



Tasas de Crecimiento en los Bosques Tropicales de Colombia: Nuevo Enfoque de Modelación

Wilmar López Oviedo

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias. Escuela de Estadística
Medellín. Colombia
2018

Tasas de Crecimiento en los Bosques Tropicales de Colombia: nuevo enfoque de modelación

Wilmar López Oviedo

Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias - Estadística

Director:

Guillermo Antonio Correa Londoño
Ph.D. en Estadística

Codirector:

Jorge Ignacio del Valle Arango
Ph.D Maestro Universitario

Codirector:

Juan Carlos Correa Morales
Ph.D en Estadística

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias. Escuela de Estadística
Medellín. Colombia
2018

Agradezco profundamente: A mis padres...*María Elcira*, por su ejemplo de convivencia con el mundo (gracias y acomedido); *Julián*, por su admiración.

En 1999, después del terremoto en Armenia, los maestros *Hernán Rodríguez* y *María Elena López* creyeron en el presente y el futuro del mundo, los niños. Nos acompañaron en los alojamientos con su proyecto “El colegio busca al estudiante”. I.E. Santa Teresa de Jesús.

Entre 2001 y 2005, mi tío *Henry López*, me ayudó a moldear mi personalidad y fue fiel dador de consejos y mostrador de espejos negativos y positivos.

En 2002 conocí un ser humano que me ayudó muchísimo a perfilar mi vida y a cambiar la hoja de la historia familiar, *Carlos Alberto Rodríguez*. En 2005, creamos un bono de ayuda para ingresar a la educación superior, todos me apoyaron sin ningún reproche, he aquí unos nombres y mil disculpas a quienes que no tuve la precaución de recordar (Luis Eduardo Osorio, párroco; mi papá; tío Eliecer, tío Henry y tía Sofía López; Luz Marina López Salazar, bibliotecaria; Fabián García, esposo de Adriana López; Sergio López, ;Humberto Monar; Carlos Hugo; Gustavo de Adams; Harry Murillo; mi mamá; Héctor Fabio, de Calarcá; Julieth Andrea Ríos; Luz Amparo Solarte, profe; Pilar, Kiut; William, Luz Dary; Freddy, escolta; Guillermo Cárdenas, profe matemática; Magnolia Diaz; Leonar Trujillo; Nidia Aguirre, profe; John Prieto, escolta; Carlos Alberto Rodríguez; mamá; John Jairo Moreno, parqueadero; Fernando Barreto; María Eugenia González, profe; María Zulma Álvarez; Carlos Hugo; Humberto Arias; Norbey Osorio, Camacol; Héctor, celador; Fernando Trejos Jojoa; Enoc Hernández, profe; Luis Alberto Patiño; Rodrigo Mendieta; Hazmed Tapasco; Esperanza Jiménez; Luis Fernando, celador; Hernán Rodríguez Estrada, profe; Luz Elena Mejía; Consuelo Restrepo Arboleda, profe; Luz Elena Ladino; Lucelly Perilla; Enrique Cardona y José Didier, parqueadero.

En 2005, mi tía *Margarita Yate* aceptó noblemente recibirme en su núcleo familiar en Medellín, sin importar las dificultades.

Desde 2006 y hasta la actualidad, *Guberney Muñetón*, me abrió los ojos académicos, me mostró la importancia de desarrollar habilidades en: una segunda lengua, el inglés, y de la estadística, es un consejero oportuno.

Desde el 2013 hasta la actualidad, he aprendido de a formarme integralmente como profesional, y sobre todo como persona. Tuve el privilegio de conocer al maestro universitario *Jorge Ignacio del Valle Arango*...Y de quien escuché para aprender las siguientes frases:

“La genialidad es 10 % inspiración y 90 % transpiración”

Umberto Eco

En la misma línea está: “El genio es 1 % inspiración y 99 % transpiración”

Thomas Alva Edison.

Didicación:

Este trabajo no hubiese sido posible sin la ayuda de mis profesores directores, *Guillermo Antonio Correa* y *Jorge Ignacio del Valle*, especialmente a éste último por su sublime entrega a lo académico.

Resumen

Las tasas de crecimiento diamétrico (CD) de árboles tropicales permiten conocer las dinámicas de los bosques, estudiar su ontogenia, ejecutar planes de restauración y manejo sostenible de los bosques. El CD se mide como el incremento del diámetro en el tronco (mm año^{-1}) entre dos momentos de medición. Es decir, el tiempo determina en parte el tamaño del árbol, un supuesto básico de los modelos que usan el diámetro inicial como estimador del tiempo. En este estudio se analizaron las tasas de CD como función del diámetro inicial en 10.802 individuos entre 10 cm y 179 cm de diámetro, los cuales están marcados y medidos al menos dos veces en 21 parcelas permanentes a lo largo de Colombia. Se agruparon los individuos según su ubicación climática, categoría de densidad de la madera, y su posición en la estructura vertical del bosque en su estadio adulto como características de la historia de vida que influyen en el crecimiento y deben ser controladas *a priori*.

Se propone un método de ponderación de los datos de crecimiento arbóreo, usando el siguiente protocolo: *i*) teniendo en cuenta que los posibles errores de medición por defecto (tasa de crecimiento cero y negativas) y por exceso (tasas de crecimiento muy altas) tienen la misma probabilidad de presentarse (50%), se eliminaron los valores cero y negativos de las tasas de CD y el mismo número de datos del límite superior de la distribución. *ii*) Suponiendo que la tasa de crecimiento varía con la ontogénia de las especies, se dividen los datos en clases diamétricas para detectar valores atípicos según el tamaño del individuo. *iii*) Si se supone que la tasa de crecimiento está relacionada con el vigor del individuo, se debe asignar una probabilidad de sobrevivencia a cada observación basados en modelos de mortalidad publicados. Se utilizaron modelos de regresión no lineal ponderada para establecer la relación entre tasa de CD y diámetro inicial. Se transformó la tasa de crecimiento absoluta en tasa de crecimiento relativa y logaritmo de la tasa de crecimiento relativa para cumplir los supuestos de la regresión. Se usó el modelo de Von Bertalanffy como ecuación no lineal de referencia. Una parte de los datos se excluyó del ajuste para validación independiente. Finalmente, se compararon el resultado del modelo con los datos sin y con ponderación según los criterios previamente establecidos.

Se encontraron diferencias entre los resultados de los modelos usando los datos sin y con ponderación. Se encontró que hay subestimación de la tasa de

CD en los datos sin ponderar relativo a los datos ponderados. En general, los modelos con los datos ponderados tienen una mayor eficiencia, es decir, explican una mayor porción de la variación de los datos. Por lo tanto, realizar una ponderación de la probabilidad de sobrevivencia del individuo, de acuerdo a su densidad de madera, tasa de crecimiento y tamaño observado permite disminuir la incertidumbre asociada a la ontogenia de los individuos. El aumento en la predictibilidad del modelo es un aporte en los métodos para estimar las tasas de crecimiento de los árboles y su cambio en el tiempo. Se considera que los métodos de ponderación a los datos utilizados en este estudio aumentan la confiabilidad en los modelos de crecimiento de especies tropicales.

Palabras clave: modelación del crecimiento arbóreo, mortalidad, regresión no lineal ponderada, tasa de crecimiento relativa logarítmica.

Abstract

The tree growth rate estimated as the diameter increment is a fundamental tool to understand the forest dynamics, ontogenetic development and the management planning of the forests. The diameter increment is the difference in the diameter between two measurements. Then, the diameter is intrinsically correlated to time, a basic assumption of tree growth models that employed the initial diameter as a time surrogate. In this study, we analyzed the tree growth rate of 10.802 individuals that ranged from 10 cm to 179 cm of diameter, with at least two measurements. These trees are located in 21 permanent plots across Colombia. These individuals were clustered based on the plot climatic conditions, the wood density class per species and the vertical forest stratification accordingly with their adult height. These characteristics could be affecting the estimation of tree growth rates and may be controlled *a priori*.

Here, we propose a weighting method to standardize the tree growth measurements and their modeling techniques as follow: *i*) Based on the assumption of error normality distribution (i.e. low growth rate by omission and high growth rates by commission), then we eliminated negative and zero tree growth rate values and a similar number of data in the counterpart of the distribution. *ii*) Assuming that tree growth rate change along development, we divided the data accordingly to size classes and we checked for outliers. *iii*) We can suspect that tree growth rate is related to tree vigor, then a weighting to their survival probability is needed to control the effect of life history. This procedure was based on previous mortality models. We employed nonlinear regression to relate the

tree growth rate and the initial diameter. We transformed the tree growth rate dividing by the initial diameter (relative growth rate) and applying the natural logarithm. We used a Von Bertalanffy as a reference model. We excluded a small proportion of data to calibrate the model. Finally, we compared the resulting models based on weighted and unweighted data.

We found differences among the model based on weighted and unweighted data. The unweighted models underestimate the tree growth rates relative to the weighted model results. In general, the weighted models have higher efficiency than unweighted models based on the explained variance coefficient. Then, we can suggest that the weighting procedure allows reducing uncertainty in the tree growth rate related to the ontogenetic development and life history such as wood density that is implicit in permanent plot data. The better performance of tree growth models and the increment of predictability is an important contribution to the understanding of the tropical forest dynamics. We suggest that the weighting procedure increases the performance of the tree growth modeling techniques.

Keywords: tree growth modeling, mortality, weighted nonlinear regression, logarithmic relative growth rate.

Índice general

Resumen	viii
I Capítulo 1. Introducción	1
0.1 Marco teórico	5
0.2 Crecimiento Orgánico	6
0.3 Estado del arte de modelos de crecimiento	10
0.3.1 Modelo de crecimiento de Von Bertalanffy	10
0.3.1.1 Interpretación biológica de los parámetros del modelo de Von Bertalanffy	12
0.3.2 Modelo de crecimiento Logístico	15
0.3.3 Modelo de crecimiento de Gompertz	16
0.3.4 Modelo de crecimiento Weibull	17
0.4 Planteamiento del problema	17
0.5 Consideraciones ecológicas	18
0.5.1 Umbral para alcanzar el dosel del bosque	19
0.5.2 Aproximaciones para relacionar el diámetro y la altura de los árboles	19
II Capítulo 2. Ajuste clásico de curvas de crecimiento diamétrico	21
0.6 Introducción	22
0.7 Materiales y Métodos	22
0.8 Resultados	28
0.9 Discusión	36
III Capítulo 3. Ajuste de curvas de crecimiento, me- diante regresión ponderada	38
0.10 Introducción	39
0.11 Materiales y métodos	40
0.11.1 Factor de corrección logarítmico (FCL)	43
0.11.2 Autovalidación	44

<i>ÍNDICE GENERAL</i>	xii
0.11.3 Validación independiente	45
0.12 Resultados	45
0.13 Anexos	58
0.13.1 Anexo 1: Integración de la ecuación de Von Bertalanffy	58
0.13.2 Anexo 2: Ejemplo de aplicación del método	61
Bibliografía	61

Índice de figuras

1	Relación entre la función acumulativa F , TCA y TCR . El tiempo t_I corresponde al punto de inflexión de la función acumulativa F , que corresponde al valor máximo de la TCA	8
2	Fotosíntesis, alometría negativa	12
3	Respiración, isometría	13
4	Fotosíntesis-Respiración	13
5	Proceso de crecimiento	14
6	Proceso sin fundamento en la ecología metabólica	15
7	Diagrama de dispersión entre diámetro (D_i) y Tasa de Crecimiento Absoluto (TCA)	29
8	Curvas ajustadas del modelo de Von Bertalanffy para los datos de D y TCA (cm año^{-1}), para 9 grupos ontogénicos.	30
9	Modelo ajustado de Von Bertalanffy con parámetros η , m y A para la relación entre TCA (cm año^{-1}) y D_i (cm), en 9 grupos ontogénicos.	31
10	Ajuste de la ecuación 19 para la relación entre TCR (año^{-1}) y D_i , en 9 grupos ontogénicos.	33
11	Ajuste del modelo relativizado de Von Bertalanffy con transformación logarítmica para la relación entre el logaritmo natural de la TCR (año^{-1}) y el D (cm), en diferentes grupos ontogénicos.	36
12	Modelo M1 ajustado de Von Bertalanffy para el G1. Línea continua con datos ponderados y línea discontinua con datos sin ponderar.	46
13	Modelo ajustado de Von Bertalanffy en su forma relativizada (M2, Ecuación 19). Los datos corresponden al G1	47
14	Modelo relativizado con transformación logarítmica (M3 Ecuación 20), para diferentes grupos ontogénicos.	48
15	Curva ajustadas con los parámetros del modelo 3, con y sin ponderación.	49

Índice de cuadros

1	Información de los datos utilizados en el estudio	24
2	Resumen de los grupos ontogénicos	25
3	Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos para cada grupo ontogénico. Ecuación 18	32
4	Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos para cada grupo ontogénico, Ecuación 19	34
5	Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos para cada grupo ontogénico, Ecuación 20	35
6	Valores de densidad de madera (ρ) para especies de diferentes estratos del bosque y estimadores paramétricos (A , b y c) de la Ecuación 24 propuesta por Schöngart (2008).	42
7	Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos ajustados sin ponderación (M1, M2 y M3) y ajustados con ponderación. M1: Von Bertalanffy forma diferencial, M2: Von Bertalanffy forma relativa. M3: Von Bertalanffy logaritmo de la forma relativa.	54

Parte I

Capítulo 1. Introducción

Modelar el desarrollo ontogénico de las especies de árboles tropicales, esto es, su crecimiento en función de la edad, tiene gran importancia tanto en silvicultura como en ecología de poblaciones y en la restauración de los bosques degradados. En la silvicultura tropical, porque permite estimar las edades y tallas de corta para mantener una producción sostenible de los bosques. En ecología de poblaciones, porque se revelan rasgos funcionales de las poblaciones muestreadas (densidad de la madera, tallas máximas, puntos de máximas tasas de crecimiento y las edades a las que estas se alcanzan, puntos de inflexión de la curva de crecimiento y lapsos vitales, entre otros), que no son evidentes ni iguales a los de los individuos que las conforman (Odum & Barret, 2006). Los bosques húmedos, muy húmedos y pluviales tropicales albergan una enorme cantidad de especies de árboles. Por ejemplo, en el Chocó biogeográfico, Gentry (1986) y Langendoen (1991) encontraron más de 250 especies diferentes en solo una hectárea, tanto en Tutunendo, Chocó, como en el Bajo Calima, Valle del Cauca, respectivamente. Sin embargo, el talón de Aquiles de tan exuberante riqueza es el pequeño número de individuos que conforman las poblaciones de las diferentes especies, lo cual plantea un problema de muestreo difícil de resolver. Una estrategia para superar este problema consiste en establecer grupos ontogénicos o funcionales dentro de condiciones bioclimáticas similares (zonas de vida, acorde con el concepto de Holdridge (1987)). Aunque los bosques tropicales albergan un enorme número de especies, se sabe existe amplia redundancia en cuanto a los nichos o funciones que las especies desempeñan en el ecosistema selvático. Es posible, por tanto, conformar un número de grupos funcionales significativamente menor que el de las especies. Ante la inalcanzable tarea de disponer de modelos de crecimiento para cada una de las especies, la ontogenia por grupos funcionales constituye una alternativa viable para comprender la dinámica de la selva.

Se presume que mediante la ontogenia es posible entender el crecimiento de las masas forestales, generando herramientas fundamentales para brindar pautas en la implementación de planes de restauración y manejo sostenible en los bosques (Pommerening & Muszta, 2016). Los resultados del crecimiento a partir de la modelación surgen al utilizar diferentes herramientas estadísticas, como las tablas de vida, la regresión lineal y la regresión no lineal. Los modelos no lineales han permitido desenmascarar comportamientos en la ontogenia de las especies, por lo que han sido ampliamente adoptados por muchos investigadores para analizar datos biológicos e incluir resultados estadísticos en sus discusiones prácticas (Motulsky & Christopoulos, 2003).

Para aportar al conocimiento de los procesos ecológicos en los bosques tropicales, se estudiaron datos de crecimiento diamétrico de los árboles en 21 parcelas permanentes de investigación (PPI) de una hectárea, ubicadas en un gradiente ambiental que abarca diferentes zonas de vida en Colombia: en el piso basal tropical, con temperatura promedio ($T \geq 24^{\circ}\text{C}$) se encuentran 8 PPI con precipitaciones desde 1500 hasta 6000 mm anuales y 3 PPI con precipitaciones desde 700 hasta 2000 mm anuales; en el piso premontano ($18^{\circ}\text{C} \leq T < 24^{\circ}\text{C}$),

1 PPI con precipitaciones entre 1100 y 1200 mm; en el piso montano bajo ($T > 12^\circ\text{C}$), 9 PPI, con precipitaciones entre 1000 y 2000 mm. En dichas PPI se identificaron 700 especies. Para definir los grupos funcionales, se tuvieron en cuenta, además de los conocimientos y experiencias adquiridos en el estudio de la ecología y la silvicultura de los bosques tropicales colombianos, el clima de los sitios de muestreo, el comportamiento funcional a nivel de taxón (densidad de madera) y la posición de los árboles adultos en la estructura vertical de los bosques (estrato), que influyen potencialmente en el crecimiento de los árboles y en el almacenamiento de biomasa.

La estructura diamétrica de todas las especies de árboles en todos los bosques tropicales primarios es en forma de J invertida (De Liocourt, 1898; Rollet, 1980; Lamprecht, 1990; Del Valle, 1997; Del Valle & Lema, 1999; DeWalt et al., 2003). Hay dos razones principales que explican esta circunstancia: *i*) la curva que expresa el número de árboles por hectárea (N) cuando estos se clasifican en clases diamétricas de igual amplitud (usualmente 10 cm), siempre es exponencial negativa, de la forma: $N_D = N_0 e^{-kN_D}$, donde N_D es el número de árboles con marca de clase diamétrica D (D es el diámetro en centímetros medido a 1.3 m sobre suelo o sobre los contrafuertes, en caso de haberlos). N_0 es el intercepto de la curva, que corresponde al número de árboles estimado para el diámetro más pequeño censado (10 cm en este estudio), y k es la tasa intrínseca de cambio de N_D a medida que D aumenta. Esta estructura suele reflejarse también en las muestras de cada una de las especies, cuando son lo suficientemente grandes. La reducción en el número de individuos cuando aumenta su talla se explica por la mortalidad debida a la competencia, como sucede en cualquier población; *ii*) una razón más sutil para las estructuras en forma de J invertida, que no suele mencionarse, tiene que ver con el potencial genético de las especies e individuos para alcanzar grandes diámetros. Existen especies de árboles cuyos individuos más grandes no sobrepasan 50 cm de diámetro sin importar qué tan viejos sean; por ejemplo, diversas especies del género *Cecropia*. En consecuencia, la estructura diamétrica contendrá menos especies, a medida que las clases de D aumenten. En el extremo derecho de la curva exponencial solo estarán representadas las pocas especies que genéticamente pueden alcanzar D gigantescos, como *Anacardium excelsum*, del cual se han medido individuos de 270 cm de D , sin que estos sean necesariamente los más viejos del bosque.

El paso de un árbol desde su estado de plántula hasta su máximo D representa una constante lucha por la sobrevivencia, siendo la luz el factor más determinante en este proceso. La disponibilidad de luz aumenta exponencialmente desde el sotobosque hasta el dosel (Shugart, 1984); por tanto, los árboles que más rápido crezcan en altura (h) durante su juventud (y, consecuentemente en diámetro, dado que están relacionados alométricamente: $h = aD^b$) accederán a mayores cantidades de luz y tendrán más probabilidad de sobrevivir. Lo contrario deberá suceder con los árboles con menores tasas de crecimiento. Esto no es más que una manifestación de la selección natural y la sobrevivencia de los más aptos, acorde con los postulados de Darwin (1977).

La reducción exponencial del número de árboles a medida que los diámetros aumentan, llamada ley de De Liocourt (1898), trae como consecuencia que los estudios de crecimiento de árboles tropicales basados en PPI hagan uso de la totalidad de datos de tasas de crecimiento de los árboles más pequeños censados y pocos datos de los árboles de grandes tallas. Con la excepción de algunos estudios en los que se suprimen de la base de datos las tasas de crecimiento nulas, negativas o muy altas, en todos los demás estudios examinados por nosotros, en donde emplean PPI para modelar el crecimiento de árboles tropicales, no se tiene en cuenta ningún tipo de ponderación de las tasas de crecimiento que revele la verdadera ontogenia de las especies o grupos de especies (Condit et al., 1993; Gourlet-Fleury et al., 2000; Yao et al., 2001; Van Mantgem et al., 2003; Kohyama et al., 2003; Muller-Landau, 2004; Uriarte et al., 2004; Goruley-Fleury, 2005; Gilbert et al., 2006; Baltzer & Thomas, 2007; Clark et al., 2007; Feeley et al., 2007; Wunder et al., 2007, 2008; Chi et al., 2015; Dong et al., 2012; Holzwarth et al., 2015).

Puesto que la ley de De Liocourt y la selección natural predicen que muy pocos árboles pequeños, con tasas de crecimiento muy bajas sobrevivirán, el empleo de estos árboles en la modelación del crecimiento estaría produciendo curvas ontogénicas que tienden a subestimar el D que debieron haber tenido los árboles de mayores tallas en edades tempranas. La curva de crecimiento de los árboles de mayores tallas es, de acuerdo con nuestra hipótesis, la curva de crecimiento más apropiada para representar la especie o grupo funcional de especies. A medida que los árboles se acercan al dosel (o a sus tallas máximas cuando no alcanzan el dosel), la luz va dejando de ser un factor limitante para su crecimiento, incrementándose su probabilidad de sobrevivencia. Numerosas investigaciones dan cuenta de que, en efecto, los árboles con menores tasas de crecimiento tienen mayor probabilidad de muerte (Thomas & Weiner, 1989; Vanclay, 1994; Gourlet-Fleury, 2005; Chao et al., 2008; Vanoni et al., 2016; Leksungnoen et al., 2017; Wu et al., 2017). Estos resultados han sido incorporados en curvas de mortalidad (Aikman & Watkinson, 1980; Chao et al., 2008). Sin embargo, hasta donde sabemos, los resultados de mortalidad nunca se han incorporado en las funciones de crecimiento de $D = f(t)$ donde t es la edad en años.

A partir de las anteriores consideraciones, surgen varios interrogantes: ¿cómo incorporar la dinámica descrita en un modelo de crecimiento de árboles o grupos funcionales de árboles tropicales?, ¿hay diferencias en las curvas crecimiento obtenidas a partir de la base de datos cruda, sin ningún tipo de ponderación, y la base de datos ponderada? Si así fuera, ¿las curvas ajustadas a partir de los datos sin ponderar subestiman o sobreestiman la edad de los árboles? Nuestra hipótesis es que el ajuste usual de las curvas de crecimiento de árboles tropicales, es decir, el que hace uso de las bases de datos crudos, sin ningún tipo de ponderación, da lugar a curvas que subestiman el crecimiento de los individuos que alcanzarán los estados finales, sobreestimando, en consecuencia, la edad de

tales individuos. Por eso, nuestro aporte más importante es proponer una forma diferente de modelar los datos de crecimiento de árboles, incorporando a ellos valores de sobrevivencia individual y posteriormente ajustar los modelos.

Este estudio tiene como objetivo proponer un procedimiento de ponderación a los datos de crecimiento, y evaluar el desempeño del modelo de Von Bertalanffy con datos sin ponderación y con ponderación. Además, evaluar mediante diferentes medidas de bondad de ajuste, el modelo y desempeño de los diferentes parámetros considerados en la ecuación.

0.1 Marco teórico

La aplicación del método científico se considera una guía fundamental que lleva a entender diferentes fenómenos (Rencher & Bruce, 2008). Cuando los fenómenos se relacionan con variables que de una u otra manera aportan a su explicación, se establece un vínculo entre variables predictoras o explicativas, x_1, x_2, \dots, x_k , y la variable dependiente o respuesta, y . Las variables independientes son variables controladas o no aleatorias, mientras que la variable dependiente sí es aleatoria. Para encontrar dicho vínculo, se busca relacionar el valor medio de la variable respuesta, y , con una función que depende de las variables explicativas, es decir, $y=f(x_1, x_2, \dots, x_k)$. Existen características desconocidas que entran a la función, las cuales se denominan parámetros, $\theta=(\theta_0, \theta_1, \dots, \theta_k)$, cuyos valores son estimados a partir de los datos (Rencher & Bruce, 2008). Si a la relación anterior se le adiciona el término de error aleatorio, ε , se obtiene un modelo estadístico paramétrico, con una función f conocida:

$$f = (x_1, x_2, \dots, x_k; \theta) + \varepsilon \quad (1)$$

En los modelos lineales, la función f puede expresarse como una combinación lineal de los parámetros, con lo cual la anterior expresión se reduce a:

$$y = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_k x_k + \varepsilon \quad (2)$$

En muchas situaciones los modelos lineales no resultan apropiados para representar los fenómenos, debido a que el comportamiento de la variable respuesta no puede expresarse adecuadamente como una combinación lineal de los parámetros del modelo, o porque no se cumplen alguno(s) supuesto (s) básicos de los modelos lineales. En estas situaciones deben proponerse modelos más adecuados a la situación de estudio (Paine et al., 2012). Por ejemplo, si se quiere explicar la variable y a partir de variables explicativas x_1, x_2, \dots, x_k , la función f podría expresarse mediante un modelo no lineal. La siguiente expresión, por ejemplo, es un modelo no lineal en el parámetro β_2 :

$$y = \beta_0 + \beta_1 e^{(\beta_2 x)} + \varepsilon \quad (3)$$

Para la elección del modelo debe tenerse en cuenta el tipo de variable respuesta considerada, el contexto en que se trabaja, la experiencia del investigador, así

como otras consideraciones teóricas para abordar el fenómeno estudiado (Huet et al., 2004). Para verificar la linealidad del modelo, basta derivar parcialmente la función f con respecto a cada parámetro. Si los resultados no dependen de ningún parámetro, es lineal, en caso contrario, es no lineal.

En diversas áreas de investigación se han utilizado ampliamente modelos no lineales, permitiendo entender fenómenos mediante la interpretación de los parámetros. Los modelos no lineales son de gran utilidad para entender las dinámicas de la naturaleza (Del Valle, 1986; Poza, 2009; Dos Santos & Porta Nova, 2007; Oswald et al., 2012; Paine et al., 2012; Pardo et al., 2013; Guarín & Del Valle, 2014). En la mayoría de estudios, han servido para realizar los análisis no solo en el campo forestal, sino en muchas otras áreas de la investigación, donde los fenómenos que se pretende explicar requieren modelos no lineales soportados en una base teórica que permitan una interpretación adecuada de los parámetros; casos particulares se presentan en biología (Pardo et al., 2013) o en estudios de relaciones enzimáticas importantes para investigaciones médicas y farmacológicas (Bates & Watts, 1988). Entre los modelos no lineales más utilizados para explicar el crecimiento en árboles de los bosques nativos se destacan Weibull, Logístico, Gompertz, Korf y Von Bertalanffy. Este último es de particular interés porque sus parámetros son interpretables en términos ecológicos.

0.2 Crecimiento Orgánico

El crecimiento orgánico es un proceso del medio natural que intrínsecamente viene ligado a cada uno de los organismos vivos de la Tierra (Pommerening & Muszta, 2016). Diversas teorías han permitido obtener un conocimiento más profundo de los comportamientos y procesos que hacen a unos organismos más exitosos que otros. Se han propuesto diferentes modelos no lineales para explicar diversos fenómenos. Los cuales resultan muy útiles cuando se logra verificar que las ecuaciones representan la teoría subyacente. Ello depende de que los parámetros sean confirmados independientemente y que, apoyados en la teoría, se puedan predecir hechos aún no observados (Von Bertalanffy, 1976; Dos Santos & Porta Nova, 2007). Diversos autores han definido el crecimiento así: *“cambio en el sistema orgánico, el cual se presenta por sí mismo como un incremento en el tamaño que puede ser medido en longitud, diámetro o peso”* (Prodan, 1968); *“el incremento de tamaño con el paso del tiempo”* (Bowman et al., 2013); *“el cambio ontogénico de un organismo en masa que ocupa en el espacio”* (Paine et al., 2012); *“acción encontrada de procesos anabólicos y catabólicos (síntesis y descomposición)”* (Von Bertalanffy, 1938; Del Valle, 1986; Pardo, 2013).

Existen ecuaciones que consideran formas de crecimiento limitado e ilimitado. Esta última situación es rara en la naturaleza (Paine et al., 2012). Para el caso del crecimiento orgánico vegetal se parte de diferentes supuestos; uno de los más usuales es que a mayor edad, mayor será su tamaño, lo cual no siempre resulta cierto. Otro es que los modelos son asintóticos (crecimiento limitado),

por cuanto los organismos dependen de recursos generalmente escasos para su crecimiento.

Tasa de Crecimiento Absoluto (TCA)

Para modelar el diámetro (D) de un árbol en un tiempo t (expresado en años) se utiliza una función F con rango en los reales, continua y estrictamente creciente en el intervalo $[0, \infty)$, que tenga un punto de inflexión y una asíntota superior, así como una inferior, F representa una función acumulativa de la variable independiente (D) en un tiempo dado (t):

$$D(t) = F(t), t \in [0, \infty) \quad (4)$$

F es creciente y diferenciable; su primera derivada con respecto a t es f , la cual es continua y positiva. Esta derivada representa la Tasa de Crecimiento Absoluto (TCA). Calcular la TCA en datos de crecimiento de árboles sin usar un modelo, implica disponer de al menos dos mediciones del D de un árbol en diferentes tiempos. La TCA es la diferencia entre el diámetro final (D_f) y el diámetro inicial (D_i) dividida entre la diferencia del tiempo final (t_f) y el inicial (t_i), así:

$$TCA = f(t) = (D_f - D_i)/(t_f - t_i) \quad (5)$$

La TCA representa el cambio en diámetro por unidad de tiempo ($cm \text{ año}^{-1}$). El concepto de TCA es utilizado en diferentes campos de investigación para describir la rapidez de cambio de un fenómeno en un lapso de tiempo dado. También se le conoce como tasa instantánea, velocidad instantánea o incremento corriente anual. El valor máximo de la TCA corresponde al tiempo t_I en el que se llega al punto de inflexión de la función F o $D(t)$. ,(Debido a que la segunda derivada de F es cero, existe una región en F donde la TCA es aproximadamente constante y máxima, por tanto, se puede decir que hay un rango de valores de t_I donde la máxima TCA es prácticamente la misma. Lo anterior es una la razón por la cual se selecciona un modelo que tenga punto de inflexión (Figura 1).

Tasa de Crecimiento Relativo (TCR (año^{-1}))

Puesto que la TCA depende del tamaño del individuo, resulta inconveniente usarla en estudios de crecimiento, siendo deseable usar en su lugar una tasa que no se vea afectada por este factor. La Tasa de Crecimiento Relativo (TCR) es una medida estandarizada de la capacidad productiva de un organismo, lo que la hace útil para la comparación de individuos con tamaños (D) diferentes. A partir de su análisis se obtiene una mejor aproximación al comparar y modelar el crecimiento (Larocque & Marshall, 1993; Pommerening & Muszta, 2016). Sea p la función que representa la TCR , en función del tiempo (t). La TCR se define como:

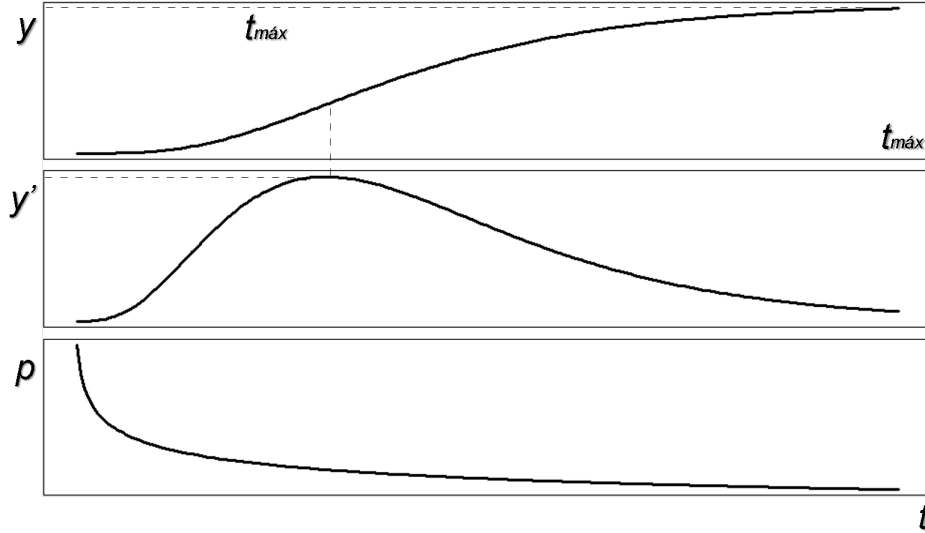


Figura 1: Relación entre la función acumulativa F , TCA y TCR . El tiempo t_I corresponde al punto de inflexión de la función acumulativa F , que corresponde al valor máximo de la TCA .

$$p(t) = (D_f - D_i) / ((t_f - t_i)(D_i)) = TCA/D \quad (6)$$

La TCR también es llamada velocidad de crecimiento relativo, tasa instantánea de crecimiento relativo, incremento relativo periódico o tasa media de crecimiento relativo. En edades tempranas de crecimiento, la TCR es una función monótonamente decreciente con valores cercanos a uno (1) para pequeños valores de t , al incrementarse t , $TCR \rightarrow 0$.

Tasas de crecimiento cero y negativas

En las bases de datos de crecimiento del D de las PPI, con frecuencia se encuentran valores nulos e incluso negativos, especialmente en árboles pequeños, así como también valores excesivamente altos. No existe un consenso sobre el tratamiento que debe dársele a estos datos. Muchos investigadores eliminan los crecimientos negativos (Condit et al., 1993; Muller-Landau, 2004; Uriarte et al., 2004; Gilbert et al., 2006; Wunder et al., 2007, 2008; Dong et al., 2012; Chi et al., 2015); otros los asumen como cero (Kohyama et al., 2003), los hacen equivaler a 0.1 mm año^{-1} (Feeley et al., 2007) o los asumen como muertos (Baltzer & Thomas, 2007). Otros autores eliminan además las tasas de crecimiento que consideran muy altas e improbables, tales como las tasas de crecimiento diámetro superiores a 75 mm anuales (Condit et al., 1993; Uriarte et al., 2004;

Gilbert et al., 2006; Feeley et al., 2007). Van Mantgem et al., (2003) sustrajeron de la base de datos los árboles con crecimientos menores de -2 mm y mayores de 10 mm. Sin embargo, algunos autores retienen todas las tasas de crecimiento, cualquiera sea su magnitud o signo (Gourlet-Fleury et al., 2000; Yao et al., 2001; Gourlet-Fleury, 2005; Holzwarth et al., 2015).

Si bien parece lógico atribuir los crecimientos negativos a errores de medición, Pastur et al., (2006) demostraron que esta no es la única causa, pudiendo presentarse realmente debido a la reducción paulatina del contenido de agua de los árboles, hasta que finalmente mueren. Sin embargo, también se ha encontrado que árboles con crecimientos mínimos o negativos pueden responder a incrementos de iluminación, aun después de largos períodos bajo la sombra del sotobosque (Bellingham & Richardson, 2006).

La posibilidad de que las tasas de crecimiento negativas se deban a errores de medición no justifica *per se* su eliminación, pues los errores por exceso o por defecto deberían ser aleatorios. Por tanto, si se miden muchos árboles la probabilidad de registrar diámetros menores que los reales debería ser igual a la probabilidad de registrar diámetros mayores que los reales. En consecuencia, la eliminación de las tasas de crecimiento negativas tendría como efecto sesgar los resultados hacia tasas de crecimiento mayores que las reales. Por otra parte, si algunos árboles se contraen por pérdida de agua, dando como resultado tasas de crecimiento nulas o negativas, también debe ocurrir que algunos árboles se expandan cuando absorben mucha agua, dando como resultado mayores tasas de crecimiento que las que tendrían si ello no hubiese ocurrido (Goldstein et al., 1998; Volland et al., 2011).

Resulta extraño el consenso de varios autores en establecer 75 mm anuales como umbral superior para las tasas de crecimiento. Aunque tasas superiores a esta provendrían evidentemente de errores de medición, no se sabe por qué se ha elegido precisamente dicha cifra. Igualmente podría proponerse que el umbral fuera 40 mm, porque algunos estudios con anillos de crecimiento anuales en árboles tropicales demuestran que, aun en el mismo árbol, pueden presentarse tasas de crecimiento anuales desde cercanas a cero (nunca negativas) hasta de más de 40 mm año⁻¹ (Inga & del Valle, 2017), cifra que también carecería de argumentos.

Con el fin de disminuir las posibilidades de sesgo mencionadas anteriormente, en este estudio se trabaja bajo el supuesto que una opción que parecería, *prima facie*, apropiada consiste en excluir todos los valores con tasas de crecimiento cero o negativas, e igual número de las tasas más altas de crecimiento. Teniendo en cuenta que la proporción de aquellos valores a extraer no perjudicara la base de datos final, implicando pocos datos para el ajuste.

0.3 Estado del arte de modelos de crecimiento

El crecimiento de las masas forestales ha sido estudiado de manera formal desde el final del siglo XVIII, cuando en 1795 el forestal alemán Oberförster J. Ch. Paulsen presentó uno de los primeros modelos básicos poblaciones ampliamente usado, llamado “tablas de rendimiento” para las especies arbóreas más importantes del distrito de Lippe en Alemania (Assmann, 1970; Lowell & Mitchell 1987; Pommerening & Muszta, 2016). La escuela británica de análisis de crecimiento de plantas fue importante en el siglo XIX por la cuantificación que realizó del crecimiento de plantas y poblaciones a partir de métodos estadístico-matemáticos. Entre 1820 y 1840, el también forestal alemán Christian von Seebach introdujo métodos sistemáticos y científicos para estudiar la producción de la especie arbórea *Fagus sylvatica*. Algunos métodos e instrumentos para estudiar el crecimiento y volumen de árboles fueron añadidos por M. R. Pressler (1815-1886) (Assmann, 1970)..

En estudios realizados en el siglo XX, Del Valle (1986) indica lo siguiente con respecto al análisis e investigación del crecimiento en masas forestales en los bosques tropicales con el método de PPI: “entre los autores que han empleado este sistema están: en Asia y la India, Troup (1915), Foggi (1945) y Setten (1954). 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)”. Más recientemente Poza (2009); Paine et al., (2012); Pardo (2013); Guarín & Del Valle (2014) e Inga & Del Valle (2017) estudiaron el crecimiento de plantas usando el modelo de Von Bertalanffy, argumentando que se fundamenta en la teoría metabólica del crecimiento orgánica, lo que le confiere una explicación biológica para interpretar el crecimiento.

0.3.1 Modelo de crecimiento de Von Bertalanffy

Las primeras aproximaciones para explicar el crecimiento orgánico, a través de una teoría basada en principios biológicos, fueron hechas por el Austriaco Karl Ludwig von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1938) y fueron presentadas más adelante en su libro “*General system theory*”, publicado en 1969 y traducido al español en 1976 (Von Bertalanffy 1969, 1976). La teoría se basa en la conceptualización de los procesos metabólicos de los organismos, entre ellos el crecimiento, considerándolos sistemas abiertos, empleando una ecuación de balance, donde se tiene en cuenta la diferencia entre los procesos de síntesis y los procesos de descomposición de los materiales constituyentes de los organismos. El modelo en su forma diferencial aplicado al crecimiento de los árboles expresa que la TCA , velocidad del crecimiento del D (variable dependiente: dD/dt), es una función de los procesos de síntesis (fotosíntesis) menos los de descomposición (respiración) relacionados con el D de los árboles (variable independiente). Si a

esto se le suman las fluctuaciones aleatorias, se obtiene la siguiente ecuación:

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

- $\frac{dD}{dt}$ es el crecimiento del diámetro en función del tiempo (cm año⁻¹).
- η y γ son dos parámetros adimensionales del modelo que representan las constantes del anabolismo y catabolismo, respectivamente.
- m denota la dependencia de la producción con respecto al tamaño (por ley de alometría). Es un parámetro adimensional que define si la alometría es positiva ($m > 1$), negativa ($m < 1$) o isometría ($m = 1$).
- ε son fluctuaciones aleatorias no controladas.

La forma integrada de la ecuación 7, que se obtiene a partir de la ecuación de Bernoulli (Anexo 1), permite estimar el crecimiento de un organismo en función de su edad, así:

$$D(t) = \frac{\gamma^{(\frac{1}{1-m})}}{\eta} (1 - Be^{(-Kt)})^{(\frac{1}{1-m})} + \varepsilon \quad (8)$$

Donde:

- $D(t)$ es el diámetro (cm) del árbol en el tiempo t .
- El factor $\frac{\gamma^{(\frac{1}{1-m})}}{\eta}$, cuando $t \rightarrow \infty$ representa la asíntota, A , o valor límite máximo en centímetros que puede tomar la variable dependiente, D .
- $B = 1 - (D_0/A)^{1-m}$, cuando $D_0=0$, $B=1$.
- $k = (1 - m)\gamma$, parámetro relacionado con la tasa de crecimiento (año⁻¹).
- t = edad (años), variable independiente.
- m = parámetro adimensional de forma del que depende el punto de inflexión. En $m = 1$ la función se indetermina.

Vásquez (1987) explica que el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy puede generalizarse haciendo variable su parámetro m , lo que da lugar a un modelo de crecimiento flexible. Al reparametrizarse, se tienen casos particulares de otros modelos de crecimiento, por ejemplo: si $m=2$, se obtiene la función de crecimiento Logística; si $m=0$, se transforma en Monomolecular o si $m=1$ es el modelo de Gompertz. Aunque Poza (2009) afirma que el modelo de Von Bertalanffy es una modificación del modelo Logístico de Verhulst, en realidad es lo opuesto. Como $0 < m < \infty$. excepto para $m = 1$ en donde la ecuación se indetermina, teóricamente el modelo puede potencialmente dar lugar a infinitas curvas de crecimiento; pero no todas ellas metabólicamente justificadas (Kiviste et al., 2002).

Von Bertalanffy inicio sus estudios aplicando su modelo a datos poblacionales de peces (Chen et al., 1992; Frisk et al., 2001; Pardo et al., 2013) y dejó explícito en su libro “*Teoría general de los sistemas*” que el valor del parámetro m “no es un número mágico”, de donde se intuye que este entra como un parámetro que debe ser estimado en el ajuste. El modelo de Von Bertalanffy se ha venido implementando en estudios de crecimiento de otros animales (English et al., 2012; Tjørve & Tjørve, 2010; Lehman & Woodward, 2008) y en árboles (Richards, 1959; Piennar & Turnbull, 1973; Del Valle, 1986; Poza, 2009; Guarín & Del Valle, 2014; Inga & Del Valle, 2017).

Según Del Valle (1986), la importancia de utilizar el modelo de Von Bertalanffy se basa en: “su versatilidad y generalidad, por cuanto involucra como casos particulares a la mayoría de las funciones de crecimiento actualmente en uso en biometría”, además de la ventaja de satisfacer especificaciones como la confirmación de los parámetros por experimentación independiente.

0.3.1.1 Interpretación biológica de los parámetros del modelo de Von Bertalanffy

El modelo de Von Bertalanffy representa, en términos de crecimiento vegetal, los procesos encontrados de la fotosíntesis y la respiración. La fotosíntesis está representada por ηD^m , donde η debe ser mayor a cero, m no debería salir del rango de 0 a 1 y D es el diámetro del árbol. A medida que aumenta D , aumentan las tasas, pero cada vez a una menor proporción. Gráficamente, la curva de la fotosíntesis representa una alometría negativa:

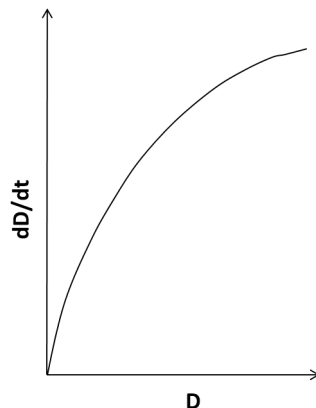


Figura 2: Fotosíntesis, alometría negativa

La respiración se expresa como γD , representando una línea recta denominada isometría, donde γ debe ser mayor de cero. La respiración lineal sugiere que hay un consumo de carbohidratos estructurales en los árboles (Reich et al., 2006). Gráficamente se tiene:

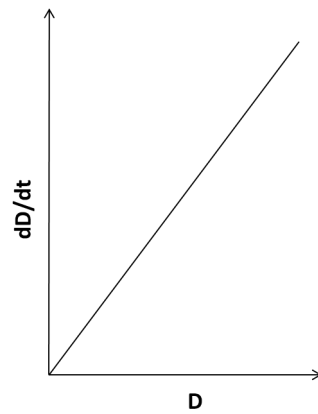


Figura 3: Respiración, isometría

Por lo tanto, al restar estos dos procesos, se llega a que $\frac{dD}{dt} = \eta D^m - \gamma D$, gráficamente es:

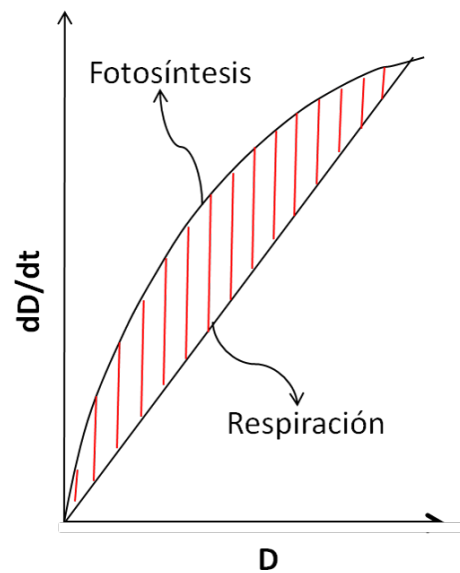


Figura 4: Fotosíntesis-Respiración

Biológicamente para que un organismo experimente crecimiento, debe existir diferencia positiva al sustraer de la fotosíntesis para cada D la respiración (líneas verticales rojas), esta diferencia se muestra cuando se grafican los datos de las $\frac{dD}{dt}$ en función de los diámetros iniciales de los árboles, así:

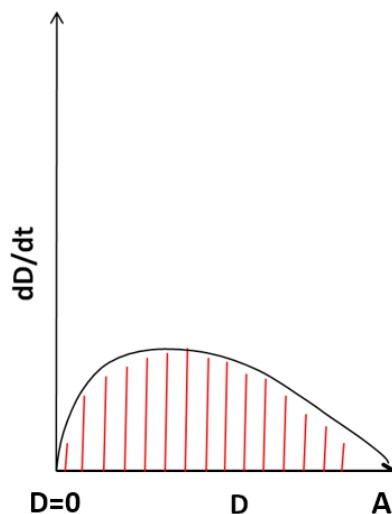


Figura 5: Proceso de crecimiento

La ecuación $\frac{dD}{dt} = \eta D^m - \gamma D$ resultante, tiene dos puntos de equilibrio cuando se iguala a cero. Por tanto, $\frac{dD}{dt} = 0$ cuando $D=0$ (primer punto de equilibrio), y $\frac{dD}{dt} = 0$ cuando $D = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$, que también representa el diámetro máximo o asintótico (A , segundo punto de equilibrio, Figura 5).

Lo anterior tiene sentido desde el punto de vista metabólico sólo si $\eta > 0$, $\gamma > 0$ y $0 < m < 1$. Si $m > 0$, $\eta < 0$ y $\gamma < 0$, la fotosíntesis sería isométrica y la respiración una alometría positiva, lo cual hasta ahora no se ha sido observado en la naturaleza. En este caso el modelo sería empírico, figura 6:

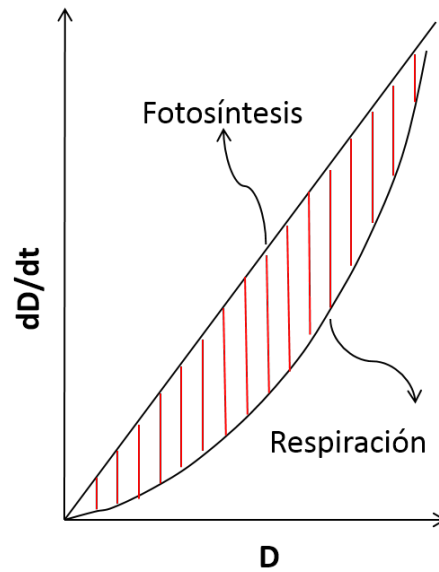


Figura 6: Proceso sin fundamento en la ecología metabólica

0.3.2 Modelo de crecimiento Logístico

El modelo logístico sigue un comportamiento sigmoide, lo cual significa que tiene un componente multiplicativo, representado por una función del tamaño actual de un organismo y otro componente de crecimiento restante, indicando que la tasa de crecimiento aumenta hasta un valor máximo antes de llegar a cero; por tanto, el comportamiento de las tasas de crecimiento se expresa así:

$$\frac{dD}{dt} \propto g(D)[h(A) - h(D)] \quad (9)$$

Donde:

- $\frac{dD}{dt}$ es la *TCA*.
- g y h son las funciones de tamaño actual y del crecimiento restante, respectivamente.
- D representa el diámetro del individuo.
- A es el límite asintótico del crecimiento.

En la Ecuación 9, cuando $g(D) = h(D) = D$, la *TCA* es:

$$\frac{dD}{dt} = \frac{k}{A} f[A - D] \quad (10)$$

Donde $\frac{k}{A}$, que es la constante de proporcionalidad, $k > 0$ y $0 < D < A$ y f es la función de vínculo.

La ecuación 10 se resuelve de manera general y se obtiene la ecuación del modelo logístico:

$$D(t) = A / (1 + e^{(-k(t-\gamma))}), -\infty < t < +\infty \quad (11)$$

Donde Cuando $D = A/2$ se presenta la máxima tasa de crecimiento. Este es el punto de inflexión de la ecuación 11, el cual siempre se presenta al 50% del valor de A , cualquiera que sea el conjunto de datos, lo que le da un comportamiento simétrico en forma de campana a la curva $\frac{dD}{dt} = f(t)$ derivada de ella. El modelo fue obtenido empíricamente para explicar el crecimiento del tamaño de poblaciones (Seber & Wild, 2003). Nótese que si en la ecuación 8, forma integral del modelo de Von Bertalanffy, $m = 2$ se transforma en la logística.

0.3.3 Modelo de crecimiento de Gompertz

El modelo de Gompertz se basa en un modelo propuesto por Benjamín Gompertz en 1825 para riesgos en tablas de vida. Seber & Wild (2003) indican que fue utilizado por Wright en 1926 y por Medawar en 1940 como modelo para entender el crecimiento de seres vivos. La desventaja de este modelo radica en que solo considera dos parámetros, no habiendo un parámetro que modele el punto de inflexión y permita que la curva sea variable. El punto de inflexión de este modelo siempre se presenta al 37% de la asíntota (A) (Richard, 1959; Seber & Wild, 2003) sin que ello pueda ser modificado por la estructura de los datos empleados. Se puede demostrar mediante la regla de *L'Hopital* que este es el mismo modelo de Von Bertalanffy cuando $m = 1$.

Este modelo es útil cuando se estudia el crecimiento de poblaciones cuyo comportamiento es asimétrico con respecto al punto de inflexión de la curva sigmoïdal. El modelo se expresa como sigue:

$$\frac{dD}{dt} = kD[\log(A) - \log(D)] \quad (12)$$

Donde: A = asíntota de crecimiento ($A > 0$), D = diámetro (variable independiente) y k : parámetro del modelo.

Este modelo también permite calcular las TCR , con un poco de aritmética. Dicha tasa presenta un descenso con el logaritmo del tamaño (D). La ecuación es la siguiente:

$$D(t) = Ae^{(-e^{(-k(t-\gamma))})} \quad (13)$$

En esta ecuación, el punto de inflexión se presenta cuando $D = A/e$ y el máximo crecimiento cuando el tiempo $t = \gamma$ es $\Delta D_{max} = kA/exp()$.

0.3.4 Modelo de crecimiento Weibull

Autores como Aguilar (1991) y Pece et al., (2002) han modelado el crecimiento de plantas, con modelos como los mencionados anteriormente, buscando en todos los casos, una alternativa para entender los comportamientos de los patrones que rigen el crecimiento. Usando el método propuesto por Richards (1959), para construir curvas de crecimiento, puede obtenerse la ecuación más conocida del modelo Weibull:

$$D(t) = A - (A - \beta)e^{-(kt)^\delta} \quad (14)$$

donde A , β , δ y k son parámetros del modelo. Haciendo transformaciones a la ecuación anterior, Ratkowsky en 1983 presenta una versión del modelo Weibull, mediante la cual pueden encontrarse las *TCA*:

$$\frac{dD}{dt} = \delta k(A - D)\log(A - D(0))/(A - D)^{(1-\delta)^{-1}} \quad (15)$$

Donde: A , k , δ son parámetros, D denota el diámetro del individuo.

La desventaja de los modelos Gompertz, logístico y Weibull es que los parámetros no tienen interpretación biológica por ser empíricos. Además, los modelos logístico y de Gompertz tienen puntos de inflexión fijos sin relación alguna con los datos empleados para el ajuste, debido a que m está fijado como constante. Por tanto, siguiendo con los distintos desarrollos que existen a la fecha para el análisis de modelos de crecimiento de árboles, en esta investigación se usará el modelo de Von Bertalanffy en su forma diferencial, así como la versión relativizada y la transformación logarítmica de la versión relativizada, para lograr mejores ajustes y evaluar el comportamiento del modelo, aplicándolo a grupos de árboles nativos de los bosques colombianos con comportamientos ontogénicos y rasgos evolutivos similares.

0.4 Planteamiento del problema

Para modelar el crecimiento de los árboles tropicales con datos de PPI, inicialmente se ajusta una regresión $\frac{dD}{dt} = f(D)$. Luego, mediante integración, se obtiene la función $D = h(t)$. Cuando se intenta modelar el crecimiento diamétrico de una especie o grupo de especies y estimar su lapso vital y otros atributos de la población, implícitamente se entiende que se pretende modelar el crecimiento ontogénico de los árboles que llegan a la adultez y que alcanzan las tallas más grandes en esa especie o grupo de especies. Es decir que lo que se busca es modelar el crecimiento de aquellos individuos que han logrado sobrevivir al pasar desde plántulas hasta grandes árboles, que son justamente los que representan las características ontogénicas de la especie o grupo de especies, y no el crecimiento de los individuos que murieron sin alcanzar esos estadios. Esto, sin embargo, no es lo que usualmente ocurre en la modelación, dado que en el ajuste se utiliza la totalidad de los datos, con igual ponderación, sin tener en

cuenta que muchos de los datos correspondientes a las clases diamétricas inferiores sesgan la regresión.

La estructura diamétrica de una especie o grupo de especies se refleja en el número de observaciones que conforman cada clase diamétrica, siendo mucho más abundantes las observaciones en las clases diamétricas pequeñas (v. gr. 10-20) que en las grandes (v. gr. 40-50). En consecuencia, los modelos ajustados subestiman el comportamiento del verdadero grupo objetivo, siendo nuestro aporte más importante proponer una forma diferente de modelar los datos de crecimiento de árboles, incorporando a ellos valores de sobrevivencia individual y posteriormente ajustar los modelos, de tal manera que no subestimen el crecimiento.

Este problema se solucionaría si para el ajuste del modelo $\frac{dD}{dt} = f(D)$, se tuviera en cuenta únicamente la información de los árboles que sobrevivirán hasta la adultez y alcanzarán grandes tallas. No obstante, no se tiene certeza acerca de cuáles son los árboles pequeños que lograrán pasar a las clases diamétricas mayores. Sin embargo, la mayoría de los autores reportan que los árboles con menores tasas de crecimiento tienen mayores probabilidades de morir entre censos sucesivos (Vanclay, 1994; Gourlet-Fleury, 2005; Chao et al., 2008). Consecuentemente, los árboles que presentan mayores tasas de crecimiento tienen mayores probabilidades de sobrevivir.

En este estudio se establece como hipótesis que el empleo de todos los individuos produce curvas de crecimiento de $D = f(t)$ en las que los valores medios de D son inferiores a los valores esperados de diámetro de los árboles de grandes dimensiones. Es decir, que tales curvas subestiman su crecimiento. Por tanto, no deberían emplearse la misma ponderación para los datos de todos los árboles. El aspecto crucial consiste en determinar cuántos y cuáles árboles seleccionar de las clases de D inferiores para modelar el crecimiento, pero también en la determinación del umbral de clase de D a partir del cual deben emplearse las tasas de crecimiento de todos los árboles para modelar su crecimiento.

0.5 Consideraciones ecológicas

En esta sección se presentan, desde el punto de vista ecológico, algunos interrogantes asociados con la modelación del crecimiento de los árboles de los bosques tropicales, producto de la acumulación de experiencias de los autores y del intento de estructurar un procedimiento riguroso para tratar los datos de crecimiento, a partir de la modelación y predicción de las dinámicas de los bosques tropicales.

Diversos investigadores han encontrado que la luz (irradiancia) es el factor más importante para el crecimiento de los árboles, tanto para especies heliófitas como para especies tolerantes (Park, 1992; Turner, 2004; Montagnini y Jordan 2005; Chao et al., 2008; Lüttge, 2008; Günter et al., 2011; Rüger et al., 2012). Desde el sotobosque, donde la iluminación promedio es cercana a 0.5 % de la

radiación incidente, hasta el dosel donde alcanza 100 %, la iluminación y la fotosíntesis aumentan exponencialmente (Shugart, 1984; Wadsworth, 2000; Lowman y Ricker, 2004; Montagnini y Jordan, 2005; Lüttge, 2008).

Los árboles que por constitución genética y/o por ventajas ambientales avanzan en altura desde el sotobosque hacia el dosel, y superan a sus vecinos más cercanos, van alcanzando incrementos exponenciales en iluminación y en fotosíntesis hasta cuando llegan al dosel, o se acercan a su altura máxima, en caso de no ser especies del dosel. A partir de allí, la luz no suele ser un factor importante para su mortalidad. Los árboles con menores tasas de crecimiento en altura tienden a recibir menos luz y a presentar menores tasas de crecimiento en D y mayores tasas de mortalidad (Vanclay, 1994; Gourlet-Fleury, 2005; Chao et al., 2008). Pareciera, entonces, que la clase diamétrica a partir de la cual la altura de los árboles les permite acercarse al dosel (o a sus alturas máximas en especies que no alcanzan el dosel) sería la clave para determinar hasta donde aplicar el tratamiento de ponderación y luego ajustar los modelos de crecimiento. En los bosques tropicales, la altura del dosel varía entre 25 y 35 m (Park, 1992; Wadsworth, 2000; Turner, 2004; Stork y Turton, 2008; Lüttge, 2008), lo que sugiere Wadsworth (2000) una altura promedio del dosel de unos 30 m, aunque algunos árboles emergentes pueden hasta duplicar esta altura.

0.5.1 Umbral para alcanzar el dosel del bosque

Este umbral representa la altura –y por consiguiente, el diámetro– a partir de la cual los árboles no tienen competencia por un factor limitante como la luz solar. La estimación de este umbral respondería una de las preguntas planteadas en nuestra hipótesis, aportando elementos para la modelación de los individuos que llegan a la edad adulta y alcanzan las máximas tallas. Todos los individuos que superen dicho umbral habrían de ser tenidos en cuenta en la modelación del crecimiento, puesto que ya han alcanzado el estado descrito.

0.5.2 Aproximaciones para relacionar el diámetro y la altura de los árboles

Diversos investigadores han estimado la altura (H) en función del D para especies de los bosques tropicales mediante diferentes modelos, siendo la función alométrica la más empleada: $H = aD^b$, donde a y b son parámetros del modelo. No obstante, existen considerables diferencias al usar diferentes modelos para estimar la H de una especie en función del D , a continuación se muestran algunos ejemplos. Schöngart (2008) empleó la función hiperbólica $H = bD/(D + e)$, donde b y e son parámetros del modelo, para estimar la altura de árboles de bosques de Várzea de la Amazonia central. Sus resultados mostraron que para diámetros $D=70$ cm ninguna de las doce especies reportadas en dicho estudio alcanza 30 m de altura, ni aun especies emergentes con diámetros asintóticos promedio de 156 cm. Olivera (2009) obtuvo resultados similares para bosques

amazónicas de tierra firme, empleando el mismo modelo. Para árboles tropicales del sur de China, Fang & Bayley (1998) ensayaron 31 relaciones H versus D . La función asintótica que obtuvo los mejores resultados estima alturas de 23 m para árboles con $D=40$ cm. Cole & Ewel (2006) encontraron relaciones lineales entre D y H con pendiente no diferente de la unidad hasta aproximadamente 30 m de altura para tres especies tropicales. En la Guayana francesa, Sterck & Bongers (1998), emplearon el modelo asintótico de Mitcherlich para la relación H versus D . Los árboles con $D=40$ cm se encontraban ya muy cerca de la altura asintótica, que varió entre 31.3 y 40.5 m. Nebel & Meilby (2005) emplearon este mismo modelo para estudiar la relación H versus D en ocho especies de la Amazonia peruana. Entre las especies que llegaban o superaban el dosel se encontró que para $D=40$ cm, H varió entre 22 y 30 m y las asíntotas entre 31 y 47 m. O'Brien et al. (1995), en Barro Colorado, Panamá, ajustaron relaciones alométricas $H = f(D)$ para ocho especies, de las cuales siete llegaban al dosel o lo superaban. Para diámetros de 40 cm estimaron alturas entre 27 y 30 m. Rich et al., (1986) verificaron el cumplimiento de la teoría de la similitud elástica, $D = aH^{(3/2)}$, en árboles de bosques húmedos tropicales de Costa Rica, encontrando la ecuación $\log_{10} D = -2.42 + 1.43 \log_{10} H$, con ambas variables expresadas en metros. Esta ecuación estima para $H=26.4$ m, $D=0.40$ m. En la literatura consultada existe poca información sobre las especies del subdosel. En la teoría de la dinámica de los bosques, Shugart (1984) y Bugmann (2001) emplean una relación $H-D$ basada en el polinomio cuadrático $H = 137 + b_2 D - b_3 D^2$, donde H se expresa en metros, D en centímetros y 137 es la altura en centímetros a la cual midieron el diámetro; además $b_2 = (H_{m\acute{a}x} - 137)/D_{m\acute{a}x}$ y $b_3 = (H_{m\acute{a}x} - 137)/D_{m\acute{a}x}^2$, $H_{m\acute{a}x}$ es la altura máxima y $D_{m\acute{a}x}$ el diámetro asintótico. Para emplear este modelo se requiere conocer o estimar aproximadamente tanto $H_{m\acute{a}x}$ como $D_{m\acute{a}x}$ que para la mayoría de las especies se desconocen, por lo que su uso no es práctico.

Con resultados tan diversos surgen preguntas como ¿cuál relación $H-D$ debe emplearse para estimar el diámetro al cual los árboles de los bosques tropicales alcanzan el dosel? ¿Cuáles relaciones $H-D$ emplear para las especies emergentes del dosel y cuáles para las del subdosel? Del Valle (2003) calculó la relación alométrica $H = aD^b$ para alrededor de 100 especies encontradas en el muestreo de los bosques tropicales húmedos del Pacífico colombiano. Usando una muestra de 1940 observaciones, logró un ajuste con $r^2 = 0.852$. El modelo ajustado en su forma linealizada se expresa así:

$$\ln(H) = 1.471 + 0.531 \ln(D) \quad (16)$$

Invirtiéndolo la alometría anterior (Ecuación 16), para fines del presente estudio, se estima que el diámetro de los árboles que alcanzan el dosel (30 m) es $D \approx 38$ cm. En cuanto a las especies del subdosel, el cual fluctúa entre 21 y 26 m, se estima que los individuos que alcanzan la máxima altura se ubican en la clase diamétrica entre 20 y 30 cm. Estos criterios son tenidos en cuenta posteriormente para desarrollar realizar la proyección de mortalidad de los individuos.

Parte II

Capítulo 2. Ajuste clásico de curvas de crecimiento diamétrico

0.6 Introducción

La información sobre el crecimiento de los árboles es fundamental para entender su ecología y brindar pautas para la implementación de los programas de recuperación de sitios sin cobertura vegetal (Phillips & Brien, 2017). Sin embargo, la información que alimenta los modelos de crecimiento es difícil de obtener dada la longevidad y el gran tamaño de los árboles; adicionalmente, la enorme riqueza de especies de árboles y la variedad de ambientes donde crecen, producen una gran variación en las tasas de crecimiento tanto a nivel inter como intra específico. Por estas razones el análisis del crecimiento de los árboles representa un enorme desafío para los ecólogos (Bowman et al., 2013).

Algunas variables inherentes a las especies, tales como la longevidad, el sitio donde crecen y el tamaño máximo, son reportadas como determinantes de su crecimiento, pero también los son factores relacionados con la estructura del bosque como la densidad de árboles por unidad de área (Korning & Balslev, 1994; Sande et al., 2015). Se tiene, pues, que el crecimiento de los árboles está determinado por factores de diversa índole: biológicos, espaciales y temporales.

Sin embargo, cuando se quiere modelar el crecimiento individual, se tienen datos de campo de un pequeño número de individuos de las especies, lo cual plantea un problema de muestreo difícil de resolver. En este trabajo, se afrontó este problema estableciendo grupos funcionales dentro de condiciones bioclimáticas similares (zonas bioclimáticas, acorde con el concepto de Holdridge (1987)). Se conformó un número de grupos funcionales significativamente menor que el de las especies, atenuando un poco la tarea de disponer de modelos de crecimiento para cada especie de árboles. Esta estrategia es similar a la seguida por autores como Gourlet Fleury et al., (2005) y Chi et al., (2015), quienes se apoyaron en la ontogenia por grupos funcionales como una alternativa para modelar el crecimiento de árboles tropicales.

VARIABLES como zona bioclimática, densidad de madera y tamaño máximo que alcanzan las especies se tuvieron en cuenta para definir varios grupos ontogénicos (37 en total). El objetivo fue ajustar un modelo no lineal, tomando como variable respuesta las tasas de crecimiento absoluto (TCA o dD/dt) y como variable predictora el diámetro (D), y se evaluaron los supuestos subyacentes. El modelo no lineal utilizado fue el de Von Bertalanffy en su forma absoluta, relativa y aplicando transformación logarítmica a la forma relativa. Adicionalmente, se tuvieron en cuenta algunas restricciones a los parámetros, para que tuvieran interpretación biológica y buen ajuste estadístico

0.7 Materiales y Métodos

La información empleada en el presente estudio consiste en pares de valores (TCA , D), provenientes de árboles de 700 especies identificadas al menos hasta

género, distribuidas en 21 PPI de 1 ha cada una. Las PPI son puntos de muestreo con área fijas, establecidas mediante muestreos probabilísticos en diferentes departamentos de Colombia, que aún albergan bosques naturales: Antioquia, Chocó, Atlántico, Magdalena, Cesar, Tolima, Quindío y Caldas. Cada parcela se censó en dos únicas ocasiones, mediante medición de los D con cintas diamétricas (0.1 cm de precisión), teniendo como límite de muestreo todos los árboles con $D \geq 10$ cm. La medición se hizo aproximadamente a 1.3 m sobre el suelo o sobre los contrafuertes o deformaciones cuando existían. Al momento de la primera medición, se usó pintura para marcar el punto exacto en que esta se realizaba y en así asegurar que en la segunda medición se hiciera en el mismo punto.

Definición de grupos ontogénicos

Para la selección de grupos se tuvo en cuenta el desarrollo evolutivo de los individuos, haciendo converger características que permitieran reunir sus historias de vida. En particular, se tuvieron en cuenta tres criterios:

- Zona bioclimática
- Densidad de madera
- Estrato, esto es, la altura que los árboles adultos alcanzan dentro del bosque.

1. Zona bioclimática. Por la poca cantidad de datos disponibles en bmh-T, y dada la similitud en precipitación y temperatura con el bh-T, estas dos zonas de vida se agruparon en una sola categoría o zona bioclimática. Para las otras tres zonas de vida incluidas en el estudio, además de representar condiciones más contrastantes, se contó con suficiente información, por lo que se mantuvieron como categorías individuales. De esta manera, resultaron 4 zonas bioclimáticas:

- i) bh-T y bmh-T (bosque húmedo tropical y bosque muy húmedo tropical)
- ii) bs-T (bosque seco tropical)
- iii) bh-PM (bosque húmedo premontano)
- iv) bh-MB (bosque húmedo montano bajo).

La Tabla 1 resume algunas de las características de las PPI, por zona bioclimática.

2. Densidad de la Madera. Dentro de cada una de las zonas bioclimáticas, las especies se clasificaron en cuatro clases de densidad básica de la madera (ρ):

- i) $\rho \leq 0.4$

Cuadro 1: Información de los datos utilizados en el estudio

Grupo de Zona bioclimática	Cantidad de parcelas de 1 ha	Departamentos	Cantidad de especies determinadas	N° de árboles
bh-T y bmh-T ¹	8	Antioquia, Chocó y Santander	371	3187
bh-MB ²	9	Antioquia, Caldas, Tolima y Quindío.	225	5663
bs-T ³	3	Bolívar y Cesar	64	1159
bh-PM ⁴	1	Antioquia	44	793

¹bh-T y bmh-T: bosque húmedo tropical y bosque muy húmedo tropical.² bh-MB: bosque húmedo montano bajo. ³bs-T: bosque seco tropical. ⁴ bh-PM: bosque húmedo premontano.

ii) $0.4 < \rho \leq 0.6$

iii) $0.6 < \rho \leq 0.8$

iv) $\rho > 0.8$

3. Estrato. Las especies dentro de cada uno de los 16 grupos resultantes de combinar los criterios de zona bioclimática y densidad de la madera, se clasificaron a su vez en tres categorías, con base en la altura máxima (H) que alcanzan los árboles adultos, así:

i) emergentes: $H \geq 35$ m

ii) dosel: $25 \text{ m} \leq H < 35$ m

iii) subdosel: $15 \text{ m} \leq H < 25$ m

Tras conformar los grupos ontogénicos, cada una de las especies (o géneros) se sometió a una revisión exhaustiva de literatura y de criterio experto, para determinar si debía seguir dentro del grupo asignado o si, por el contrario, debía pasar a otro grupo ontogénico.

De los 48 grupos ontogénicos que teóricamente podrían conformarse en virtud de los tres criterios mencionado (zona bioclimática, densidad de la madera y estrato), solo resultaron 37, puesto que los 11 grupos restantes tenían muy pocas observaciones (o incluso ninguna). La Tabla 2 muestra los 37 grupos seleccionados para la modelación.

Cuadro 2: Resumen de los grupos ontogénicos

Grupo ontogénico	Zonas de Vida	Densidad (gr/cm ³)	Estrato
G1	bh-T y bmh-T	$\rho \leq 0.4$	Emergentes
G2	bh-T y bmh-T	$\rho \leq 0.4$	Dosel
G3	bh-T y bmh-T	$\rho \leq 0.4$	Subdosel
G4	bh-T y bmh-T	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Emergentes
G5	bh-T y bmh-T	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Dosel
G6	bh-T y bmh-T	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Subdosel
G7	bh-T y bmh-T	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Emergentes
G8	bh-T y bmh-T	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Dosel
G9	bh-T y bmh-T	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Subdosel
G10	bh-T y bmh-T	$\rho > 0.8$	Emergentes
G11	bh-T y bmh-T	$\rho > 0.8$	Dosel
G12	bh-T y bmh-T	$\rho > 0.8$	Subdosel
G13	bs-T	$\rho \leq 0.4$	Emergentes
G14	bs-T	$\rho \leq 0.4$	Dosel
G15	bs-T	$\rho \leq 0.4$	Subdosel
G16	bs-T	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Emergentes
G17	bs-T	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Dosel
G18	bs-T	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Subdosel
G19	bs-T	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Dosel
G20	bs-T	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Subdosel
G21	bs-T	$\rho > 0.8$	Emergentes
G22	bs-T	$\rho > 0.8$	Dosel
G23	bs-T	$\rho > 0.8$	Subdosel
G24	bh-PM	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Dosel
G25	bh-PM	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Subdosel
G26	bh-PM	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Dosel
G27	bh-PM	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Subdosel
G28	bh-PM	$\rho > 0.8$	Subdosel
G29	bh-MB	$\rho \leq 0.4$	Dosel
G30	bh-MB	$\rho \leq 0.4$	Subdosel
G31	bh-MB	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Emergentes
G32	bh-MB	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Dosel
G33	bh-MB	$0.4 < \rho \leq 0.6$	Subdosel
G34	bh-MB	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Dosel
G35	bh-MB	$0.6 < \rho \leq 0.8$	Subdosel
G36	bh-MB	$\rho > 0.8$	Emergentes
G37	bh-MB	$\rho > 0.8$	Subdosel

Para fines de la validación independiente, antes de iniciar la modelación, se extrajeron 258 pares de observaciones ($\frac{dD}{dt}$, D) de la base de datos, correspondientes a árboles con: $20 \text{ cm} < D < 40 \text{ cm}$ y con $\frac{dD}{dt} > 0.5 \text{ cm año}^{-1}$.

A cada uno de los 37 grupos relacionados en la Tabla 2 se le ajustó el modelo

diferencial de Von Bertalanffy:

$$\frac{dD}{dt} = \eta D^m - \gamma D + \varepsilon \quad (17)$$

Asimismo, se ajustaron los modelos que surgen de su transformación en tasas relativas: $(\frac{1}{D})(\frac{dD}{dt}) = f(D)$ y en tasas logarítmicas relativas $\ln((\frac{1}{D})(\frac{dD}{dt})) = \ln(f(D))$, verificando en cada paso el ajuste de los modelos y el cumplimiento de los supuestos de la regresión.

El buen ajuste de los modelos no lineales depende en gran parte de aspectos: *i)* La elección de un modelo que recoja adecuadamente la relación exhibida por los datos; para ello el conocimiento experto es muy importante. *ii)* La adecuada elección de valores paramétricos iniciales, que permita la convergencia de la suma de los errores cuadráticos hacia un mínimo absoluto; para ello suele ser muy útil la información de estudios previos.

Para la búsqueda de los estimadores paramétricos iniciales, se emplearon técnicas tales como “tanteo” y “rejillas”. El método de tanteo consiste en asignar valores iniciales que se consideran plausibles para cada parámetro. La convergencia usando el método de tanteo depende de conocimientos previos del fenómeno para asignar valores iniciales de partida basados en estudios previos. Por lo tanto, diferentes juegos de parámetros iniciales se asignaron de estudios realizados por Del Valle (1986), Gourlet-Fleury & Houllier (2000) e Inga & Del Valle (2016), pero en todos los casos los resultados fueron de no convergencia, utilizando el algoritmo de Gauss-Newton (GN) y otros que vienen implementados en la función `nls()` del paquete estadístico R (R Core Team, 2017), tales como “port” y “plinear”. Para las rejillas se elige un rango de posibles valores de los parámetros; el algoritmo elige el conjunto de parámetros que minimiza la suma de cuadrados residuales (Ritz & Streibig, 2008).

En el presente estudio, surgieron inconvenientes para llegar a resultados de convergencia exitosa utilizando el paquete estadístico R, los primeros resultados que convergieron a una solución se obtuvieron mediante el procedimiento NLIN del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc, 2003), con el algoritmo Levenberg-Marquardt (LM), que combina los algoritmos de “descenso rápido” y “Gauss-Newton”. Para el G1, las estimaciones paramétricas del modelo de Von Bertalanffy obtenidas en SAS, mediante el algoritmo LM, fueron las siguientes y sirvieron como valores de partida para la mayoría de ajustes en los grupos ($\eta = 2.28$, $m = 0.41$, $\gamma = 0.09$). Los valores paramétricos anteriores, se usaron como valores de inicio en el ajuste de la regresión, pero esta vez con el paquete `minpack.lm` y la función `nlsLM()` que usa el algoritmo LM (Timur et al., 2016). Se encontró en la mayoría de casos la convergencia para el resto de grupos ontogénicos.

En algunos casos, los valores estimados de los parámetros que correspondieron a diámetros asintóticos (A), no estuvieron acorde a la realidad biológica.

Una alternativa para obtener estimaciones de los diámetros asintóticos que correspondan con valores biológicamente aceptables consistió en disminuir la sensibilidad del modelo, restringiendo el parámetro que representa la A . Shifley & Brand (1984) y Brewer et al., (1985) utilizaron este método en bosques templados, fijando A como el valor más alto de la muestra.

Se esperaría que, tras el ajuste de la Ecuación 17, los resultados de los estimadores paramétricos de A y m fueran interpretables, y que se cumplieran los supuestos de la regresión; no obstante, en el presente estudio, esto no sucedió. Si no se hubieran encontrado las anteriores dificultades, se hubiera optado por ajustar el siguiente modelo: $((\frac{1}{D})(\frac{dD}{dt})) = \eta D^{(m-1)} - \gamma$, donde $(\frac{1}{D})(\frac{dD}{dt})$ representa la tasa de crecimiento relativa (TCR , versión relativizada de Bertalanffy). Si aún no se satisficieran los supuestos de la regresión, se ajustaría el modelo anterior con transformación logarítmica a la versión relativizada: $ln((\frac{1}{D})(\frac{dD}{dt})) = ln(\eta D^{(m-1)} - \gamma)$.

Puesto que en el presente estudio, al ajustar la Ecuación 17, ni se satisficieron los supuestos de la regresión, ni se obtuvieron estimaciones interpretables de los parámetros, se optó por ajustar un modelo modificado, acorde con la propuesta de Del Valle (1986), quien utilizó la técnica de asíntota conocida, que consistió en modificar el modelo de Von Bertalanffy, despejando a γ de la expresión $A = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$ y luego reemplazarlo en la Ecuación 17, obteniendo el modelo representado por la Ecuación 18, que se expresa en términos de tres parámetros (η , m y A).

Al ajustar el modelo de Von Bertalanffy con base en esta estrategia, deberían obtenerse estimaciones paramétricas con interpretación biológica. Con ayuda de criterio experto, se limitó el rango de los posibles valores de los parámetros (η , m y A). Se ajustó el modelo para cada uno de los grupos ontogénicos, usando el algoritmo LM de la función nlsLM() (Timur et al., 2016), implementada en R (R Core Team, 2017). Del Valle (1986) e Inga & Del Valle (2017) encontraron resultados más consistentes con la realidad biológica, pero los ajustes siguen siendo insatisfactorios .

$$\frac{dD}{dt} = \eta(D^m - D(A^{m-1})) \quad (18)$$

Cuando los supuestos de la regresión no se cumplieron y la eficiencia del modelo fue baja (debido a la alta dispersión que existente en los datos), se usó la versión relativizada del modelo de Von Bertalanffy, el cual se obtiene al dividir ambos lados de la Ecuación 18, por D , dando lugar a la Tasa de Crecimiento Relativo (TCR):

$$(\frac{1}{D})(\frac{dD}{dt}) = \eta(D^{m-1} - A^{m-1}) \quad (19)$$

En los casos en los que no se cumplieron los supuestos de la regresión, se aplicó la transformación logarítmica a la Ecuación 19, resultando la Ecuación 20. Esta fue ajustada con la función `nlsLM()`, mostrando mejores resultados en cuanto al cumplimiento de los supuestos de normalidad de los errores y homogeneidad de varianzas (Tabla 5).

$$\ln\left(\frac{1}{D}\right)\left(\frac{dD}{dt}\right) = \ln(\eta) + \ln(D^{m-1} - A^{(m-1)}) \quad (20)$$

Donde \ln es la función logaritmo natural. Para ajustar la Ecuación 20, se modificó la variable TCA sumándole una constante positiva ($C = -$ mínimo valor $+ 0.1$) a las TCA , a fin de evitar las indeterminaciones que resultarían de calcular logaritmos con $TCA \leq 0$ (Gourlet-Fleury et al., 2005).

Para efectos de la autovalidación se utilizaron las pruebas de Kolmogórov-Smirnov (normalidad) y Breusch-Pagan (homogeneidad de varianzas), debido a que es la más recomendada en la literatura revisada (Inga y del Valle, 2017). La independencia de los errores podría no satisfacerse en estudios en los que se usaran sucesivas tasas de crecimiento para un mismo individuo. En estudios como el presente, donde se toma una única tasa de crecimiento por individuo, la independencia se da por descontada. También se calculó la eficiencia del modelo (EM) (Vanclay (1994) (Ecuación 21), consistente en evaluar el desempeño relativo del modelo. Valores cercanos a 0 indican muy bajo desempeño del modelo, mientras que valores cercanos a uno indican un desempeño deseable:

$$EM = 1 - \frac{\sum(y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum(y_i - \bar{y}_i)^2} \quad (21)$$

Donde y_i , \bar{y}_i , y \hat{y}_i representan el i -ésimo valor observado, el valor promedio y el i -ésimo valor estimado respectivamente.

0.8 Resultados

Ajuste de la base de datos sin ponderación

La figura 7 refleja el patrón de asociación entre la TCA y el D_i típicamente encontrado en los diferentes grupos ontogénicos. Se destaca el gran número de individuos en las clases diamétricas inferiores, así como la alta variabilidad de sus tasas de crecimiento.

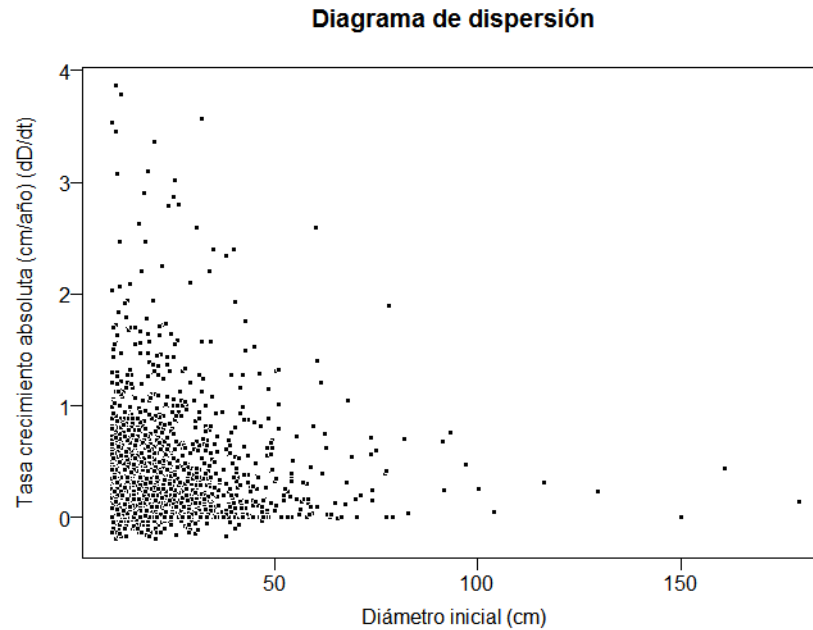


Figura 7: Diagrama de dispersión entre diámetro (D_i) y Tasa de Crecimiento Absoluto (TCA)

Para todos los grupos ontogénicos se inició la modelación de la TCA con la ecuación de Von Bertalanffy en su forma diferencial (Ecuación 17), que considera los parámetros η , m y γ . Debido a la alta dispersión, los ajustes fueron bastante bajos y erráticos, no coincidiendo siquiera en la concavidad entre grupos ontogénicos (figura 8). En adición, se obtuvieron estimaciones de los parámetros que carecían de interpretación biológica, tales como valores negativos del parámetro m y, en algunos casos, la sobreestimación o subestimación del punto de equilibrio o diámetro asintótico, $A = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$, dando lugar a desviaciones exageradas de los valores esperados en algunos grupos ontogénicos para los cuales se conocía, por literatura o por criterio experto, su valor aproximado. Así, por ejemplo, para grupos ontogénicos del subdosel que no deberían superar valores asintóticos de $A \approx 80$ cm, se obtuvieron valores de $A = 200$ cm.

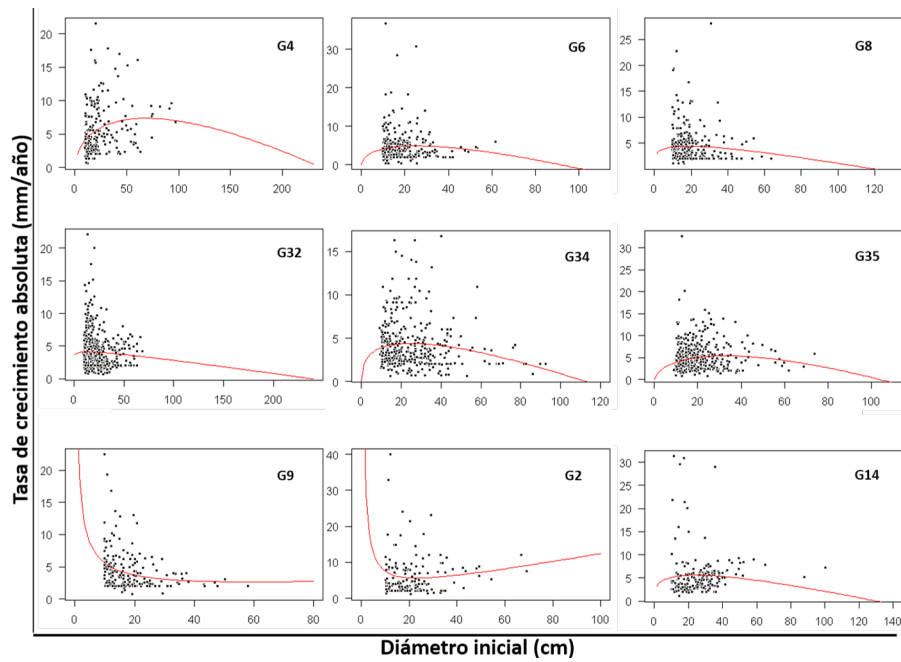


Figura 8: Curvas ajustadas del modelo de Von Bertalanffy para los datos de D y TCA (cm año^{-1}), para 9 grupos ontogénicos.

En la Figura 9 se muestran los resultados de las curvas ajustadas utilizando el método de asíntota conocida (Ecuación 18). El valor asíntótico del diámetro (A) está en el extremo final de la curva ajustada, donde se corta el eje x en sus valores superiores. Las curvas ajustadas para los grupos 1 y 3 del dosel y subdosel, respectivamente, son más consistentes que los resultados mostrados en la Figura 8.

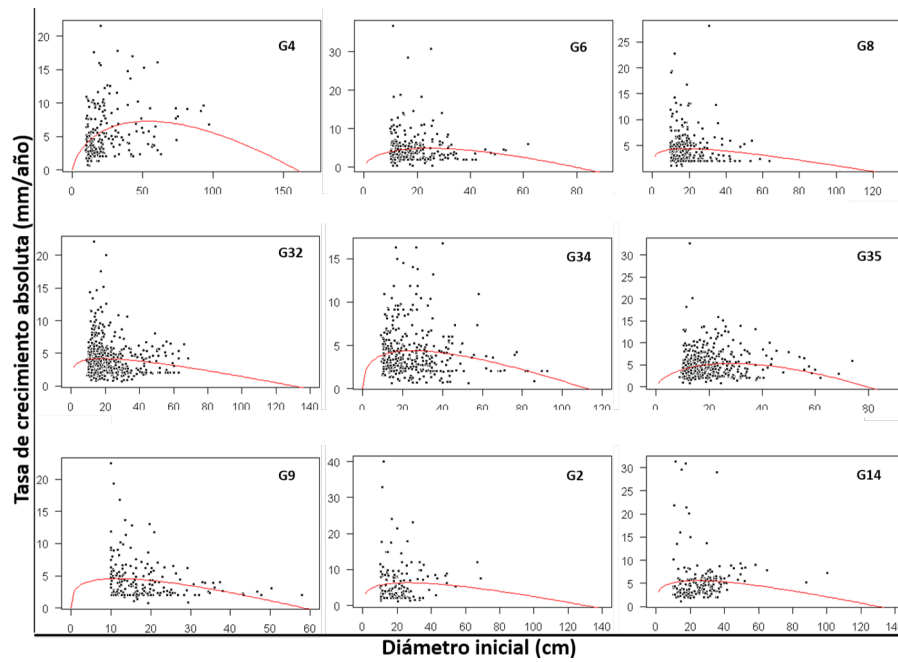


Figura 9: Modelo ajustado de Von Bertalanffy, con parámetros η , m y A , para la relación entre TCA (cm año^{-1}) y Di (cm), en 9 grupos ontogénicos.

Aquí se ratifica lo indicado anteriormente. Con este modelo no se logró una mejor satisfacción del supuesto de homogeneidad de varianza. En casi todos los grupos se rechaza la normalidad de los residuales. La siguiente tabla presenta el resumen de los estimadores paramétricos y valores de autovalidación para el modelo de la Ecuación 18.

Cuadro 3: Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos para cada grupo ontogénico. Ecuación 18

Grupo ontogénico	η	m	A	K-S	B-P	EM
G1	5.92	0.96	179	0.00	0.81	0.12
G2	40.16	-0.80	28	0.00	0.16	0.01
G3	4.03	0.70	46	0.00	0.63	0.01
G4	1.40	0.63	238	0.00	0.33	0.08
G5	3.30	0.26	119	0.00	0.94	0.00
G6	1.78	0.59	92	0.00	0.76	0.01
G7	3.54	0.34	124	0.00	0.30	0.03
G8	2.46	0.32	118	0.00	1.00	0.00
G9	55.29	-1.03	28	0.00	0.07	0.05
G10	2.27	0.29	518	0.00	0.70	0.01
G11	298.35	-2.17	11	0.02	0.00	0.28
G12	1.98	0.79	66	0.00	0.77	0.02
G13	1.29	0.61	696	0.00	0.68	0.08
G14	72.94	-1.09	22	0.00	0.23	0.02
G15	1006.52	-2.24	16	0.00	0.35	0.06
G16	10.26	-0.48	23	0.35	0.00	0.37
G17	8.49	-0.38	23	0.03	0.42	0.11
G18	4.00	0.94	71	0.00	0.82	0.04
G19	62411.77	-4.05	12	0.00	0.26	0.15
G20	2.02	0.18	266	0.00	0.96	0.12
G21	88.05	-1.15	23	0.00	0.55	0.02
G22	1.78	0.88	118	0.00	0.83	0.08
G23	24895.87	-3.77	13	0.01	0.51	0.17
G24	1.23	0.47	218	0.00	0.66	0.05
G25	2.85	0.94	75	0.89	0.96	0.09
G26	2.85	0.06	94	0.00	0.66	0.05
G27	1.88	0.95	460	0.00	0.78	0.17
G28	0.89	0.79	141	0.00	0.04	0.04
G29	2.81	0.22	150	0.00	0.68	0.01
G30	2.84	0.21	1588	0.00	0.28	0.01
G31	3.64	-0.03	93	0.00	0.81	0.03
G32	3.69	0.07	237	0.00	0.27	0.00
G33	1.43	0.71	100	0.00	0.14	0.03
G34	1.97	0.42	113	0.00	0.86	0.02
G35	1.58	0.74	104	0.00	0.84	0.03
G36	3.61	0.97	102	0.00	0.45	0.04
G37	1.52	0.49	83	0.00	0.52	0.04

K-S: Kolmogorov Smirnov. B-P: Breuch y Pagan. EM: Eficiencia del modelo

Las estimaciones de los tres parámetros considerados en la Ecuación 19, estuvieron condicionadas para que se movieran en un rango biológicamente coherente. La relativización del modelo reduce la dispersión, propiciando mejores

ajustes (Figura 10). Los estimadores paramétricos obtenidos con la función `nlsLM()` se utilizaron como valores de partida para ajustar nuevamente el modelo con la función `nls()`, con lo cual se mejoraron los ajustes.

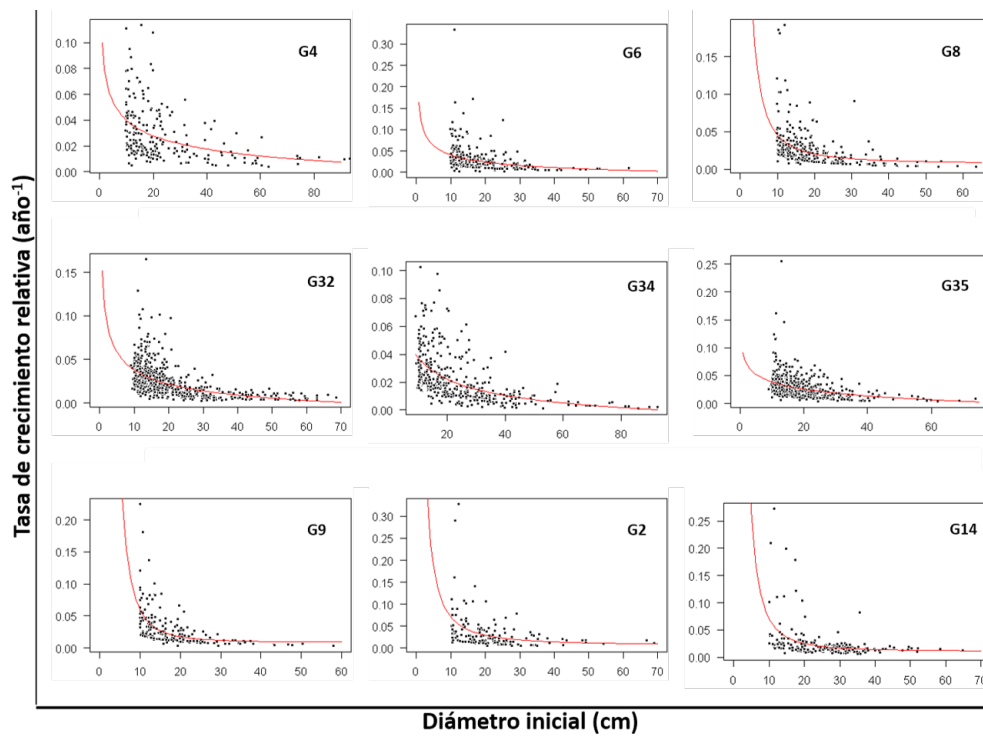


Figura 10: Ajuste de la ecuación 19 para la relación entre TCR (año^{-1}) y D_i , en 9 grupos ontogénicos.

La Tabla 4 muestra los resultados de los estimadores paramétricos y los valores de autovalidación del modelo representado por la Ecuación 19.

Cuadro 4: Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos para cada grupo ontogénico, Ecuación 19

Grupo ontogénico	η	m	A	K-S	B-P	-EM
G1	3.00	0.90	160.00	0.00	0.64	0.11
G2	3.00	0.36	130.00	0.00	0.18	-0.01
G3	3.00	0.67	65.47	0.00	0.67	0.00
G4	1.61	0.84	160.00	0.00	0.25	0.08
G5	3.00	0.32	108.70	0.00	0.94	0.00
G6	3.00	0.35	80.00	0.00	0.60	0.00
G7	3.00	0.39	130.00	0.00	0.28	0.03
G8	2.13	0.42	103.85	0.00	0.99	0.00
G9	3.00	0.35	58.76	0.00	0.04	0.04
G10	1.94	0.42	160.00	0.00	0.59	0.01
G11	1.96	0.33	112.03	0.01	0.69	0.00
G12	3.00	0.26	77.87	0.00	0.15	0.05
G13	3.00	0.95	160.00	0.00	0.60	0.15
G14	3.00	0.31	130.00	0.00	0.07	-0.02
G15	1.62	0.85	80.00	0.00	0.94	-0.07
G16	3.00	0.94	160.00	0.01	0.01	0.16
G17	3.00	0.94	130.00	0.07	0.19	0.05
G18	1.72	0.82	80.00	0.00	0.84	0.04
G19	1.82	0.52	130.00	0.00	0.97	-0.03
G20	3.00	0.94	80.00	0.00	0.17	0.01
G21	1.35	0.72	160.00	0.27	0.33	0.06
G22	1.86	0.90	130.00	0.00	0.06	0.14
G23	3.00	0.19	60.47	0.00	0.30	0.04
G24	1.10	0.63	130.00	0.00	0.44	0.05
G25	1.78	0.88	80.00	0.89	0.97	0.09
G26	1.28	0.79	130.00	0.00	0.73	0.04
G27	3.00	0.94	80.00	0.05	0.48	0.28
G28	3.00	0.95	80.00	0.00	0.09	-0.06
G29	1.48	0.84	130.00	0.01	0.01	0.07
G30	1.97	0.58	80.00	0.00	0.12	-0.03
G31	1.87	0.39	160.00	0.00	0.72	0.01
G32	2.76	0.23	130.00	0.00	0.43	0.00
G33	3.00	0.93	80.00	0.00	0.00	0.04
G34	2.26	0.32	123.50	0.00	0.83	0.02
G35	3.00	0.92	80.00	0.00	0.07	0.03
G36	2.39	0.08	160.00	0.39	0.46	0.05
G37	1.48	0.52	80.00	0.00	0.18	0.01

K-S: Kolmogorov SmirnovShapiro Wilk, B-P Breuch y Pagan, EM Eficiencia del modelo

Para mejorar el cumplimiento de los supuestos, se ajustó la transformación logarítmica del modelo relativizado de Von Bertalanffy, el cual se presenta en la Ecuación 20.

Cuadro 5: Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos para cada grupo ontogénico, Ecuación 20

Grupo ontogénico	η	m	A	K-S	B-P	EM
G1	0.17	0.87	190.00	0.08	0.54	0.49
G2	0.27	0.30	130.00	0.00	0.70	0.23
G3	0.27	0.52	51.67	0.00	0.56	0.24
G4	0.11	0.78	190.00	0.08	0.41	0.27
G5	0.29	0.20	130.00	0.00	1.00	0.32
G6	0.22	0.42	80.00	0.00	0.68	0.35
G7	0.50	0.03	190.00	0.01	0.12	0.51
G8	0.17	0.43	101.90	0.00	0.78	0.35
G9	0.48	0.00	80.00	0.00	0.02	0.48
G10	0.20	0.31	190.00	0.00	0.74	0.40
G11	0.20	0.29	124.10	0.03	0.81	0.46
G12	0.26	0.26	80.00	0.08	0.32	0.56
G13	1.90	0.99	190.00	0.46	0.66	0.21
G14	0.13	0.71	130.00	0.00	0.01	0.23
G15	0.13	0.74	80.00	0.06	0.65	0.35
G16	3.00	1.00	190.00	0.45	0.58	0.31
G17	0.14	0.78	130.00	0.31	0.08	0.30
G18	0.17	0.85	80.00	0.57	0.83	0.31
G19	0.15	0.55	130.00	0.06	0.51	0.19
G20	3.00	1.00	80.00	0.04	0.44	0.35
G21	0.15	0.47	190.00	0.01	0.97	0.29
G22	0.19	0.91	130.00	0.00	0.53	0.22
G23	0.38	0.00	80.00	0.06	0.32	0.52
G24	0.10	0.68	130.00	0.00	0.94	0.28
G25	0.31	0.95	80.00	0.00	0.59	0.33
G26	0.13	0.86	130.00	0.27	0.19	0.28
G27	3.00	1.00	80.00	0.39	0.93	-0.10
G28	2.97	1.00	80.00	0.02	0.05	0.47
G29	0.17	0.88	103.81	0.16	0.07	0.40
G30	0.16	0.66	80.00	0.00	0.00	0.28
G31	0.18	0.33	190.00	0.67	0.78	0.48
G32	0.25	0.21	130.00	0.01	0.42	0.46
G33	0.14	0.82	100.00	0.00	0.00	0.25
G34	0.24	0.22	130.00	0.01	0.26	0.52
G35	0.14	0.76	100.00	0.08	0.00	0.30
G36	0.24	0.06	190.00	0.98	0.27	0.84
G37	0.16	0.40	85.94	0.16	0.03	0.50

K-S: Kolmogorov Smirnov, B-P Breuch y Pagan, EM Eficiencia del modelo

La aplicación de la transformación logarítmica permitió concentrar la relación entre la TCR y el D , dando lugar a mejores ajustes en la mayoría de los grupos (Figura 11).

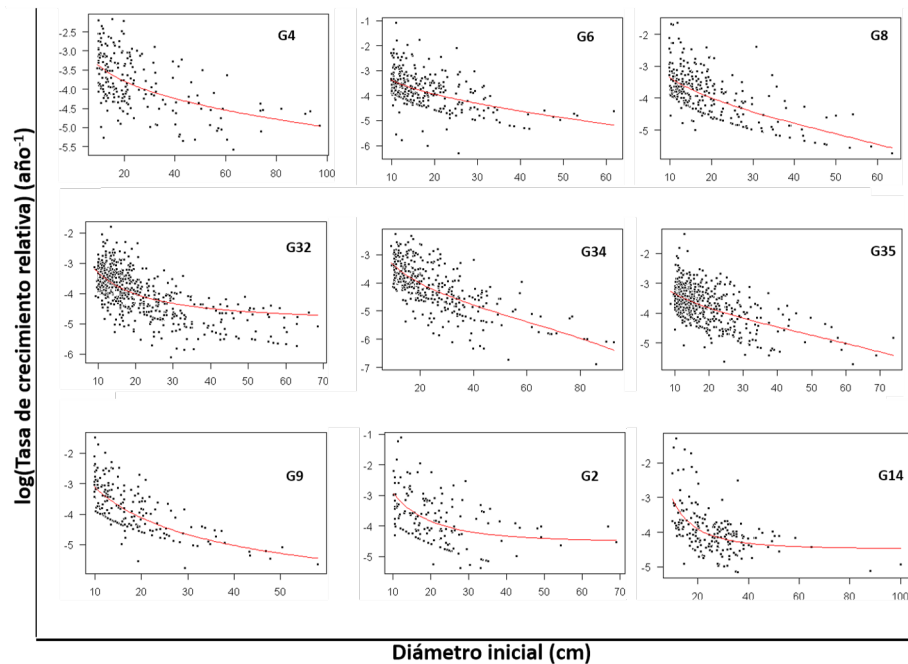


Figura 11: Ajuste del modelo relativizado de Von Bertalanffy con transformación logarítmica para la relación entre el logaritmo natural de la TCR (año^{-1}) y el D (cm), en diferentes grupos ontogénicos.

0.9 Discusión

La relación entre las TCA y los D exhibe, al menos por lo encontrado en este estudio, una dispersión tan grande que difícilmente podría ser adecuadamente explicada mediante algún modelo estadístico. En este caso, el modelo de Von Bertalanffy no solamente falla en brindar un buen ajuste en cuanto a porcentaje de explicación, sino que tampoco logra satisfacer los supuestos. En adición, las estimaciones de los parámetros no tienen significado biológico.

Los estimadores paramétricos de A en la Ecuación 18 restringen la predicción del crecimiento de los grupos de especies. Este problema ya ha sido reportado anteriormente (Zhang, 1997), quien afirma que con el uso de regresión no lineal, la asíntota es menos estable, dando lugar a valores paramétricos no razonables biológicamente, especialmente cuando no hay suficientes datos en las clases diamétricas superiores; por tanto, condicionar el valor asíntótico de la ecuación de Von Bertalanffy resulta más conveniente para llegar a resultados coherente con los fenómenos biológicos. Al aplicar la propuesta de asíntota conocida de Del Valle (1986), aunque se obtienen estimaciones con significado biológico, los ajustes siguen siendo igualmente pobres y se mantiene asimismo el incumplimiento

de los supuestos del modelo.

Al trabajar con las *TCR*, aunque se observa un patrón de asociación más concentrado con los *D*, aún no se logra una modelación satisfactoria de dicha relación. En particular, el modelo relativizado de Von Bertalanffy, con un nivel de significancia del 5 %, exhibe bajos porcentajes de explicación de la variabilidad y desviaciones muy significativas del supuesto de normalidad de los errores (valores $p < 0.05$).

Cuando se aplica transformación logarítmica a las *TCR* y se ajusta el modelo relativizado de Von Bertalanffy para relacionar el logaritmo de las *TCR* con el diámetro, se obtienen resultados más satisfactorios para la mayoría de grupos ontogénicos, tanto en el cumplimiento de supuestos del modelo como en lo referente a la eficiencia y esto se evidenció a través de valores del Criterio de información de Akaike (AIC). Estos resultados coinciden con los encontrados por Inga y del Valle (2017)..

Parte III

Capítulo 3. Ajuste de curvas de crecimiento, mediante regresión ponderada

0.10 Introducción

El estudio del crecimiento de árboles tropicales ha sido un tema de interés global para entender más profundamente las dinámicas de los bosques tropicales. Los gradientes ambientales y la alta diversidad de especies con diferencias marcadas en el crecimiento, son factores que impiden el óptimo desempeño de modelos para predecir las dinámicas en los bosques (Gourlet Fleury et al., 2005, Chi et al., 2015). A pesar de los esfuerzos por avanzar en el tema, existen características ontogénicas que aún siguen desconocidas. Algunas características como el tamaño del individuo, sus tasas de crecimiento y rasgos funcionales como la densidad de la madera, han sido estudiadas y son variables importantes que ayudan a entender la verdadera ontogenia de los individuos y, por tanto, a modelar de una manera más adecuada su crecimiento (Chao et al., 2008; Paine et al., 2012).

Para modelar el crecimiento de los árboles existen variables muy importantes que deben ser consideradas. Por un lado, la densidad de la madera es un rasgo muy importante en el estudio del crecimiento de los árboles forestales tropicales. Numerosas investigaciones han demostrado que la mortalidad correlaciona negativamente tanto con las tasas de crecimiento como con la densidad de la madera (Muller-Landau, 2004; King et al., 2006; Osunkoya et al., 2007; Chao et al., 2008; Kraft et al., 2010; Wright et al., 2010; Rüger et al., 2012). Luego, al comparar entre especies, a mayor densidad, el crecimiento de los árboles es más lento, pero aumenta su sobrevivencia. Varios autores reportan mayores tasas de mortalidad en árboles con crecimientos negativos, seguidos por aquellos con crecimiento cero y luego por los de menores tasas de crecimientos (Vanclay, 1994; Pacala et al., 1996; Gourley-Fleury, 2000; Van Mantgem et al., 2003; Muller-Landau, 2004; Chao et al., 2008; Holzwarth et al., 2015). Lang & Knight (1983) indican que las tasas de mortalidad se incrementan cuando los árboles presentan tasas de crecimiento inferiores a $0.1 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$. No obstante, Osunkoya et al., (2007) reportan lo opuesto. También existe mortalidad episódica, como la que se presenta cuando caen árboles grandes debido a causas naturales o antrópicas que matan numerosos árboles pequeños. Esta no se tomará en consideración por la dificultad que habría para su modelación.

Adicional a lo anterior, es importante conocer en qué momento los organismos pueden experimentar *TCA* lentas, rápidas o cercanas a cero. Los árboles en sus etapas juveniles y seniles suelen tener *TCA* menores que en la adultez. La forma sigmoideal de la curva que suele usarse para describir la relación $D = f(t)$ refleja este fenómeno. Por tanto, una *TCA* alta podría ser atípica o extrema para árboles con D pequeños o muy grandes, pero no para árboles con diámetros intermedios. Puesto que los árboles son muy longevos, hasta ahora ninguna PPI en el trópico, ni aun las que se han censado durante más de 30 años, ha registrado las tasas de crecimiento y de mortalidad de especies de árboles tropicales individuales durante su lapso vital, que suele superar los cien años (Chambers et al., 1998; Lieberman & Lieberman, 1987; Laurance et al., 2004). Esto solo se ha logrado empleando anillos de crecimiento anuales (Schöngart, 2008; Worbes

et al., 2004).

Para expresar adecuadamente el desarrollo ontogénico de un grupo de especies, resulta promisorio detectar en la base de datos, aquellos individuos que tienen menor probabilidad de sobrevivir y aquellos con mayor probabilidad de sobrevivencia, porque son estos últimos los que tienen más peso al momento de ajustar un modelo de crecimiento y representarían adecuadamente el crecimiento del grupo de árboles que sobreviven durante su desarrollo y llegan a la adultez.

Las anteriores particularidades del crecimiento arbóreo, hacen necesario tener en cuenta aspectos como la mortalidad para modelar el crecimiento y, por tanto, ponderar cada observación antes de ajustar un modelo. El objetivo de este capítulo fue diseñar una propuesta de ponderación a cada observación acorde con la teoría del crecimiento orgánico. Luego usar la propuesta como variable explicativa en un modelo de regresión ponderado. Encontrar los estimadores paramétricos que dan lugar a un modelo ajustado, para predecir adecuadamente el crecimiento de los árboles en el trópico.

0.11 Materiales y métodos

Como un primer paso para la ponderación de los datos, se consideraron los tres estratos de altura definidos en el Capítulo II, esto es, emergentes, dosel y subdosel. Para cada uno de tales estratos, se analizaron las *TCA* correspondientes a clases diamétricas homogéneas, teniendo en cuenta que las *TCA* dependen del diámetro. Así, para los árboles de subdosel se agruparon las *TCA* correspondientes a las clases diamétricas de 10 a 20 cm y de 20 a 30 cm; para los árboles del dosel y emergentes se consideraron las anteriores clases diamétricas, más una adicional de 30 a 38 cm. En cada una de estas clases diamétricas, las *TCA* mostraron una distribución simétrica. Partiendo del supuesto de que los errores son aleatorios, originándose probablemente en fallas mecánicas y/o humanas en las mediciones, se esperaba una distribución aproximadamente normal para los mismos, con tantos errores por exceso como por defecto.

En tal sentido, la consideración de que las *TCA* menores o iguales a cero son erróneas implica que habría un igual número de tasas erróneas por exceso. En consecuencia, en el presente estudio, se realizó una depuración previa de la base de datos, consistente en extraer todas las *TCA* menores e iguales a cero y un igual número de las mayores *TCA*.

Teniendo en cuenta que la luz es la mayor limitante en el crecimiento (Prado Junior et al., 2016), se considera que la probabilidad de que un árbol muera disminuye una vez alcanzado el dosel (100% de luminosidad). Por tanto, los árboles adultos que superaron restricciones por luz, hacen parte de la población objetivo. Para ponderar esos árboles, se decidió aplicar probabilidad de sobrevivencia 1 a los que ya hubieran alcanzado el límite superior de su correspondiente

estrato, esto es, a los árboles emergentes y del dosel con diámetros superiores a 38 cm (altura estimada de 30 m) y a los árboles del subdosel con diámetro mayor de 19.4 cm (altura estimada de 26 m).

Seguidamente, se empleó la metodología propuesta por Chao et al., (2008), quienes predicen la mortalidad individual, durante un período de tiempo entre censos de 4.6 años, con base en un modelo logístico que usa el D , la densidad básica de madera (ρ) y la TCR como variables predictoras. La probabilidad de que un árbol muera, $P(Y = 1)$, se estima con base en el siguiente modelo:

$$P(Y = 1 | D, \rho, TCR) = 1 / (1 - e^{-(1.03 - 1.87(\rho) - 0.95[\ln(TCR+1) + 1.97D^2])}) \quad (22)$$

Donde:

- P : Probabilidad de que un árbol muera durante un período de 4.6 años.
- ρ_i : Densidad básica de la madera de la especie i ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$).
- \ln : función logaritmo natural.
- TCR : Tasa de crecimiento relativo (año^{-1})
- D : Diámetro en m^2 a 1.3 m.

Phillips et al., (2004) muestran que las tasas de mortalidad decrecen a medida que aumentan los años entre censos; es decir, los valores de tasas de mortalidad son mayores si la remediación es cada 2 que si es cada 5 años, por tanto, es necesario estandarizar las probabilidades de muerte. Lewis et al., (2004) proponen la siguiente corrección para estandarizar la probabilidad condicional P hallada en la Ecuación 22:

$$P_{\text{corregida}} = P(t^{0.08}) \quad (23)$$

Donde t es el tiempo intercensos (4.6 años para el estudio de Chao et al., (2008) y para el presente estudio t es variable de acuerdo al lapso de medición de las parcelas); t es la diferencia entre los dos tiempos (inicial y final) de medición $t = t_f - t_i$. $P_{\text{corregida}}$ se emplea para obtener las tasas de mortalidad anual estandarizadas ($TMAE$).

Luego de tener las $TMAE$ o $P_{\text{corregida}}$ es necesario estimar los años t_r requeridos por las diversas especies o grupos de especies avancen desde las sucesivas marcas de clase hasta el diámetro umbral donde no compite por la luz solar (en este estudio ese diámetro umbral es $D = 19.4$ cm para las especies del subdosel y $D = 38$ cm para las especies del dosel o emergentes). Los valores t_r requeridos se obtuvieron de modelos de crecimiento de árboles tropicales basados en anillos

de crecimiento anuales. Tales modelos son altamente confiables, dado que no están afectados por tasas de crecimiento negativas, por errores burdos de medición (se miden con precisión de 0.01 a 0.001 cm), ni por la mortalidad, pues todos los árboles han sobrevivido desde varias décadas hasta centurias. Schöngart (2008) presenta modelos matemáticos de crecimiento con base en anillos anuales durante todo el lapso vital de especies pertenecientes virtualmente a todos los grupos ecológicos de los bosques tropicales que alcanzan el dosel y con densidades de madera desde 0.23 g.cm^{-3} hasta 0.940 g.cm^{-3} . En este estudio empleamos tales modelos para estimar el número de t_r usando la ecuación de crecimiento de Schöngart (2008):

$$D = A/[1 + (b/t)^c] \quad (24)$$

Donde b y c son constantes específicas, A es el diámetro asintótico y t denota el tiempo: Despejando t de la Ecuación 24, se tiene:

$$t_a = b[(A/D)-1] - 1/c \quad (25)$$

Donde t_a es una estimación de la edad actual del individuo y D_a es el diámetro actual del individuo.

$$t_l = b[(A/D_i)-1] - 1/c \quad (26)$$

Donde t_l es la edad a la cual el individuo estaría libre de competencia por la luz solar y por consiguiente D_l es el diámetro donde el individuo no compite por luz.

Cuadro 6: Valores de densidad de madera (ρ) para especies de diferentes estratos del bosque y estimadores paramétricos (A , b y c) de la Ecuación 24 propuesta por Schöngart (2008).

Especie	$\rho(\text{g.cm}^3)$	A (cm)	b	c
<i>Ficus insipida</i>	0.36	119.57	18.49	1.30
<i>Luehea cymulosa</i>	0.48	86.58	37.23	1.58
<i>Pouteria elegans</i>	0.73	121.17	128.78	1.86
<i>Piranhea trifoliata</i>	0.83	129.37	197.89	1.38

Luego de tener los t_r estimados para cada individuo, es necesario proyectar la probabilidad de muerte de los individuos perteneciente a un grupo ontogénico particular, con determinadas tasas de crecimiento, densidad de madera y D inicial, durante el periodo de t_r años requerido para pasar desde la clase diamétrica en que se encuentra hasta la clase diamétrica en la cual el grupo ontogénico alcanza su altura máxima. En este punto, calculamos la probabilidad de muerte de un individuo durante un periodo de t años (P_t), usando la fórmula de Shugart (1984):

$$P_t = 1 - (1 - P_{\text{corregida}})^{t_r} \approx 1 - e^{-P_{\text{corregida}}(t_r)} \quad (27)$$

En resumen, para obtener la ponderación de cada individuo, se parte de la estimación de la probabilidad de muerte corregida por el descenso de la mortalidad a medida que pasan los años ($P_{\text{corregida}}$). Luego, se calcula la probabilidad de muerte estandarizada (P_t), según el tiempo entre cada medición. Finalmente, se obtiene su complemento, $1 - P_t$ que representa la probabilidad de sobrevivencia de cada árbol (*Prob sobrevivencia*), la cual se usa como factor de ponderación para el ajuste de los modelos de regresión no lineal ponderada.

0.11.1 Factor de corrección logarítmico (FCL)

Buscando satisfacer los supuestos de los modelos ajustados, se aplicó la transformación logarítmica, acorde con lo presentado en la Ecuación 20, pero dicho ajuste genera un sesgo estadístico. Este sesgo fue estudiado por Satoo & Madgwick (1982) y argumentan que el ajuste del modelo logarítmico (Ecuación 20) se hace a partir del cálculo de medias geométricas, produciendo un sesgo sistemático en las estimaciones.

Diversos investigadores coinciden en que una forma parsimoniosa de llegar a la corrección de los sesgos, consiste en adicionar a la Ecuación 20 ajustada un factor de corrección logarítmico (*FCL*), calculado a partir del error estándar estimado en el ajuste de regresión (Baskerville, 1972; Sprugel, 1983; Satoo & Madgwick, 1982; Zapata et al., 2001, Inga & Del Valle, 2017)

El *FCL* es útil para remover los sesgos sistemáticos en estudios de crecimiento basados en relaciones logarítmicas, donde el sesgo aumenta a medida que aumenta el tamaño del individuo muestreado (Baskerville, 1972). Otras propuestas de corrección del sesgo logarítmico son explicadas más detalladamente por Satoo & Madgwick (1982). Zapata et al. (2001) estudiaron cuatro propuestas existentes en la literatura para determinar la más apropiada en el ámbito forestal. Encontraron que el *FCL* permite corregir el sesgo para obtener el modelo insesgado. El *FCL* se obtiene con base en el error estándar residual o equivalentemente la suma de cuadrado residual, la varianza o el deviance del modelo logarítmico ajustado. En este estudio, el *FCL* se calculó a partir del deviance del modelo ajustado dividido $n-p$, así :

$$FCL = CME/2 = \left(\frac{\text{deviance}(\text{modelo})}{n - p} \right) / 2 \quad (28)$$

El *FCL* se suma solamente al término $\ln(\eta)$ (que es un número constante después de reemplazar el estimador de η) sobre los modelos ajustados con la Ecuación 20 que fueron seleccionados como mejores.

0.11.2 Autovalidación

La evaluación de los supuestos subyacentes al modelo de regresión es un punto clave en el trabajo de modelación para garantizar que el modelo represente verdaderamente la realidad y que no tenga inconsistencias internas (Vanclay, 1994; Torres, 2004; Ritz & Streibig, 2008). Esto permite utilizarlos posteriormente para tomar decisiones (Dos Santos & Porta Nova, 2007). Para verificar dichos supuestos pueden usarse evidencias gráficas (la curva de regresión ajustada debe recoger adecuadamente la relación exhibida por los datos, los gráficos de residuales no deben mostrar ningún patrón), así como pruebas estadísticas formales para verificar la normalidad de los errores, la homogeneidad de varianzas y, en general, el desempeño del modelo (Vanclay, 1994). Con el fin de evaluar la eficiencia de los modelos (EM) ajustados, se recurre a la autovalidación, una de las herramientas más ampliamente utilizadas para lograr dicho propósito (Alder, 1980; Seber & Wild, 2003; Ritz & Streibig, 2008). La autovalidación se realiza con base en la misma información muestral utilizada para ajustar el modelo, donde todos los estimadores estadísticos se basan en los residuales del modelo ajustado (Alder, 1980).

Para efectos de la autovalidación se utilizaron las pruebas de Kolmogorov-Smirnov (normalidad) y Breusch-Pagan (homogeneidad de varianzas). La independencia de los errores podría no satisfacerse en estudios en los que se usaran sucesivas tasas de crecimiento para un mismo individuo. En estudios como el presente, donde se toma una única tasa de crecimiento por individuo, la independencia se da por descontada. También se calculó la eficiencia del modelo (EM) (Vanclay, (1994), Ecuación 29), consistente en evaluar el desempeño relativo del modelo. Valores cercanos a 0 indican muy bajo desempeño del modelo, mientras que valores cercanos a uno indican un desempeño deseable.

$$EM = 1 - \frac{\sum (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum (y_i - \bar{y}_i)^2} \quad (29)$$

Donde y_i , \bar{y}_i , y \hat{y}_i representan el i -ésimo valor observado, el valor promedio y el i -ésimo valor estimado, respectivamente. La Ecuación 29 únicamente fue usada para estimar la EM en los modelos donde se ajustaron las regresiones no lineales con datos sin ponderación (Capítulo II). En los modelos de regresión no lineal ponderada, la EM fue calculada multiplicando cada uno de los términos de la suma de cuadrados residual por el correspondiente factor de ponderación (FP_i) del i -ésimo individuo, el cual se calcula así:

$$FP_i = \frac{Prob.sobrevivencia}{\sum Prob.sobrevivencia_i} * n \quad (30)$$

Donde $Prob.sobrevivencia_i$ es la probabilidad estimada de supervivencia para el i -ésimo individuo, usando la metodología descrita anteriormente; n es el número de observaciones.

Para evaluar la satisfacción de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, se aplicó la técnica Bootstrap (Efron & Tibshirani, 1994), con 10,000 remuestreos. Cada remuestreo consistió en una muestra con remplazo de tamaño igual al de la base de datos usada para ajustar el modelo, en la cual cada observación tenía una probabilidad de ser elegida igual a su probabilidad de sobrevivencia. Para cada muestra bootstrap se ajustó el modelo de regresión, se obtuvieron los residuales y se calcularon las pruebas Shapiro-Wilk y Breusch-Pagan sobre los residuales ponderados. Finalmente se obtuvieron los valores p promedio de las 10,000 ejecuciones.

0.11.3 Validación independiente

Para la validación independiente se reservaron aleatoriamente algunas observaciones de cada grupo, cuando el número de datos era suficiente para ajustar un modelo. Estos datos se seleccionaron de tal manera que cumplieran con algunos criterios para hacer la validación: *i*) observaciones con tasas de crecimiento mayores a 0.5 cm año^{-1} ; *ii*) observaciones que no estuvieran en las clases diamétricas inferiores, puesto que habría poco interés en validar datos donde morirán muchos árboles; *iii*) observaciones que no estuvieran en clases diamétricas superiores, por la escasez natural de registros en esas clases diamétricas.

En consecuencia, para la validación independiente se extrajeron aleatoriamente algunas observaciones que cumplieran con los tres criterios anteriores, es decir, que correspondieran a las clases diamétricas intermedias.

Para cada uno de los dos modelos ajustados por grupo ontogénico: uno sin ponderar las observaciones y otro con observaciones ponderadas, se realizaron pruebas t de dos colas (cuando se cumplió la normalidad de los errores), mediante las cuales se compararon las tasas medias de los valores reales registrados con las tasas medias estimadas por los correspondientes modelos, usando un nivel de significancia del 5%. En los casos en que el supuesto de normalidad no se cumplió, la validación de los grupos se hizo con la prueba de Mann-Whitney o Wilcoxon.

0.12 Resultados

Para cada uno de los 37 grupos ontogénicos, se ajustaron tres modelos de Von Bertalanffy que relacionan el crecimiento diamétrico con el diámetro: M1: modelo que relaciona la TCA con D (Ecuación 18); M2: modelo que relaciona la TCR con D (Ecuación 19); M3: modelo que relaciona el logaritmo natural de la TCR con D (Ecuación 20). Tales ajustes se realizaron tanto en la forma clásica, es decir, sin aplicar ningún tipo de ponderación a las observaciones, como aplicando una ponderación a cada observación basada en la probabilidad de supervivencia del individuo ($Prob.sobervivencia_i$) hasta el estado adulto.

Las líneas continuas representan las curvas ajustadas a los datos ponderados y las líneas discontinuas a los datos sin ponderación. En la Figura 12 se presenta

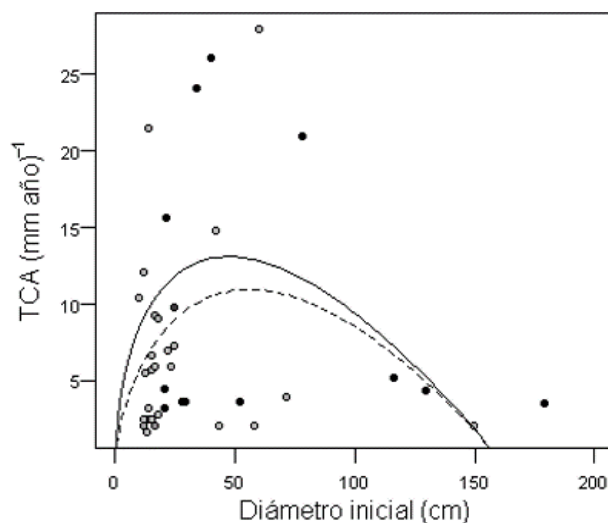


Figura 12: Modelo M1 ajustado de Von Bertalanffy para el G1. Línea continua con datos ponderados y línea discontinua con datos sin ponderar.

los pares de observaciones (TCA y D) del grupo ontogénico G1. Los círculos negros son observaciones que tuvieron ponderación 1 en el ajuste, mientras que los grises corresponden a observaciones con ponderación muy cercana a cero.

La Figura 12 ilustra la diferencia en el ajuste del modelo M1, al usar la propuesta de ponderación. Se espera que el ajuste que tiene en cuenta los pesos de las observaciones constituya una mejor representación del crecimiento ontogénico.

Para el grupo ontogénico G1, el uso de la ponderación da lugar a una curva desplazada hacia arriba, con respecto a la ajustada sin ponderación. Esto apoya la hipótesis que las curvas ajustadas con los datos crudos están subestimando el verdadero crecimiento ontogénico de las especies y apoya nuestra propuesta de proponer una forma diferente de modelar los datos de crecimiento de árboles, incorporando a ellos valores de sobrevivencia individual antes de ajustar los modelos.

La Figura 13 muestra el ajuste del modelo M2 al grupo ontogénico G1, con ponderación (línea continua) y sin ella (línea discontinua). El contraste entre las curvas presentadas en la Figura 12 (M1) y las de la Figura 13 (M2) sugiere un mejor ajuste para las TCR (M2) que para las TCA (M1).

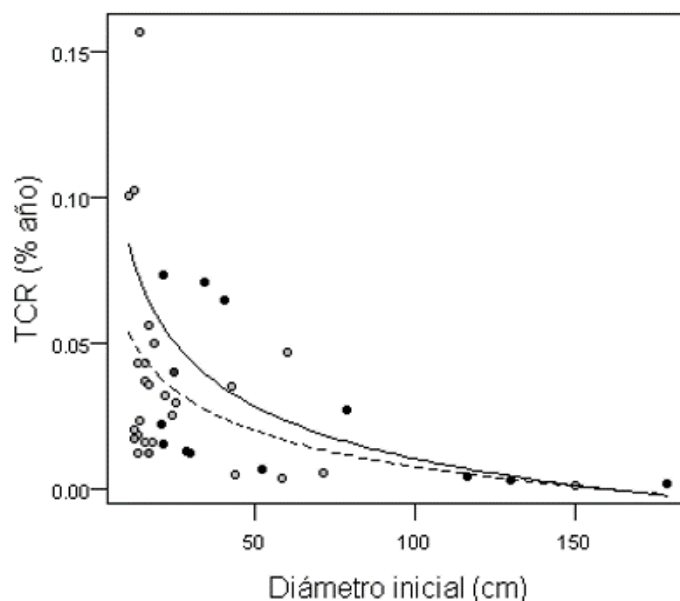


Figura 13: Modelo ajustado de Von Bertalanffy en su forma relativizada (M2, Ecuación 19). Los datos corresponden al G1

Para el caso particular del ajuste presentado en la Figura 13, corresponde a la curva ajustada de M2, con ponderación y sin ponderación; el resumen de algunos estadísticos muestran que para el caso del ajuste sin ponderación no se cumplieron todos los supuestos del análisis de regresión, particularmente la normalidad (p valor < 0.05), pero cuando el mismo modelo (Tabla 7) se ajustó con los datos ponderados, el supuesto de normalidad se cumplió (p valor = 0.24), la homogeneidad de varianza tuvo un $valor p = 0.20$ cumpliendo el supuesto y, un valor considerablemente más alto de la EM, pasando de 0.19 a 0.65.

La Figura 14 presenta las curvas ajustadas con los datos ponderados (línea continua) y sin ponderación (línea discontinua), para algunos grupos. Se intuye una correcta elección de la estructura media propuesta es la adecuada, al hacer el gráfico de la curva ajustada junto con los datos, ésta visualmente debe ajustar adecuadamente los datos y apoyados en los resultados de AIC. Tanto los estadísticos de resumen del modelo sin ponderación y con ponderación (Tabla 7) sugieren que se cumple el supuesto de homogeneidad de varianza, valores altos de la EM, aunque no se cumple supuesto de normalidad al ajustar el M3. Se nota una diferencia en la curva trasladada para el ajuste con datos con ponderación, producida por los pesos diferentes en las observaciones. Nuevamente se refuerza la hipótesis de este estudio.

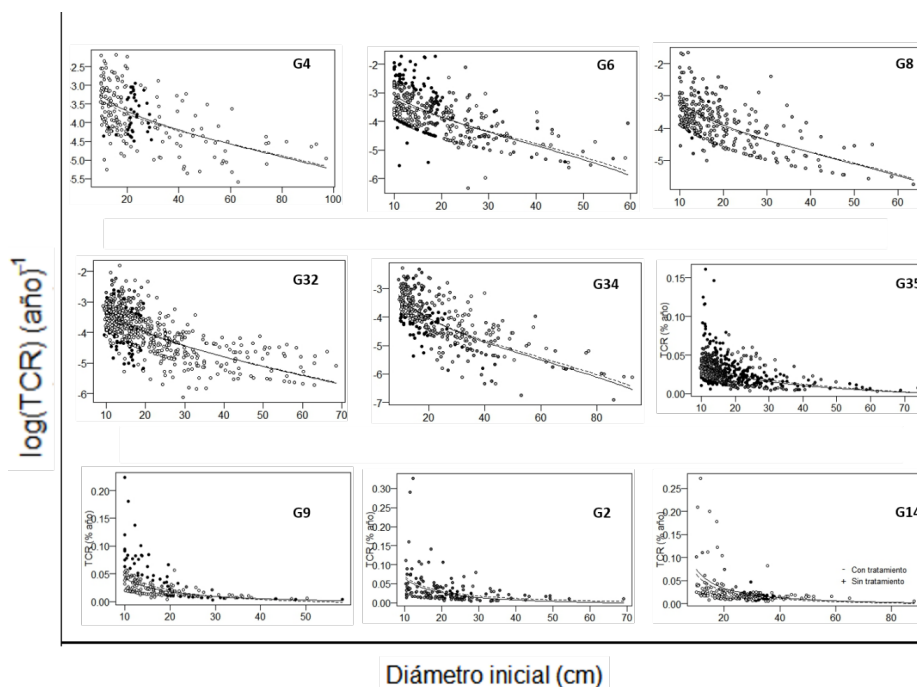


Figura 14: Modelo relativizado con transformación logarítmica (M3 Ecuación 20), para diferentes grupos ontogénicos.

Para graficar la función de crecimiento acumulativa que defina al tamaño (D) en función del tiempo (años), (Anexo 1) Se toman los estimadores paramétricos del mejor modelo para cada grupo, se reemplazan en la Ecuación 8 y se obtiene la ecuación en su forma integrada. Lo anterior permite estimar D en función de t . En la Figura 15, puede observarse que el modelo ponderado da lugar a estimaciones del diámetro en función de la edad, que en general son mayores que las que proporciona el modelo sin ponderación. Así, por ejemplo, al usar el modelo ponderado, se estima un diámetro esperado superior a los 150 cm para los individuos de 40 años, mientras que al usar el modelo sin ponderar para la misma edad, el diámetro esperado es cercano a los 100 cm. Aunque, la información de un estudio como el presente, en el que no se conoce la edad de los individuos, no permite saber cuál de modelos brinda predicciones más cercanas a la realidad, este hecho está acorde con nuestra hipótesis acerca de la sobreestimación que producen los modelos de crecimiento sin ponderación. Para su verificación sería necesario contar con estimaciones fidedignas de la edad de los individuos, tales como las que se obtienen a partir de los anillos de crecimiento.

Para el caso particular del grupo ontogénico G1, se utilizaron los estimadores paramétricos resultantes del modelo M3, el mejor modelo para ese grupo, y se graficó la función de crecimiento acumulativa de Von Bertalanffy en su ver-

sión integrada (Ecuación 8). En simultánea: se suma la corrección por sesgos, sumando $CME/2$ al M3 ajustado, para realizar las estimaciones.

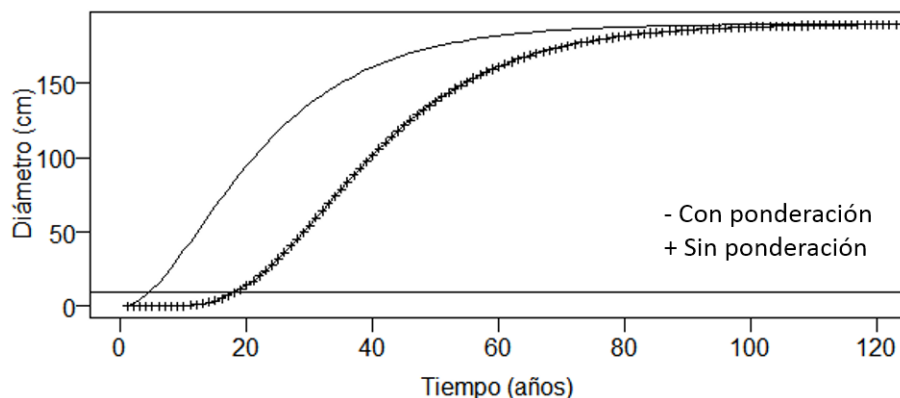


Figura 15: Curva ajustadas con los parámetros del modelo 3, con y sin ponderación.

Los estimadores paramétricos de los modelos seleccionados (sin y con ponderación), para cada uno de los grupos ontogénicos, se usaron para graficar la función de crecimiento acumulativa (como el ejemplo de la Figura 15). Los resultados mostraron que al comparar las curvas de crecimiento acumuladas para los datos con y sin ponderación, el 78% de los modelos ajustados respaldan la hipótesis planteada en el estudio; es decir, que el ajuste clásico subestima el crecimiento de los árboles, evidenciando que nuestro aporte más importante en el estudio, de imputar un valor de sobrevivencia individual a cada dato antes de ajustar un modelo, parece apropiado. Es importante recordar que el uso de M3 produce estimaciones sesgadas. Para los modelos M3 seleccionados, se aplicó la propuesta de Zapata et al., (2001), consistente en sumar $CME/2$ a cada modelo final ajustado.

		Sin Pon- deración						Con Pon- deración								
		η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	
G	M	n	Estimadores paramétricos			Idoneidad_modelos			Estimadores paramétricos			Idoneidad del modelo				
G1	M1	39	3	0.9	160	0	0.64	0.11	274	3	0.89	160	0	0.63	-	784
	M2	39	0.29	0.91	160	0	0.19	0.19	-	2.99	0.99	160	0	0.2	0.65	303

	Sin Pon- deración							Con Pon- deración								
	η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC		
	M3	39	0.17	0.87	190	0.08	0.54	0.49	102	20.16	0.79	190	0.07	0.53	0.48	605
G2	M1	156	3	0.36	130	0	0.18	-	985	91.68	0.62	130	0	0.17	0.85	10012
									0.01							
	M2	156	0.76	0	130	0	0.06	0.15	-	0.75	0	86.3	0	0.07	0.9	8396
									569							
	M3	156	0.27	0.3	130	0	0.7	0.23	347	30.16	0.58	130	0	0.41	0.74	9492
G3	M1	43	3	0.67	65.5	0	0.67	0	316	6.3	0.55	41.4	0	0.69	0.98	1432
	M2	43	0.92	0	80	0	0.28	0.08	-	0.6	0	80	0	0.33	0.98	995
									107							
	M3	43	0.27	0.52	51.7	0	0.56	0.24	113	30.59	0	70.4	0	0.6	0.92	1303
G4	M1	226	1.61	0.84	160	0	0.25	0.08	1217	1.54	0.81	160	0	0.24	-	139130
														0.2		
	M2	226	0.16	0.83	160	0	0.01	0.17	-	0.2	0.56	160	0	0	0.82	136347
									1142							
	M3	226	0.11	0.78	190	0.08	0.41	0.27	420	90.13	0.65	190	0.05	0.39	0.32	138258
G5	M1	366	3	0.32	108	0	0.94	0	2101	3	0.38	89.9	0	0.94	0.68	382949
	M2	366	0.62	0	130	0	0.01	0.15	-	0.73	0	130	0	0	0.95	378472
									1589							
	M3	366	0.29	0.2	130	0	1	0.32	735	90.62	0	118.20	0.46	0.59	381821	
G6	M1	328	3	0.35	80	0	0.6	0	2183	3	0.29	80	0	0.63	0.88	86006
	M2	328	0.32	0.32	80	0	0.01	0.18	-	0.59	0	80	0	0.01	0.92	81949
									1695							
	M3	328	0.22	0.42	80	0	0.68	0.35	742	70.35	0.21	80	0	0.82	0.83	84903
G7	M1	86	3	0.39	130	0	0.28	0.03	520	3	0.35	130	0	0.28	0.82	6725
	M2	86	0.41	0.94	130	0	0.11	0.21	-	0.82	0	160	0	0.05	0.9	5776
									336							
	M3	86	0.5	0.03	190	0.01	0.12	0.51	185	60.64	0	190	0.01	0.08	0.81	6463
G8	M1	299	2.13	0.42	103	0	0.99	0	1599	2.38	0.32	107.50	0.97	0.81	126042	
	M2	299	0.55	0	130	0	0.02	0.14	-	0.55	0	130	0	0.02	0.94	122602
									1404							
	M3	299	0.17	0.43	101	0	0.78	0.35	519	60.28	0.23	105.70	0.63	0.71	125203	
G9	M1	201	3	0.35	58.8	0	0.04	0.04	1002	2.27	0.28	80	0	0.03	0.93	49776
	M2	201	0.66	0	51.8	0	0.02	0.27	-	0.5	0	68.5	0	0.03	0.98	47667
									882							
	M3	201	0.48	0	80	0	0.02	0.48	338	70.14	0.51	80	0	0	0.89	49323
G10	M1	115	1.94	0.42	160	0	0.59	0.01	603	31.25	0.66	160	0	0.64	0.15	12765
	M2	115	0.21	0.91	130	0	0.03	0.25	-	0.25	0.32	160	0	0.02	0.83	11384
									608							
	M3	115	0.2	0.31	190	0	0.74	0.4	212	90.19	0.36	190	0.01	0.76	0.47	12376
G11	M1	58	1.96	0.33	112	0.01	0.69	0	188	9.3	0.92	60	0.02	0.35	0.24	4156

		Sin Pon- deración							Con Pon- deración							
		η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	
	M2	63	0.15	0.57	80	0	0.22	0.3	-	0.66	0.98	80	0	0.2	0.8	8488
	M3	63	3	1	80	0.04	0.44	0.35	58,254	1	80	0.04	0.63	0.47	8998	
	M1	39	1.35	0.72	160	0.27	0.33	0.06	182	1.86	0.7	130	0.27	0.69	0.16	1767
G21	M2	39	0.27	0.93	130	0.19	0.06	0.3	-	0.19	0.58	160	0.34	0.06	0.78	1317
	M3	39	0.15	0.47	190	0.01	0.97	0.29	75,2	0.22	0.44	190	0.01	0.91	0.69	1632
	M1	286	1.86	0.9	130	0	0.06	0.14	1088	1.75	0.57	130	0	0.2	0.26	182353
G22	M2	286	0.48	0	130	0	0.33	-	-	0.59	0	130	0	0	0.29	179402
	M3	286	0.19	0.91	130	0	0.53	0.22	227	0.17	0.57	130	0	0.34	0.46	181368
	M1	19	3	0.19	60.5	0	0.3	0.04	81	2.22	0.23	80	0	0.32	0.94	109
G23	M2	19	0.55	0	39.4	0	0.24	0.37	-	0.3	0.09	80	0	0.3	0.96	-
	M3	19	0.38	0	80	0.06	0.32	0.52	26,210	0.19	0.3	80	0.07	0.3	0.94	68
	M1	382	1.1	0.63	130	0	0.44	0.05	1236	1.19	0.85	130	0	0.48	0.39	358792
G24	M2	382	0.41	0	130	0	0.03	0.03	-	0.48	0	130	0	0	0.66	354850
	M3	382	0.1	0.68	130	0	0.94	0.28	253,70	0.11	0.74	130	0	0.95	0.62	357651
	M1	57	1.78	0.88	80	0.89	0.97	0.09	174,93	0.96	80	0.91	1	0.12	924	
G25	M2	57	0.6	0.97	80	0.61	0.06	0.32	-	0.16	0.5	80	0.7	0.07	0.87	253
	M3	57	0.31	0.95	80	0	0.59	0.33	53,040	0.27	0.95	80	0	0.48	0.45	793
	M1	67	1.28	0.79	130	0	0.73	0.04	309,93	0.95	130	0	0.68	0.62	4692	
G26	M2	67	0.54	0	130	0	0.08	0.1	-	0.65	0	130	0	0	0.82	3948
	M3	67	0.13	0.86	130	0.27	0.19	0.28	94,810	0.15	0.88	130	0.27	0.15	0.73	4454
	M1	28	3	0.94	80	0.05	0.48	0.28	78,533	0.93	80	0.05	0.69	0.43	540	
G27	M2	28	1.57	0.99	80	0.17	0.85	-	-	0.85	0.98	80	0.21	0.33	0.16	270
	M3	28	3	1	80	0.39	0.93	-	8,008	0.86	0.99	80	0.39	0.46	0.18	466
	M1	39	3	0.95	80	0	0.09	-	113,43	0.95	80	0	0.14	0.52	173	
G28	M2	39	0.18	0.37	80	0	0.02	0.44	-	0.97	0.99	80	0	0.05	0.93	-
	M3	39	2.97	1	80	0.02	0.05	0.47	17,884	1	80	0.02	0.08	0.75	80	
	M1	78	1.48	0.84	130	0.01	0.01	0.07	327	3	0.9	81.310	0.01	0.71	13850	
G29	M2	78	0.52	0	130	0.07	0.12	0.21	-	0.67	0	130	0.11	0	0.72	13073
	M3	78	0.17	0.88	103	0.16	0.07	0.4	103,30	0.39	0.93	80	0.07	0	0.87	13583

		Sin Pon- deración							Con Pon- deración							
		η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	η	m	A	S- W	B- P	EM	AIC	
G30	M1	145	1.97	0.58	80	0	0.12	-	683.03	62.45	0.42	80	0	0.09	0.44	16762
	M2	145	0.34	0.25	80	0	0.04	0.22	-	0.57	0.02	80	0	0.02	0.75	15206
	M3	145	0.16	0.66	80	0	0	0.28	210.764	40.17	0.67	80	0	0	0.48	16325
G31	M1	60	1.87	0.39	160	0	0.72	0.01	182.272	12.41	0.36	130	0	0.56	0.01	3581
	M2	60	0.22	0.92	130	0	0.1	0.35	-	0.22	0.38	160	0	0.02	0.63	3069
	M3	60	0.18	0.33	190	0.67	0.78	0.48	49.760.3	0.21	190	0.58	0.6	0.69	3450	
G32	M1	658	2.76	0.23	130	0	0.43	0	3044.3	0.16	130	0	0.49	0.87	715457	
	M2	658	0.51	0	130	0	0	0.22	-	0.62	0	100.56	0	0.91	708319	
	M3	658	0.25	0.21	130	0.01	0.42	0.46	1041.3562	0.37	0.07	130	0.01	0.42	0.88	713881
G33	M1	1219	3	0.93	80	0	0	0.04	5412.6899	3	0.93	80	0	0	0.55	####
	M2	1219	1.07	0.98	80	0	0	0.13	-	0.16	0.71	80	0	0	0.78	####
	M3	1219	0.14	0.82	100	0	0	0.25	1717.6899	0.13	0.75	100	0	0	0.6	####
G34	M1	400	2.26	0.32	123	0	0.83	0.02	1759.3	0.13	130	0	0.94	0.88	73685	
	M2	400	0.52	0	130	0	0	0.27	-	0.62	0	90.030	0	0.86	69878	
	M3	400	0.24	0.22	130	0.01	0.26	0.52	658.2009	0.31	0.11	130	0.01	0.21	0.9	72808
G35	M1	594	3	0.92	80	0	0.07	0.03	2699.3	0.93	80	0	0.08	0.63	90139	
	M2	594	1.18	0.98	80	0	0.02	0.15	-	0.17	0.79	80	0	0.02	0.76	84201
	M3	594	0.14	0.76	100	0.08	0	0.3	848.3005	20.14	0.68	100	0.02	0	0.64	88441
G36	M1	31	2.39	0.08	160	0.39	0.46	0.05	68.061.9	0.15	160	0.15	0.42	0.16	450	
	M2	31	0.22	0.12	160	0.66	0.03	0.7	-	0.26	0.05	160	0.84	0.03	0.94	116
	M3	31	0.24	0.06	190	0.98	0.27	0.84	12.221	30.2	0.11	190	0.83	0.23	0.88	390
G37	M1	84	1.48	0.52	80	0	0.18	0.01	264.72.6	0.18	80	0	0.11	0.63	3125	
	M2	84	0.14	0.58	80	0	0.17	0.34	-	0.28	0.15	80	0	0.17	0.73	2310
	M3	84	0.16	0.4	85.9	0.16	0.003	0.5	63.1550	0.28	0.11	100	0.1	0.03	0.79	2932

M modelos, n número de observaciones, K-S Kolmogorov- Smirnov, B-P Breuch y Pagan, EM Eficiencia del modelo.

La validación independiente de los modelos, fue posible en 30 de los 37 grupos. De los 30, en 27 grupos no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los crecimientos observados y los predichos. Por tanto, tendríamos únicamente tres casos en los que lo predicho por el modelo difiere significativamente de

Table 7: Estimadores paramétricos y autovalidación de los modelos ajustados sin ponderación (M1, M2 y M3) y ajustados con ponderación. M1: Von Bertalanffy forma diferencial, M2: Von Bertalanffy forma relativa. M3: Von Bertalanffy logaritmo de la forma relativa.

lo observado. Lo que sugiere que en 27 de los grupos se cumplió la hipótesis planteada para el estudio.

Discusión

En la mayoría de los ajustes donde se compararon las curvas ajustadas con ponderación y sin ponderación, siempre la curva ajustada con ponderación estuvo por encima de la curva ajustada sin ponderación. Y bajo el supuesto que el modelo con datos ponderados sea correcto, nuestro aporte principal de ponderar los datos antes de modelar parece apropiado y se muestra que el modelo ajustado sin ponderación subestima el crecimiento de los árboles. En general, lo anterior se pudo evidenciar en 27 de los 37 grupos ontogénicos.

En la Tabla 7 puede observarse que en general, los M1 tuvieron muy bajo desempeño, por la alta dispersión de los datos. En estos modelos no se satisficieron los supuestos. Al usar los M2, se obtuvieron modelos adecuados para 14 grupos ontogénicos (40 % de los modelos). Con el ajuste de los M3, el 60 % de los ajustes satisficieron los supuestos de la regresión y tuvieron altos valores de eficiencia.

Por un lado, el modelo M1 ajustado a los datos de *TCA* en función del *D*, no tiene las bondades necesarias para el cumplimiento de los supuestos de la regresión. Pero al ajustar las *TCR* en función de los *D* hay mejores ajustes porque la relativización de los datos hace que se agrupen y puedan ser comparables los individuos, así tengan diferentes tamaños diamétricos. Además, se cumple en algunos grupos supuestos que no se cumplieron al ajustar el M1. Por otro lado, en los casos en que no se satisficieron los supuestos de regresión con el M2, el M3 resultó ser más adecuado, en la mayoría de grupos, por el cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianza.

Conclusiones

1. El modelo relativizado de Von Bertalanffy resulta útil para relacionar el logaritmo natural de las tasas de crecimiento relativas de árboles tropicales con su diámetro, usando datos de PPI. Nunca se seleccionó el modelo que usó las tasas de crecimiento absolutas, ya que el modelo usando datos relativizados y su transformación logarítmica brindaron un mejor ajuste y cumplen los supuestos de la regresión.
2. Según los resultados del estudio, el aporte a la modelación, usando como modelos de referenciade, a Von Bertalanffy, éste ofrece una mejor aproximación a la dinámica de crecimiento diamétrico de los árboles tropicales que alcanzan la edad adulta y las mayores tallas en sus correspondientes estratos. Los modelos clásicos sin ponderación no tienen fundamento en la

teoría de ecología, perdiendo la interpretabilidad de los parámetros y por tanto del crecimiento.

3. La probabilidad de supervivencia de los árboles tropicales hasta la edad adulta puede estimarse con base en sus tasas de crecimiento relativas, la densidad básica de la madera y el diámetro.
4. En conjunto, la propuesta de ponderación y la *TCR* logarítmica dan lugar a un mejor ajuste que cuando se usan datos sin ponderar.
5. El aumento en la predictibilidad del modelo es un aporte en los métodos para estimar el crecimiento de los árboles y su cambio en el tiempo. Se concluye que los métodos de ponderación a los datos utilizados en este estudio permiten ajustes más reales del crecimiento de especies tropicales.

Anexos

Como aporte principal en el estudio, se recuerda que diversos autores han ajustado modelos de crecimiento diámetro, teniendo en cuenta el conjunto total de datos. Esto implica que en el ajuste de las curvas, no se consideran los árboles que no alcanzan su edad adulta. En este trabajo, se tuvieron en cuenta las aproximaciones presentadas por diversos autores (Guarín & del Valle, 2012; Inga & del Valle, 2017). Proponemos un método nunca antes aplicado, consistente en inputar un valor de sobrevivencia individual a cada árbol, a partir de la recopilación de experiencia en el crecimiento forestal y bibliografía existe; de tal manera que luego de tener dichos valores, se proceda a ajustar los modelos de crecimiento.

A continuación, se presenta la forma de cómo llegar a la tener una ponderación para cada individuo en la base de datos. Es decir, se quiere llegar a estimar la probabilidad de muerte de cada individuo mediante la fórmula de la ecuación (27) :

$$P_t = 1 - (1 - P_{\text{corregida}})^{t_r} \approx 1 - e^{-P_{\text{corregida}}(t_r)}$$

Para ello, se necesitan dos valores, $P_{\text{corregida}}$ y (t_r) , que son la probabilidad corregida de que un individuo muera y el tiempo requerido para superar la competencia por luz.

Para ilustrar el método descrito anteriormente, se considera la especie *Canavillea platanifolia*, con densidad de madera $\rho=0.36\text{g}\cdot\text{cm}^3$, diámetro inicial $D = 13.2$ cm y *TCA* de 0.039 cm/año. Su correspondiente *TCR* es de 0.29 % año y se obtiene así: TCR (año) = $((TCA/10)/D)*100$.

Paso 1)

Para encontrar la probabilidad de muerte de este individuo, es necesario saber el tiempo requerido $((t_r))$ para pasar de la clase diamétrica en la que se encuentra actualmente $((t_a))$ a la clase diamétrica en la cual la especie alcanza el dosel y no tiene competencia por luz $((t_l))$. Puesto que esta especie se considera emergente,

se estima que alcanza el dosel cuando alcance un diámetro aproximado de 38 cm. Con base en la ecuación 25 y la ecuación 26 y usando los datos de la Tabla 6 se tiene: $(t_a)=40.9$ años y $(t_l)=104.8$ años. Por tanto, el tiempo requerido, (t_r) , para pasar de la clase diamétrica actual a la clase diamétrica en la que alcanza el dosel es $(t_r) = 104.8 - 40.9=63.8$ años.

Paso 2)

El valor (P) resultante de la función de vínculo de la ecuación 22, se sustituye en la función logística $(P(Y=1|\rho, D, TCR))$, y se encuentra la probabilidad condicional de muerte, tenemos que (P) es:

$$(P) = -1.03 - 1.87(0.36) - 0.95[\ln(0.29 + 1)] + 1.97(0.132^{(2)}) = -1.91.$$

y reemplazando éste valor en la función logística, tenemos:

$$P(Y = 1|\rho, D, TCR) = 1/(1 - e^{(-1.91)}) = 0.13$$

Paso3)

Estandarizando con el tiempo entre mediciones $(t=2.58)$, la probabilidad condicional de muerte con la ecuación 23 queda así: $P_{\text{corregida}} = 0.13((2.58)^{0.08}) = 0.14$.

Paso 4)

Se proyecta la probabilidad condicional estandarizada de muerte al tiempo requerido para que la especie alcance el dosel (t_r) , hallado en el paso 1 y $P_{\text{corregida}}$ hallada en el paso 4. Por tanto, la probabilidad de muerte durante los años requeridos para alcanzar el dosel está dada por la ecuación 27, así:

$$P_t \approx 1 - e^{(-0.14(63.8))} = 0.9999.$$

La correspondiente probabilidad de sobrevivencia estimada es $1-0.999=0.001$, la cual se usa como factor de ponderación al ajustar el modelo de crecimiento diamétrico. En este caso, dado que la probabilidad de sobrevivencia de dicho árbol hasta alcanzar el dosel es prácticamente nula, su efecto en el ajuste del modelo deberá ser insignificante.

En contraste, para una especie como *Schizolobium parahyba*, con densidad de madera $\rho=0.38$.g:cm³, diámetro inicial $D = 18.1$ cm y TCA de 0.697 cm/año la probabilidad de muerte es 0.040 y estandarizada $P_{\text{corregida}} = 0.040((2.58)^{0.08}) = 0.043$ anual. La proyección será $P_t \approx 1 - e^{(-0.043(51.7))} = 0.893$. Luego la ponderación de la tasa de 0.6972 cm·año⁻¹ sería la probabilidad de sobrevivencia $(1-0.893) = 0.11$. Finalmente, se ajustaron modelos de regresión no lineal ponderada, usando como valor de ponderación la probabilidad de sobrevivencia estimada siguiendo la metodología propuesta.

0.13 Anexos

0.13.1 Anexo 1: Integración de la ecuación de Von Bertalanffy

La velocidad de crecimiento o tasa de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy considera que la tasa de crecimiento de un organismo es igual a la diferencia entre dos tasas: la tasa de crecimiento del anabolismo menos la tasa de crecimiento del catabolismo. Si en los árboles D es el diámetro medido 1,3 m sobre el suelo (1,3 m sobre el suelo), la tasa de crecimiento de D es igual a la tasa de anabolismo o la fotosíntesis en las plantas (ηD^m), menos la tasa de catabolismo o la respiración (γD) como se muestra en la ecuación (1). Esta es una ecuación diferencial de primer grado tipo Bernoulli usualmente escrita como:

$$\frac{dy}{dx} + P(x)y = Q(x)y^n$$

donde $\frac{dy}{dx} = \frac{dD}{dt}$; $P(x)y = \gamma D$; y $Q(x)y^n = \eta D^m$. Entonces se tiene:

$$\frac{dD}{dt} = \eta D^m - \gamma D \dots \dots \dots (1)$$

Para mantener el origen teórico de la ecuación (1), es necesario que: $0 < m < 1$, $\gamma > 0$ y $\eta > 0$. Es decir, la tasa de fotosíntesis es una alometría negativa, y la tasa de respiración una isometría como ha sido probado por Reich et al., (2006) en Nature 439: 457 - 461.

Igualando a cero la ecuación (1), se obtienen los puntos de equilibrio $\eta D^m - \gamma D = 0$. Resolviendo esta ecuación se obtienen dos puntos o valores de equilibrio: $D = 0$, $D = (\frac{\gamma}{\eta})^{1/(1-m)}$. El último punto de equilibrio es la asíntota (A) de D .

Multiplicando ambos lados de la ecuación (1) por $D^{(-m)}$ se obtiene:

$$\frac{dDD^{(-m)}}{dt} = \eta - \gamma D^{1-m} \dots \dots \dots (2)$$

Haciendo $u = D^{1-m}$ y por derivación se obtiene $\frac{du}{dt} = (1-m)D^{(-m)}\frac{dD}{dt}$, y reemplazando du in (2)

$$\frac{1}{(1-m)} \frac{du}{dt} = \eta - \gamma(u) \dots \dots \dots (3)$$

Aplicando la separación de variables en la ecuación (3) e integrando ambos lados de esta ecuación:

$$\int \frac{1}{\eta - \gamma(u)} \frac{du}{dt} = \int (1-m) dt \dots \dots \dots (4)$$

Al cambiar las variables para integrar el lado izquierdo de la ecuación (4) Poniendo $w = u$; $dw = \frac{du}{dt}dt$: y reemplazando los valores de w y dw esto se convierte:

$$\int \frac{1}{\eta - \gamma w} dw = \int (1 - m) dt \dots \dots \dots (5)$$

Haciendo cambio de variables para el lado izquierdo de la ecuación (5)

$z = \eta - \gamma w$, y $dz = -\gamma dw$, sustituyendo los valores de z y dz en la integral del lado izquierdo de la ecuación (5):

$\frac{-1}{\gamma} \int \frac{dz}{z} = \frac{-1}{\gamma} \ln(z) + C_1$, dado que $z = \eta - \gamma w$, entonces la solución del integral en el lado izquierdo es como sigue:

$$\int \frac{1}{\eta - \gamma w} dw = \frac{-1}{\gamma} \ln(z) + C_1 \dots \dots \dots (6)$$

La solución de integración en el lado derecho de la ecuación (5) es:

$$\int (1 - m) dt = (1 - m)t + C_2 \dots \dots \dots (7)$$

Donde C_2 es la constante de integración. Así, la solución de la ecuación diferencial (2) está dada por:

$$\ln(\eta - \gamma w) = -(1 - m)t + C_3 \dots \dots \dots (8)$$

Con $C_3 = C_1 + C_2$ como constante de integración. Aplicando la función exponencial en ambos lados de la ecuación (8):

$$(\eta - \gamma w) = C_4 e^{-\gamma(1-m)t} \dots \dots \dots (9)$$

Donde $C_4 = e^{C_3}$. Al sustituir $\gamma(1 - m) = K$, entonces la ecuación (9) es:

$$(\eta - \gamma w) = C_4 e^{-kt} \dots \dots \dots (10)$$

Sacando a η como un factor común en el lado izquierdo de la ecuación (10) se obtiene:

$$\eta(1 - \frac{\gamma}{\eta}w) = C_4 e^{(-Kt)}, \text{ cambiando a } \eta \text{ del lado de la ecuación,}$$

$$1 - \frac{\gamma}{\eta}w = \frac{C_4}{\eta} e^{(-Kt)},$$

Haciendo $\frac{C_4}{\eta} = B$ se obtiene $1 - \frac{\gamma}{\eta}w = B(e^{-kt})$, entonces, despejando w se obtiene la siguiente ecuación:

$$w = \frac{\gamma}{\eta}(1 - B(e^{-kt})) \dots \dots \dots (11)$$

Cuando $w = u$ la ecuación (11) es queda como $u = \frac{\gamma}{\eta}(1 - B(e^{-kt}))$; Sino también como $u = (D)^{(1-m)}$ por lo que la ecuación (11) puede ser escrita como:

$$(D)^{(1-m)} = \frac{\gamma}{\eta}(1 - B(e^{-Kt})) \dots \dots \dots (12)$$

Despejando D , llega a:

$$D = \frac{\gamma^{(\frac{1}{1-m})}}{\eta} (1 - B e^{(-Kt)})^{(\frac{1}{1-m})} \dots \dots \dots (13)$$

Si en la ecuación (13) $t \rightarrow \infty$, se obtiene la asíntota A de D $A = (\frac{\eta}{\gamma})^{1/(1-m)}$.
Obteniéndose el modelo integrado de Von Bertalanffy en su versión integrada:

$$D = A(1 \pm B e^{(-Kt)})^{1/(1-m)} \dots \dots \dots (14)$$

Este modelo conserva el carácter del modelo metabólico teórico sólo cuando $0 < m < 1$ en el que la tasa de anabolismo tiene una alometría negativa: ηD^m . En estos casos se utiliza el valor negativo. Si $m > 1$, se utiliza el valor positivo. En estos casos, el modelo de von Bertalanffy funciona, pero no debe considerarse un modelo teórico sino empírico porque la ecuación diferencial (1) se convierte en la expresión $\frac{dD}{dt} = -\eta D^m - (-\gamma D)$. Es decir, $\eta < 0$, $\gamma < 0$, esto no es metabólicamente correcto. En estos casos ηD^m es una alometría positiva. Este es el caso de la ecuación logística ampliamente utilizada donde $m = 2$ y luego $D = \frac{A}{1 + B e^{Kt}}$

Derivación de la ecuación de Von Bertalanffy

Primera demostración de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy. En este caso primero se demostrará la ecuación empleada por von Bertalanffy para la ontogenia de los peces donde la longitud $L = f(t)$ o $L(t)$ siempre es cóncava hacia abajo. Luego se ampliará esta ecuación a la ontogenia de cualquier organismo.

La ecuación diferencial de Von Bertalanffy se puede expresar así:

$$(dL(t))/(dt) = K(L_{Max} - L(t)) \dots \dots \dots (1)$$

En esta ecuación L_{max} es la asíntota y K la tasa intrínseca de crecimiento

Usando el método de separación de variables por cuanto $K(L_{Max} - L(t)) \neq 0$
 $1/((L_{Max} - L(t)))(dL(t))/dt = K, \dots \dots \dots (2)$

Integrando ambos lados de la ecuación (2) con respecto a t

$$\int 1/((L_{Max} - L(t)))(dL(t)dt)/dt = \int K dt \dots \dots \dots (3)$$

Haciendo un cambio de variables para integrar el lado izquierdo de la ecuación (3). se tiene:

$$\theta = L(t) d\theta = (dL(t))/dt dt.$$

sustituyendo los valores de θ y $d\theta$ en el lado izquierdo de (3) se tiene:

$$\int d\theta/((L_{Max} - \theta)) = \int K dt \dots \dots \dots (4).$$

cambiando variables en el lado izquierdo de (4). así. $\theta = L(t)$ y $d\theta = dL(t)dt/dt$

$$\int d\theta/((L_{Max} - \theta)) = \int K dt \dots \dots \dots (5)$$

Para integrar el lado izquierdo se hace de nuevo un cambio de variables
 $U = L_{max} - \theta$. luego $dU = -d\theta$; luego $-\int dU/U = -\ln U + C_1 = \ln(L_{Max} - \theta) + C_1 \dots \dots \dots (6)$

La solución de la integral de lado derecho es

$$\int K dt = Kt + C_2$$

La solución de la ecuación de von Bertalanffy está dada por la ecuación:

$$\ln(L_{Max} - \theta) = -Kt + C_3 \dots (7)$$

$C_3 = C_1 + C_2$ es la constante de integración

En forma exponencial ($L_{Mas} - \theta = C_4 e^{(-Kt)}$), donde $C_4 = eC_3$

Despejando a θ se llega a $\theta = L_{Max} - C_4 e^{(-Kt)}$, pero como $\theta = L(t)$, entonces

$$L(t) = L_{Mas} - C_4 e^{(-Kt)} \dots (8)$$

Si $t_0 = 0$ $L(0) = L_{Max} - C_4 = L_0$, entonces $C_4 = (L_0 - L_{max})$

Insertando C_4 en la ecuación (8)

$$L(t) = L_{Max} - (L_0 - L_{max}) e^{(-Kt)} \dots (9)$$

Dado que en t_0 el crecimiento en longitud $L(t_0) = 0$, sustituyendo en (9) se obtiene

$$L(t_0) = L_{Mas} - (L_0 - A) e^{(-Kt)} = 0, \text{ despejando a } L_0$$

$$L_0 = L_{Max} + A e^{Kt} \text{ y sustituyendo en (9)}$$

$$L(t) = L_{Mas} - (L_{mas} + e^{Kt} - L_{Max}) e^{(-Kt)} = L_{Max} - L_{Max} e^{K(t-t_0)}$$

$$L(t) = L_{Max} (1 - e^{K(t-t_0)}) \dots (10) \text{ que es la ecuación de von Bertalanffy}$$

para el crecimiento de los peces.

Esta ecuación se puede extender a la ontogenia de cualquier otro organismo y a cualquier variable de ellos mediante la relación alométrica $Y = aL^b$. Si en el caso de los árboles D es el diámetro a la altura del pecho $D = aL^b$

$$D(t) = aL_{Max} (1 - e^{(-Kt)})^b \dots (11)$$

Haciendo $aL_{Max} = A$, siendo A la asíntota de D . También se suele expresar a en función de un parámetro de forma m que expresa el cambio de concavidad en la curva $D = f(t) : b = 1/(1 - m)$. La ecuación final quedaría así:

$$D(t) = A(1 - e^{(-Kt)})^{1/(1 - m)} \dots (12)$$

0.13.2 Anexo 2: Ejemplo de aplicación del método

Para ilustrar el método descrito anteriormente, se considera la especie *Cavanillesia platanifolia*, con densidad de madera $\rho = 0.36 \text{ g cm}^{-3}$, diámetro inicial $D = 13.2 \text{ cm}$ y TCA de 0.039 cm/año . Su correspondiente TCR es de 0.29% año y se obtiene así: TCR .

Bibliografía

- [1] Aikman, D. P., & Watkinson, A. R. (1980). A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. *Annals of Botany*, 45(4), 419-427.
- [2] Alder, D. (1980). Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento con especial referencia a los trópicos. *Tomo II: Predicción del rendimiento. Roma: FAO*, 22(2).
- [3] Aguilar, M. (1991). Comparación de cuatro modelos matemáticos aplicados al crecimiento forestal. *Revista de Ciencia Forestal en México*, 16(170):88-108.
- [4] Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 2(1), 49-53.
- [5] Bellingham, P. J., & Richardson, S. J. (2006). Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(4), 910-918.
- [6] Bowman, D.M.J.S., Brienen, R.J.W., Gloor, E., Phillips, O. L. & Prior, L.D. (2013). Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends in Plant Science*, 18(1):11-17.
- [7] Brewer, J. A., Burns, P. Y., & Cao, Q. V. (1985). Notes: Short-Term Projection Accuracy of Five Asymptotic Height-Age Curves for Loblolly Pine. *Forest science*, 31(2), 414-418.
- [8] Bugmann, H. (2001). A review of forest gap models. *Climatic Change*, 51(3-4), 259-305. Chambers JQ, Higuchi N, Schimlen JP. (1998). Ancient trees in Amazonia. *Nature* 391: 135-136.
- [9] Chao, K.-J., Phillips, O. L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A. and Martínez, R. V. (2008), Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96: 281-292. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x.
- [10] Chen, Y., Jackson, D.A. & Harvey, H.H. (1992). A comparison of Von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49:1228-1235.

- [11] Chi, X., Tang, Z., Xie, Z., Guo, Q., Zhang, M., Ge, J. & Fang, J. (2015). Effects of size, neighbors, and site condition on tree growth in a subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, China. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5149-5161.
- [12] Clark, J. S., Wolosin, M., Dietze, M., Ibanez, I., LaDeau, S., Welsh, M., & Kloeppe, B. (2007). Tree growth inference and prediction from diameter censuses and ring widths. *Ecological Applications*, 17(7), 1942-1953.
- [13] Cole, T. G., & Ewel, J. J. (2006). Allometric equations for four valuable tropical tree species. *Forest Ecology and Management*, 229(1), 351-360.
- [14] Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1993). Mortality and growth of a commercial hardwood 'el cativo', *Prioria copaifera*, in Panama. *Forest Ecology and Management*, 62(1-4), 107-122.
- [15] Darwin, C. (1977). El origen de las especies. *Druguera Mexicana de Ediciones S.A. Barcelona: Planeta-Agostini*.
- [16] DeWalt, S. J., Maliakal, S. K., & Denslow, J. S. (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182(1), 139-151.
- [17] De Liocourt F. (1898). De l'amenagement des sapinières, *Bulletin Trimestriel, Société Forestière de Franche-Comté et Belfort*, Julliet (pg. 396-409)
- [18] Del Valle, J.I., (1986). Ecuación de Crecimiento de Von Bertalanffy en la Determinación de la Edad y Crecimiento de Árboles Tropicales. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 39(1):61-74.
- [19] Del Valle, J. I. (1997). Crecimiento de cuatro especies de los humedales forestales del litoral Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, (Colombia).
- [20] Del Valle, J. I. (2003). Crecimiento en biomasa y acumulación de carbono en los sajalas del delta del río Patía. En: Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales tropicales de Colombia: Contribuciones para la mitigación del cambio climático. Medellín-Colombia.
- [21] Del Valle; J. I. & Lema, A. (1999). Crecimientos de cohortes de árboles coetáneos en rodales espacialmente dispersos: el caso de *Camposperma panamensis*. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, (Colombia). 23 (87).
- [22] Dong, S. X., Davies, S. J., Ashton, P. S., Bunyavejchewin, S., Supardi, M. N., Kassim, A. R., ... & Moorcroft, P. R. (2012). Variability in solar radiation and temperature explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical forests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1744), 3923-3931.

- [23] Dos Santos, M. I. R., & Porta Nova, A. M. (2007). Estimating and validating nonlinear regression metamodels in simulation. *Communications in Statistics—Simulation and Computation*, 36(1), 123-137.
- [24] Efron, B., & Tibshirani, R. J. (1994). An introduction to the bootstrap. *CRC press*.
- [25]
- [26] English, S., Bateman, A.W. & Clutton-Brock, T.H. (2012). Lifetime growth in wild meerkats: incorporating life history and environmental factors into a standard growth model. *Oecología* 169:143-153.
- [27] Fang, Z., & Bailey, R. L. (1998). Height–diameter models for tropical forests on Hainan Island in southern China. *Forest Ecology and Management*, 110(1), 315-327.
- [28] Feeley, K. J., Joseph Wright, S., Supardi, N., Kassim, A. R., & Davies, S. J. (2007). Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology letters*, 10(6), 461-469.
- [29] Feldpausch TR, Lloyd J, Lewis SL, Brien RJW, Gloor M, Monteagudo Mendoza A, Lopez-Gonzalez G, Banin L, Abu Salim K, Affum-Baffoe K, Alexiades M, Almeida S, Amaral I, Andrade A, Aragão LEOC, Araujo Murakami A, Arets EJMN, Arroyo L, Aymard CGA, Baker TR, Bánki OS, Berry NJ, Cardozo N, Chave J, Comiskey JA, Alvarez E, de Oliveira A, Di Fiore A, Djagbletey G, Domingues TF, Erwin TL, Fearnside PM, França MB, Freitas MA, Higuchi N, Honorio CE, Iida Y, Jiménez E, Kassim AR, Killeen TJ, Laurance WF, Lovett JC, Malhi Y, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Lenza E, Marshall AR, Mendoza C, Metcalfe DJ, Mitchard ETA, Neill DA, Nelson BW, Nilus R, Nogueira EM, Parada A, Peh KSH, Pena Cruz A, Peñuela MC, Pitman NCA, Prieto A, Quesada CA, Ramírez F, Ramírez-Angulo H, Reitsma JM, Rudas A, Saiz G, Salomão RP, Schwarz M, Silva N, Silva-Espejo JE, Silveira M, Sonké B, Stropp J, Taedoung HE, Tan S, ter Steege H, Terborgh J, Torello-Raventos M, van der Heijden GMF, Vásquez R, Vilanova E, Vos VA, White L, Willcock S, Woell H & Phillips OL. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9 (8):3381-3403. doi:10.5194/bg-9-3381-2012.
- [30] Frisk, M.G., Miller, T.J. & Dulvy, N.K. (2001). Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58:969-981.
- [31] Gentry, A. H. (1986). Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 71-91.
- [32] Gilbert, B., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Kitajima, K., & Hermandéz, A. (2006). Life History Trade-Offs in Tropical Trees and Lianas. *Ecology*, 87(5), 1281-1288.

- [33] Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavellier, J., Jackson, P., & Celis, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), 397-406.
- [34] Guarín, J. R., & Del Valle, J. I. (2014). Modeling the stipe growth of the *Oenocarpus bataua* palm in the Central Cordillera of the Andes, Colombia. *Forest Ecology and Management*, 314:141-149.
- [35] Gourlet-Fleury, S., & Houllier, F. (2000). Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 131(1), 269-289.
- [36] Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., ... & Forni, E. (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of forest science*, 62(8), 785-796.
- [37] Günter S, Weber M, Stimm B, Mosandl R. (2011). *Silviculture in the tropics*. Springer, Berlin, 559 p Holdridge, L. R. (1987). Ecología basada en zonas de vida (No. 83). *Agroamérica*.
- [38] Holzwarth F, Kahl A, Bauhus J, Wirth Ch. (2015). Many ways to die – partitioning tree mortality dynamics in a near-natural mixed deciduous forest. *Journal of Ecology*, doi: 10.1111/1365-2745.12015
- [39] Huet, S., A. Bouvier., M.-A. Poursat & E. Jolivet (2004). *Statistical Tools for Nonlinear Regression: A Practical Guide With S-PLUS and R Examples*. New York, United States of America: *Springer-Verlag New York, Inc.*
- [40] Inga, G. & del Valle, JI. (2007). Log-relative growth: A new dendrochronological approach to study diameter growth in *Cedrela odorata* and *Juglans neotropica*, Central Forest, Peru. *Dendrochronologia*, Volume 44, Pages 117-129, ISSN 1125-7865.
- [41] Kiviste, A., Álvarez, J.G., Rojo, A., Ruíz, A.D. (2002). Funciones de crecimiento de aplicación en el ámbito forestal. *Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Monografías INIA: Forestal No4*. 190 pp.
- [42] Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T., Yamada, T., & Kubo, T. (2003). Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 91 (5), 797-806.
- [43] Kraft, N. J. B., Metz, M. R., Condit, R. S. & Chave, J. (2010), The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist*, 188: 1124–1136. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03444.x

- [44] King, D.A., Davies, S.J., Tan, S. & Noor, N. S. MD. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94: 670–680. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x
- [45] Lamprecht, H. (1990). Silvicultura en los trópicos. *Cooperación Técnica República Federal de Alemania, Echborn, Alemania*.
- [46] Langendoen & Gentry (1991). The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Choco Region, Western Colombia. *Biotropica*, 2-11.
- [47] Lang, G., & Knight, D. (1983). Tree Growth, Mortality, Recruitment, and Canopy Gap Formation during a 10-year Period in a Tropical Moist Forest. *Ecology*, 64(5), 1075-1080.
- [48] Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Lauranc, S.G., Condit, R., D'Angelo, S. & Andrade, A. (2004). Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecology and Management*, 190: 131–143.
- [49] Leksungnoen, N., Eiadthong, W., & Kjelgren, R. (2017). Thailand's catastrophic flood: Bangkok tree mortality as a function of taxa, habitat, and tree size. *Urban Forestry & Urban Greening*, 22, 111-119.
- [50] Lewis SL, Phillips OL, Sheil D, Vincenti B, Baker TR, Brown S, Graham AW, Higuchi N, Hilbert DW, Laurance WF, Lejoly J, Malhi Y, Monteagudo A, Nunez Vargas P, Sonke B, Terborgh JW & Vasquez Martinez R. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* 92 (6):929-944. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00923.x.
- [51] Lieberman, D. & Lieberman, M. (1987). Forest tree growth and dynamics at La Selva. Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 3:347-358.
- [52] Lowell, K. E. & Mitchell, R.J. (1987). Stand growth projection: simultaneous estimation of growth and mortality using a single probabilistic function. *Can. J. For. Res.* 17: 1466-1470.
- [53] Lowman, M.D. & Ricker, H.B. (2004). Forest canopies. 2n Ed.. *Elsevier*. Amsterdam. 517 p.
- [54] Lüttge, U. (2008). Physiological ecology of tropical plants. 2 ed. *Springer*. Berlin. 458 p.
- [55] Montagnini, F. & Jordan, C.F. (2005). Tropical forest ecology: the basis of conservation and management. *Springer*. Berlin. 295 p.
- [56] Motulsky, H.J. & Christopoulos, A. (2003). Fitting curves to data using nonlinear regression: a practical and nonmathematical review. *FASEBJ*, 1: 365-374.

- [57] Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32.
- [58] Nebel, G. & Meilby, H. (2005). Growth and population structure of timber species in Peruvian Amazon flood plains. *Forest Ecology and Management*, 215(1), 196-211.
- [59] Odum, E.P. & Barrett, G.W. . (2006). Fundamentos de Ecología. *Internacional Thompson Editores*. SA de CV. 5.
- [60] Osunkoya, O., O, Omar-Ali, K., Amit, N., Dayan, J., Daud, D.S. & Sheng, T. K. (2007). Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest. Brunei. Borneo. *American Journal of Botany*, 94(12), 1951-1962.
- [61] Oswald, S.A., Nisbet, I.C.T., Chiaradia, A. & Arnold, J.M.. (2012). FLEXPARAMCURVE: R package for flexible fitting of nonlinear parametric curves. *Methods in Ecology and Evolution* 3(6). 1073-1077.
- [62] O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R. & Foster, R.B. (1995). Diameter, height, crown, and age relationship in eight neotropical tree species. *Ecology*. 76(6). 1926-1939.
- [63] Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander, J. A., Kobe, R. K. & Ribbens, E. (1996). Forest models defined by field measurements: estimation. error analysis and dynamics. *Ecological monographs*. 66(1). 1-43.
- [64] Paine, C. E., Marthews, T. R., Vogt, D. R., Purves, D., Rees, M., Hector, A. & Turnbull, L. A. (2012). How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2):245-256.
- [65] Pardo, S.A., A.B, Cooper & N.K, Dulvy. (2013). Avoiding fishy growth curves. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4):353-360.
- [66] Park, ChC. (1992). Tropical rainforests. Routledge. London. UK. 188 p
Pastur. G. M.. Lencinas. M. V.. Cellini. J. M.. & Mundo. I. (2007). Diameter growth: can live trees decrease?. *Forestry*, 80(1). 83-88.
- [67] Pece, M.G., Benítez, C. G. de & Galíndez, M. J. de. (2000). Uso de la función Weibull para modelar distribuciones diamétricas en una plantación de Melia azedarach . *Revista Forestal Venezolana* 44(2):49-52.
- [68] Phillips, O. L., Baker, T. R., Brien, R. & Feldpausch. T. R. (2010). Field manual for plot establishment and remeasurement. *Rainfor manuals*. URL: <http://www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor>

- [69] Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez Vargas P., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Vásquez Martínez R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J.A., Czimczik, C.I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S.G., Nascimento, HEM., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Saldias, M., Torres Lezama A & Vinceti B. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1443). 381-407.
- [70] Poza Cruz Eva Vicenta (2009). Estudio probabilístico de un modelo de difusión asociado a la curva de Von Bertalanffy. Tesis de Maestría: Máster en Estadística Aplicada. *Universidad de Granada. España*.
- [71] R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. *Austria*. URL <https://www.R-project.org/>.
- [72] Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Machado, J. L., & Oleksyn, J. (2006). Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439(7075), 457.
- [73] Rencher, Alvin C. & G. Bruce, Schaalje (2008). Linear models in statistics. New Jersey. United States of America: *John Wiley & Sons. Inc.*
- [74] Rich, P. M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S. R., Palmer, M. W. & Short. L. (1986). Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey botanical club*. 241-246.
- [75] Richards. F. J. (1959). A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48(6):978-983.
- [76] Ricklefs. R. E. (1959). A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, 10(29):290-300.
- [77] Ritz, C. & Streibig, J. C. (2008). Nonlinear regression with R. Springer Science & Business Media.
- [78] Rollet, B. (1980). Organización. 126-162. En Unesco Ecosistemas de los bosques tropicales. *Cifca/Madrid España*.
- [79] Rüger, N., Wirth, C., Wright, S. J. & Condit, R. (2012). Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*. 93(12). 2626-2636.
- [80] SAS Institute Inc., SAS (2003). Campus Drive, Cary, North Carolina 27513, USA. All rights reserved.

- [81] Satoo, T. & Madgwick, H. A. I. (1982). Forest biomass. *Forestry Science*. The Hague. Boston. London, 20 p.
- [82] Seber. G. A. F. & C. J. Wild (2003). Nonlinear Regression. John Wiley & Sons. Inc. New Jersey. United States of America.
- [83] Sprugel. D. G. (1983). Correcting for Bias in Log-Transformed Allometric Equations. *Ecology*, 64: 209–210. doi:10.2307/1937343.
- [84] Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., Coomes, D. A., Lines, E. R., Morris, W.K.; Ruger, N., Álvarez, E., Blundo, S., Bunyavejchewin, G., Chuyong, S. J., Daviles., Duque, Á., Ewango, C.N., Flores, O., Franklin, J.F, Grau, H.R., Hao, Z., Harmon, H.E., Hubbell, S.P., Kenfack, D., Lin, Y., Makana, J.R., Malizia, A., Malizia, L.R., Pabst, L.J., Pongpattananurak, N., Su, S-H., Tan, S., Thomas, D., van Mantgen, J.P., Wang, X., Wiser, S.K & Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507(7490):90-93.
- [85] Sterck, F. & Bongers, F. (1998). Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American journal of Botany*, 85(2). 266-266.
- [86] Schöngart, J. (2008). Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management*. 256(1). 46-58.
- [87] Shifley, S. R. & Brand. G. J. (1984). Notes: Chapman-Richards Growth Function Constrained for Maximum Tree Size. *Forest science*. 30(4). 1066-1070.
- [88] Shugart, H. H. (1984). A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. *Springer-Verlag*. New York. Inc
- [89] Stork, N.E. & Turton, S.M. (edts), 2008. Living in a dynamic tropical forest landscape. Blakwel. Victoria. Australia. 632 p.
- [90] Tjørve. K.M.C. & Tjørve. E. (2010). Shapes and functions of bird-growth models: how to characterise chick postnatal growth. *Zoology*, 113:326-333.
- [91] Timur, V. Elzhov., Katharine, M., Mullen, Andrej-Nikolai, Spiess and Ben, Bolker (2016). minpack.lm: R Interface to the Levenberg-Marquardt Nonlinear Least-Squares Algorithm Found in MINPACK. Plus Support for Bounds. R package version 1.2-1. <https://CRAN.R-project.org/package=minpack.lm>
- [92] Thomas, S. C. & Weiner. J. (1989). Growth. death and size distribution change in an *Impatiens pallida* population. *The Journal of Ecology*. 524-536.

- [93] Torres, D. A. (2004). Modelación del Crecimiento y Producción en Volumen y Biomasa de la Teca. Trabajo de grado. Ingeniero Forestal. Universidad Nacional de Colombia. Medellín.
- [94] Turner, I.M. 2004. The ecology of trees in the tropical rain forest. *Cambridge University Press*. Cambridge. UK. 297 p.
- [95] Uriarte, M., Condit, R., Canham, C. D. & Hubbell, S. P. (2004). A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter?. *Journal of Ecology*. 92(2). 348-360.
- [96] Vanclay, J. K. (1994). Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. *School of Environmental Science and Management Papers*, 537.
- [97] Van Mantgem, P. J., Stephenson, N. L., Mutch, L. S., Johnson, V. G., Esperanza, A. M. & Parsons, D. J. (2003). Growth rate predicts mortality of *Abies concolor* in both burned and unburned stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(6). 1029-1038.
- [98] Vasquez, G. 1987. Crecimiento de un Bosque de Guandal Explotado en el Litoral Pacífico Colombiano: Estudio del Crecimiento Diamétrico. *En Crónica Forestal y del Medio Ambiente*, Medellín. N°5. Junio. 35-62 p.
- [99] Vanoni, M., Bugmann, H., Nötzli, M. & Bigler, C. (2016). Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *Forest Ecology and Management*. 382. 51-63.
- [100] Volland-Voigt, F., Bräuning, A., Ganzhi, O., Peters, T. & Maza, H. (2011). Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. *Trees*. 25(1). 39-48.
- [101] Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology*. 10(2). 181-213.
- [102] Von Bertalanffy, L. (1969). General systems theory and psychiatry—an overview. *General systems theory and psychiatry*. 33-46.
- [103] Von Bertalanffy, L. (1976). Teoría General de los Sistemas. En Teoría del crecimiento animal. Trad. de la ed. inglesa por Juan Almela. 179-194. México: Fondo Nacional de la Cultura.
- [104] Wadsworth, F. H. (2000). Producción forestal para América tropical. Departamento de Agricultura de los EE. UU.. Servicio Forestal.
- [105] Worbes, M., Staschel, R., Roloff, A. & Junk, WJ, (2004). Tree ring analysis reveal age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 103. 105-123.

- [106] Wu, H., Franklin, S. B., Liu, J. & Lu, Z. (2017). Relative importance of density dependence and topography on tree mortality in a subtropical mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 384. 169-179.
- [107] Wright, S. J. (2010). The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1). 1-27.
- [108] Wunder, J., Reineking, B., Matter, J.-F., Bigler, C. & Bugmann, H. (2007) Predicting tree death for *Fagus sylvatica* and *Abies alba* using permanent plot data. *Journal of Vegetation Science*, 18. 525–534.
- [109] Wunder, J., Brzeziecki, B., Żybura, H., Reineking, B., Bigler, C. & Bugmann, H. (2008) Growth–mortality relationships as indicators of life-history strategies: a comparison of nine tree species in unmanaged European forests. *Oikos*. 117. 815–828.
- [110] Yao, X., Titus, S.J. & MacDonald, S.E. (2001) A generalized logistic model of individual tree mortality for aspen, white spruce, and lodgepole pine in Alberta mixedwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 31.283–291.
- [111] Zapata, M., Del Valle, J. I. & Orrego, S. A. (2001). Corrección por sesgo en los modelos log-normales alométricos linealizados utilizados para la estimación de la biomasa aérea. In Simposio Internacional de Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. *Valdivia, Chile* (pp. 18-21).