of *Baikiaea plurijuga* in Northern Rhodesia. Empire Forestry Review 31(1): 42-45, 1952.
- MISRA, R. et al. Determination of age of trees in Natural Tropical Deciduous Forest of Chalkia. Tropical Ecology (India) 15 (1 - 2): 43-52, 1974.
- MOSER, J.W., y HALL, O.F. Deriving growth and yield functions for uneven-aged forest stands. Forest Science 15(2): 183-188. 1969.
- NAITO, K. Basic research for the yield prediction. In Proceeding of IUFRO S4.04 Symposium on Forest Management Planning and Managerial Economics, pp. 543-553. 1984.
- OSUMI, S. e ISHIKAWA, Y. Applicability of the Richards growth function to analysis of growth of trees. Laboratory of Forest Management, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural Univ., Kyoto, Japan, Scientific Report 35: 49-76. 1983.
- PANDE, D. C. On method for determining age of trees without annual rings. Indian Forester 86(3): 117-131. 1960.

- PIENAAR, L. V. y TURNBULL, K. J. The Chapman - Richards generalization of von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. *Forest Science* 19(1): 2-22. 1973.
- PRINCE, A. J. The rate of growth of Green Hearth (*Ocotea rodiaei*). *Commonwealth Forestry Review* 52(2): 143-146, 1973.
- RAI, S.N. Diameter increment of *Terminalia paniculata* and *Lagerstroemia lanceolata*. *Indian Forester* 106 (12): 856-864, 1980.
- RAWAT, A. S. y FRANZ, F. Detailed non-linear asymptotic regression studies on tree and stand growth with particular reference to forest yield research in Bavaria and India. In Jöran Fries, ed. *Growth models for tree and stand simulation*, Uppsala (Suecia). Proceedings of Working Party S4.01-4, IUFRO, Royal College of Forestry. pp. 180-221. 1974.
- RICHARDS, F. J. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10(29): 290-300. 1959.
- SETTEN, G.G.K. Girth increment and linear sample plots in Malaya and 1952 rules for their compilation. Research Pamphlet, Forest Research Institute, Kepong. Peninsular Malaysia No. 13, 1954, 10 p.
- SOMSAK, S. (Estimating the age for trees without annual rings). Research Note, Faculty of Forestry, Kasetsart University, Bangkok, Thailand No. 5. 1971. 4 p. (Resumen del Forestry Abstract).
- TROUP, R.S. The compilation of girth increment from sample plots measurement. *Indian Forestry Bulletin* No. 30, 1915.
- VEGA, L. Influencia de la silvicultura en el comportamiento de *Cedrela* en Surinam. Boletín del Instituto Latinoamericano de Investigación y Capacitación (Venezuela) No. 46, 1974. pp. 57-87.
- VINCENT, H.J. The value of periodic girth measurement taken for individual forest trees, Malaya, Proc. of 13 th Congress, IUFRO Viena, 1961. Section 25/5, paper 53.
- WEBB, D. Growth of *Kaya grandifolia*, *Chlorophora exelsa*, *Afroesia africana* and *Pycnanthus angolensis* in Kurame, Zaria Province. Technical Note, Federal Department of Forest Research, Ibadan, No. 30, 1964. 16 p.
- WONG, F.O. A study of growth of the main commercial species in the Segaliud - Lokan Forest Reserve Sandakan, Sabah. *Malaysian Forester* 36(2): 95-112, 1973.