

CRECIMIENTO DE COHORTES DE ÁRBOLES COETÁNEOS EN RODALES ESPACIALMENTE DISPERSOS: EL CASO DE *CAMPNOSPERMA PANAMENSIS*

por

Jorge Ignacio del Valle Arango¹ & Alvaro Lema Tapias¹

Resumen

Del Valle, J.I. & A. Lema: Crecimiento de cohortes de árboles coetáneos en rodales espacialmente dispersos: el caso de *Campnosperma panamensis*. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **23**(87): 249-260. 1999. ISSN: 0370-3908.

Se propone un método para estudiar el crecimiento de rodales coetáneos virtualmente monoespecíficos y espacialmente dispersos mediante la evaluación, en cada una de las cohortes coetáneas, de las tasas de crecimiento del árbol de área basal promedio y de su correspondiente diámetro promedio cuadrático. El método se tipifica con el estudio del crecimiento de rodales coetáneos naturales de la especie *Campnosperma panamensis* Standl, propia de los humedales forestales del litoral pacífico colombiano. Se empleó el modelo de crecimiento de von Bertalanffy. Los resultados muestran un mejor ajuste al modelo de las tasas de crecimiento de la variable árbol de área basal promedio que del diámetro promedio cuadrático. Se sustenta que estas variables no son equivalentes, como lo sugiere la literatura. Se derivan matemáticamente las curvas de crecimiento del árbol de área basal promedio; así como las tasas de crecimiento absoluta, media y relativa.

Palabras claves: *Campnosperma panamensis*, árbol de área basal promedio, diámetro promedio cuadrático, modelo de von Bertalanffy, bosques lluviosos tropicales, rodales multicohortes, estructura diamétrica, Colombia.

Summary

A method is proposed to study the growth of even-aged virtually monospecific forest stands that are widely dispersed by means of the evaluation, in each one of the even-aged cohorts, of the rates of growth of the tree of mean basal area and of their corresponding quadratic mean diameter. The method is exemplified with the study of the growth of natural even-aged stands

¹ Profesores, Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. Dirección actual: Apartado Aéreo 1779, Medellín Colombia.

of the tropical tree species *Camposperma panamensis* Standl., characteristic of the forest wetland of the Colombian Pacific coast. The growth model of von Bertalanffy was used. The results show a better fit to the model of the rates of growth of the variable tree of mean basal area than of the quadratic mean diameter. It is shown that these variables are not equivalent, as is suggested in the literature. The equation of the growth curve of the quadratic mean diameter is derived of the growth equation of the tree of mean basal area.

Key words: *Camposperma panamensis*, tree of mean basal area, quadratic mean diameter, von Bertalanffy growth model, tropical rain forests, multicohort stands, diameter structure, Colombia.

Las técnicas conocidas para estudiar el crecimiento diamétrico de los árboles de los bosques tropicales que no forman anillos anuales tienen aplicación en poblaciones disetáneas, las cuales se manifiestan por estructuras poblacionales (diamétricas) en forma de J invertida cuando son representadas en coordenadas cartesianas con la frecuencia en las abscisas y la marca de clase diamétrica en las ordenadas. Se considera, implícita o explícitamente, que los árboles de menores dimensiones y gran abundancia de una especie que muestre esta estructura poblacional tienden a ser más jóvenes; pero al aumentar el tamaño de los árboles su frecuencia paulatinamente decrece debido a la mortalidad (Bell 1971, Hawley & Smith 1972, Rollet 1980, Nwoboshi 1982, Clutter *et al.* 1983, Shugart 1984, Lamprecht 1990, Oliver & Larson 1990, O'Hara 1996, del Valle 1997a). En estos casos se monitorea el crecimiento diamétrico de los árboles durante un determinado lapso. Si se promedian las tasas de crecimiento por clases diamétricas, el resultado de dividir sus respectivas amplitudes de clase por las tasas de crecimiento promedio de cada una, da como resultado el "tiempo de paso"; tiempo requerido para que un árbol promedio atraviese la clase diamétrica desde su límite inferior hasta el superior. El resultado de sumar los sucesivos tiempos de paso desde la clase diamétrica menor hasta la superior, permite estimar el tiempo (años) requerido para que un "árbol promedio" alcance los sucesivos límites superiores de las marcas de clase. Con estos datos se dibuja una gráfica que representa los diámetros en función de la edad (años) acumulada (Miller 1952, Bell 1971, del Valle 1979). Algunos han ajustado modelos empíricos a la relación entre las tasas de crecimiento diamétrico en función del diámetro como los cuadráticos (Dance & Malleux 1976, Rai 1980), polinomiales (Contreras *et al.* 1996) o la función beta modificada (Alder 1995, Vanclay 1994, 1995), entre otros. También Zeide (1993) recomienda un modelo similar a una función beta denominado por Alder (1995) potencial exponencial. Hay autores que prefieren estudiar las tasas de crecimiento

del área basal de los árboles; en este grupo vale la pena destacar el modelo prognosis desarrollado para rodales aparentemente coetáneos de bosques de los Estados Unidos de América y que ha recibido varias aproximaciones, entre ellas Stage (1973), Wykoff *et al.* (1982) y Wykoff (1986). En este modelo el logaritmo de la tasa de crecimiento del árbol de área basal promedio se expresa en función de variables dasométricas como el diámetro del fuste y de la copa así como de variables ambientales y de competencia. El incremento diamétrico se deriva del correspondiente al del área basal. Vanclay (1995) empleó un modelo similar en el trópico australiano para estudiar el crecimiento diamétrico de *Flindersia pimenteliana*. Algunos autores han estudiado tanto las tasas de crecimiento del área basal de los árboles individuales como diamétricas en función del área basal y del diámetro, respectivamente, así como de variables ambientales y de competencia; entre estos se encuentran Johnson (1973) y Shifley (1987), quienes emplearon el modelo de von Bertalanffy en bosques de los Estados Unidos de América. En el trópico González (1993) relacionó las tasas de crecimiento diamétrico de *Prioria copaifera* con el diámetro y con índices de competencia empleando igual modelo que los autores anteriores. También se han empleado modelos matemáticos compatibles de derivación integración, mediante los cuales se estiman los parámetros de una ecuación diferencial que expresa las tasas de crecimiento diamétrico (dD/dt), donde D es el diámetro normal de los árboles o a la "altura del pecho", en función del diámetro (o del área basal en función del área basal) de los árboles, cuya integración arroja una ecuación del diámetro en función de la edad. Entre los más empleados se encuentran el de von Bertalanffy (del Valle 1986, 1997a, Vásquez 1987, Chauchard 1993, González 1993, Vanclay 1994, 1995), y el de Botkin (Shugart 1984, Urban & Shugart 1992, Botkin 1993, Vanclay 1995), entre otros muchos compilados por Zeide (1993) la mayoría de ellos no empleados hasta ahora en los árboles de los bosques tropicales naturales. Pero en las especies

heliófitas que crecen en las selvas tropicales en grandes parches originados en claros, formando cohortes dentro de ellos, de naturaleza básicamente coetánea, pero con edades diferentes entre los parches espacialmente dispersos (Whitmore 1975, Martínez-Ramos 1985, Oliver & Larson 1990), el tratamiento descrito no parece correcto. Cuando dentro de estas cohortes se comparan las gráficas de las frecuencias vs. las marcas de las clases diamétricas, se pone de presente una estructura poblacional representada por curvas unimodales y no en *J* invertida, como lo han advertido diferentes autores (Hawley & Smith 1972, Rollet 1980, Nwoboshi 1982, Clutter *et al.* 1983, 1984, Shugart, 1984, Oliver & Larson 1990, Evans 1992, del Valle 1997b). Estas poblaciones gregarias se establecen en claros; en los más recientes las poblaciones tienden a ser mayores por unidad de superficie y sus diámetros modales y promedios menores. En los claros más antiguos se presentan diámetros modales y promedios mayores y menores poblaciones en razón de la altísima mortalidad típica de este tipo de cohortes (Martínez-Ramos 1985, Oliver & Larson 1990, del Valle 1997b). Luego, al juntar la información procedente de parcelas establecidas en diferentes rodales (cohortes), ocurre que para un determinado diámetro puede haber sobreposición de árboles pertenecientes a edades diferentes; por tanto, al monitorear el crecimiento diamétrico de estas cohortes durante cierto período de tiempo y emplear los métodos previamente descritos, se utiliza información del crecimiento de árboles de diferentes edades para estimar el tiempo requerido para que estos alcancen un determinado diámetro; luego, una misma parcela con árboles básicamente coetáneos, aporta información para la curva del diámetro en función del tiempo para edades muy diferentes según el tamaño y frecuencia de sus árboles, cuando sólo debería aportar para una sola edad o para un rango muy limitado de ellas.

Hasta ahora parece que no se ha prestado suficiente atención a esta situación pues, aparentemente, no aparece explícitamente considerada en la literatura sobre epidometría de los árboles tropicales, aun en las revisiones más recientes (Alder 1995, Vanclay 1994, 1995). En este documento se propone un método para estudiar el crecimiento orgánico del árbol de área basal promedio, y de su respectivo diámetro equivalente, en este tipo de comunidades multicohortes, el cual se tipifica con el sajo (*Camposperma panamensis* Standl.: Anacardiaceae), árbol heliófito (Moreno 1997) que tiende a formar masas muy homogéneas, coetáneas y casi monoespecíficas, en los humedales forestales turbosos de aguas dulces en el litoral Pacífico colombiano (del Valle 1997b).

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en los bosques de la planicie de inundación del delta del río Patía, situada levemente por encima de los cinco metros de altitud, poco antes de su desembocadura en el océano Pacífico colombiano, en los municipios Olaya Herrera y Francisco Pizarro, con temperatura promedio de 26°C y la precipitación en los sitios de estudio entre 3.500 y 4.500 mm anuales (del Valle 1994), aproximadamente entre las coordenadas 2° a 2° 24'N y 77° 18' a 78° 34'O. En el delta predominan los humedales forestales turbosos denominados localmente bosques de *guandal*, de los cuales los sajales son una de las asociaciones vegetales más importantes tanto por su extensión, pues representan el 46% (22.362 ha) de los bosques del municipio Olaya Herrera como porque la especie sajo aporta el 82,7% del total de madera producida en ellos (del Valle, 1997c)

Parcelas permanentes

Entre 1984 y 1994 se establecieron ocho parcelas permanentes en los sajales con el fin de estudiar el crecimiento diamétrico de los árboles así como sus tasas de mortalidad e ingreso; midiendo los diámetros a la altura del pecho cada uno o dos años hasta 1997. Los árboles con $D > 10$ cm se midieron con cinta diamétrica y precisión de 0,5 mm; los con $D < 10$ cm con calibrador digital y precisión de 0,01 mm. En el punto exacto de la primera medición se marcó una banda perimetral de 1 a 1,5 cm de ancho con pintura amarilla de alta calidad cuando se midió con cinta diamétrica, o se marcaron con cruces los puntos de apoyo de la primera medición del calibrador. Las posteriores mediciones se hicieron siempre sobre estas marcas. Los árboles se marcaron con etiquetas de aluminio y a los de mayor tamaño se les pintó también el número en el tronco. Estas parcelas tratan de cubrir desde cohortes (sajales) muy recientes hasta relativamente adultas, juzgadas tanto por sus características dasométricas (número de árboles por hectárea, diámetro promedio, área basal) como por la información recibida de los habitantes locales. La Tabla 1 recoge algunas características de estas parcelas.

Estructura Diamétrica

Se seleccionaron parcelas establecidas en tres cohortes de sajales con el fin de ilustrar la estructura diamétrica unimodal que las caracteriza y, por tanto, su coetaneidad dentro de las cohortes y su disetaneidad entre ellas. En el sitio Uvata existía un rodal de unas 10 ha que de acuerdo con los habitantes locales se estableció después

del abandono de un campamento de exploración petrolera, siete años antes del establecimiento de las parcelas. El análisis de la estructura diamétrica se hizo con base en la información suministrada por 20 parcelas circulares de 374 m² cada una: 7.480 m² en total, en las que se midieron todos los árboles con $D \geq 1$ cm. Se empleó 2,5 cm como amplitud de clase, resultando seis clases diamétricas. La información de San Isidro corresponde a una parcela de 30 m x 30 m en la que se midieron todos los árboles con $D \geq 1$ cm. De acuerdo con los habitantes locales la regeneración se estableció unos 10 años antes luego de explotar un sajal preexistente. Las amplitudes de clases diamétricas también fueron de 2,5 cm; en total 10 clases diamétricas. En el sitio Cepangué se establecieron cinco parcelas circulares de 314 m² cada una, con $D > 5$ cm, amplitud de clase de 5 cm y siete clases diamétricas y edad estimada de unos 26 años de acuerdo con la información de los habitantes de la localidad.

Se empleó la distribución de probabilidades de Weibull, para representar la estructura poblacional por clases de tamaño (diámetro) en comunidades de árboles (Clutter *et.al* 1983), cuyo modelo triparamétrico se define mediante la función de densidad de probabilidades:

$$f(D) = \frac{c}{b} \left(\frac{D-a}{b} \right)^{c-1} \exp \left[- \left(\frac{D-a}{b} \right)^c \right] \quad (1)$$

$$a > 0, b > 0, c > 0$$

donde: $f(D)$ = densidad de probabilidad asociada con cada diámetro D ,

a = parámetro de partida,

b = parámetro de escala,

c = parámetro de forma,

D = diámetro a la altura del pecho, cm.

\exp = e , base de los logaritmos neperianos.

Si se multiplica $f(D)$ por el número de árboles por hectárea se obtiene el número de árboles correspondiente al diámetro considerado.

Se acostumbra ajustar la distribución acumulativa de Weibull resultante de integrar la ecuación (1), por cuanto es más simple; o sea

$$F(D) = 1 - \exp \left[- \left(\frac{D-a}{b} \right)^c \right] \quad (2)$$

Donde: $F(D)$ = probabilidad acumulada correspondiente a los árboles con diámetro menor de D .

El parámetro a se estimó observando el punto donde parecía iniciarse la curva de frecuencias en el eje de las ordenadas. Los parámetros b y c se estimaron por regresión lineal empleando la siguiente transformación (Bayley & Dell 1973, Lema 1995)

$$y = b_0 + b_1 X \quad (3)$$

donde: $y = \ln [-\ln (1-F(D+W/2))]$,

\ln = logaritmo neperiano,

$b_0 = c \ln b$,

$b_1 = -c$

$X = \ln [(D+W/2)-a]$

W = amplitud de la clase diamétrica, cm,

D = marca de clase diamétrica, cm.

Por cuanto la frecuencia acumulada de todos las clases diamétricas es 1 cuyo logaritmo no está definido, se asumió la probabilidad total como 0,999999.

Crecimiento diamétrico y del área basal

En cada parcela se evaluó la tasa de crecimiento del diámetro promedio cuadrático (\bar{d}_q) también llamado diámetro del árbol de área basal promedio, de diez árboles seleccionados al azar y vivos en ambas mediciones entre dos fechas de medición separadas entre sí entre 2 y 4 años, con excepción de la parcela Salahonda 4 cuya cohorte, de acuerdo con los habitantes de la localidad, tenía cinco años en el momento de la primera medición; esta diferencia se dividió por el período de tiempo (años) transcurrido entre las dos mediciones consideradas. Este procedimiento se repitió cuatro veces entre los pares de mediciones de cada parcela, por lo cual, en vez de disponer de una sola tasa de crecimiento del (\bar{d}_q) por cada par de mediciones en ellas, se obtuvieron cuatro tasas de crecimiento, ampliando los grados de libertad para la regresión que hubiesen resultado de haberse calculado la tasa de crecimiento de (\bar{d}_q) por parcela.

Dado que algunas parcelas se midieron durante períodos superiores a cuatro años, se subdividieron en varios lapsos, asumidos independientes, como si fuesen parcelas diferentes (Tabla 1). Luego se empleó el modelo de von Bertalanffy (1976), originalmente propuesto en 1941 (Vanclay 1994, 1995). Si el período entre pares de mediciones de las parcelas no es muy largo, se puede aceptar que $\Delta \bar{d}_q / \Delta t$ equivale a $d\bar{d}_q / dt$. De igual forma se calculó la tasa de crecimiento del árbol de área basal promedio $\Delta \bar{g} / \Delta t = d\bar{g} / dt$ entre pares de medición del área basal ($d\bar{g} / dt = f(\bar{g})$). El modelo diferencial de von Bertalanffy se expresa mediante la ecuación

$$dY/dt = \eta Y^m - \gamma Y, \quad (4)$$

donde: dY/dt = tasa de crecimiento del diámetro promedio cuadrático ($d\bar{D}_q/dt$), cm/año, o del área basal ($d\bar{g}/dt$), cm²/año,

Y = diámetro promedio cuadrático (\bar{D}_q), cm, o árbol de área basal promedio (\bar{g}), cm²,

η = constante de proporcionalidad anabólica si $m < 1$; catabólica si $m > 1$,

m = constante de proporcionalidad alométrica,

γ = constante de proporcionalidad catabólica si $m < 1$; anabólica si $m > 1$.

La ecuación (4) se integra empleando las ecuaciones diferenciales de Bernoulli dando como resultado la función.

$$Y = A \left(1 - b e^{-k(t-t_0)} \right)^{1/(1-m)} \quad m \neq 1 \quad (5)$$

donde:

$A = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$ = asíntota del diámetro promedio cuadrático, cm, o del árbol de área basal promedio, cm².

$b = 1 - (Y_0/A)^{(1-m)}$,

$k = (1-m)\gamma$,

$t \geq 0$, edad en años asociada con cada \bar{D}_q o con cada \bar{g} ,

Y_0 = diámetro \bar{D}_{q_0} cm, o área basal \bar{g}_0 cm², de la marca de clase más pequeña correspondiente a t_0

El empleo del diámetro promedio cuadrático está ampliamente extendido en la silvicultura debido a que al multiplicar su área basal equivalente \bar{g} por la densidad dada en número de árboles por hectárea se obtiene el área basal por hectárea que es, quizá, el mejor índice de ocupación del espacio por una comunidad de árboles (Clutter et al., 1983).

La ecuación (4) se ajustó mediante regresión no lineal empleando el software Statgraphics Plus 6 (1993).

Análisis del crecimiento

Se determinó la ecuación de la tasa de crecimiento absoluto (TCA) derivando con respecto al tiempo la ecuación resultante del modelo (5) [$dY/dt = f(t)$]. La ecuación de la tasa de crecimiento relativo (TCR) se obtuvo mediante la función [$(1/Y)(dY/dt) = f(t)$]; la tasa de crecimiento medio (TCM) se calculó mediante la función [$(Y-Y_0)/t = f(t)$]. Se empleó el cálculo diferencial e integral para determinar algunos de sus puntos importantes así como algunas propiedades relevantes. En especial sus puntos de máxima, inflexión y valores medios.

Resultados y discusión

Estructura poblacional (diamétrica)

La Tabla 2 resume los resultados del ajuste del modelo acumulativo de Weibull (ecuación 2). Los altos coeficientes de determinación explican entre el 88% y 95% de la reducción de la varianza observada, al resultar altamente significativos ($P << 0,01$) de acuerdo con la tabla A.13 de Steel y Torrie (1960).

Los altos porcentajes de sajo (entre 86% y 98%) revelan que estos rodales son virtualmente monoespecíficos. La Tabla 2 también expresa el número de árboles por hectárea poniendo de presente una marcada reducción desde la cohorte más joven (Uvata) hasta la más antigua (Cepangué). En la Figura 1 se representan las funciones de densidad de Weibull (ecuación 1) para las tres cohortes, cuya forma avala la coetaneidad dentro de cada parcela y la disetaneidad entre ellas. La gran disminución en la máxima frecuencia unida al aumento de los diámetros modales y a la disminución del número de árboles a medida que las edades de las cohortes avanzan, son las características más relevantes de estas estructuras poblacionales (diamétricas). Obsérvese la relación inversa entre los estimadores del parámetro b con el número de árboles por hectárea. De acuerdo con el parámetro c la cohorte correspondiente a Uvata tiene un pequeño sesgo positivo (Tabla 2) por cuanto está muy cerca de $c = 3$ que implicaría una estructura simétrica. La cohorte correspondiente a San Isidro tiene un sesgo positivo mayor y la de Cepangué con $c > 3$ tiene sesgo negativo.

Si se monitoreara el crecimiento de los árboles correspondientes a estas tres cohortes, y se promediaran sus tasas de crecimiento, los árboles con $D = 10$ cm, por ejemplo, correspondientes a tres edades diferentes, aportarían información de tasas de crecimiento para una sola clase diamétrica como si fuera para una sola edad, si se siguiere el procedimiento convencional descrito

Tabla 1. Algunas características de las parcelas permanentes empleadas en el estudio.

Parcela	Período o Fechas	Lapso Años	Area m ²	N árbo/ha	$\bar{D}qi^a$ cm	$\bar{D}qf^a$ cm	$d\bar{D}q / dt^b$ cm/año	$d\bar{g} / dt^b$ cm
Esterón 1	1984/85	1,195	1300	554	24,82	25,57	0,624	498,710
Esterón 1	1985/88	2,770	1300	523	25,88	27,86	0,714	567,886
Esterón 1	1988/90	2,526	2080	495	27,12	29,01	0,748	619,139
Esterón 1	1990/92	1,526	2080	466	28,42	29,49	0,707	658,677
Esterón 1	1992/94	1,957	2080	413	29,30	30,94	0,834	713,047
Esterón 1	1994/96	2,515	2080	409	30,70	32,61	0,761	787,544
Salahonda 4	1983/88	5,00	550	5964	0,00	3,45	0,689	4,666
Salahonda 4	1988/90	2,507	550	3836	3,94	5,98	0,812	20,152
Salahonda 4	1990/92	1,542	550	2800	6,02	6,74	0,468	32,061
Salahonda 4	1992/95	2,827	550	583	7,68	9,26	0,560	56,877
Cepangué 1	1991/95	3,945	5000	472	20,47	24,72	1,077	404,590
Cepangué 2	1991/94	3,441	5000	650	19,14	21,73	0,752	329,304
Cepangué 2	1994/97	3,090	5000	392	22,61	25,02	0,779	446,580
Pambul 5	1991/92	1,130	1570	1331	18,61	19,20	0,514	280,752
Pambul 5	1992/94	2,270	1570	815	20,37	22,08	0,752	354,295
San Isidro	1993/95	2,148	900	488	9,33	10,35	0,473	76,234
San Isidro	1995/7	2,410	900	2633	12,47	13,74	0,529	135,245
Uvata (02)	1992/94	1,650	150	6600	7,91	8,96	0,625	56,070
Uvata (02)	1994/97	3,330	150	3600	10,71	13,07	0,711	112,126
Naidizales	1991/94	3,186	1570	726	23,06	26,07	0,945	475,855

^a $\bar{D}qi$ y $\bar{D}qf$, diámetro medio cuadrático inicial y final respectivamente.

^b Estas tasas de crecimiento no fueron las empleadas en las regresiones sino cuatro estimaciones por parcela basadas, en cada caso, en 10 árboles seleccionados al azar, como se explica en los métodos

Tabla 2. Estimadores de los parámetros de partida (*a*), de escala (*b*) y de forma (*c*) de la función acumulativa de Weibull para relacionar la estructura diamétrica de tres cohortes coetáneas en tres localidades. Se indica además el coeficiente de determinación (*R*²), el porcentaje de sajos y la densidad.

Sitios	Estimadores			%R ²	Arboles/ha	%Sajo
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>			
Uvata	0	7,7	2,7	95,23 ^a	8467	97
San Isidro	0	10,4	2,2	94,41 ^a	4800	86
Cepangué	6	21,3	3,9	88,32 ^a	444	98

^a Significativos para $\ll P$ 0,01 y 4,8 y 4 grados de libertad, respectivamente.

previamente. Igualmente, los árboles de 5 cm de diámetro corresponden a las edades 7 y 10 años, y los de 20 cm a 10 y 26 años. Esto demuestra que tal procedimiento no es válido para poblaciones en "parches" coetáneos espacialmente dispersos, así como la bondad del proce-

dimiento de estimar, dentro de cada cohorte, la tasa de crecimiento del árbol de área basal promedia y su correspondiente diámetro. En conclusión, el estudio del crecimiento orgánico en árboles requiere determinar previamente si existe una mezcla íntima de edades

(estructura en J invertida), lo cual implica poblaciones disetáneas, o si se presentan poblaciones coetáneas (cohortes) espacialmente dispersas. Para este último caso se sugiere el procedimiento planteado en este documento.

Ecuaciones de tasas de crecimiento diamétrico y del área basal

En la Tabla 3 se presentan los estimadores de los parámetros obtenidos por regresión no lineal del modelo de tasas de crecimiento de von Bertalanffy, así como algunos estadísticos, tanto para el diámetro promedio cuadrático como para el árbol de área basal promedio. Evidentemente, la regresión de tasas de crecimiento diamétrico no es satisfactoria por cuanto los valores de la razón asimilables a una t de student no son significativos, (en este estudio se llaman t_k según (Neter et al. 1983) y el coeficiente de determinación es cero. Ya que la razón F_k asimilable a la F de Fisher presenta un valor altamente significativo, se induce que se da una alta multicolinealidad entre variables (relaciones lineales o no entre ellas) que implicarían el retiro de alguna de ellas del modelo, lo que lo cambia o produce otro que no tendría la base teórica del de von Bertalanffy. La ecuación que representa las tasas de crecimiento del árbol de área basal promedio, por el contrario, explica cerca del 75% de la reducción de la variación de las tasas de crecimiento en función del área basal y , sólo el valor de t_k del estimador de η no es diferente de cero, luego la regresión ajusta satisfactoriamente por cuanto de acuerdo con la tabla A.13 de Steel y Torrie (1960) que expresa los valores significativos de R , $P \ll 0,01$.

En las Figuras 2 y 3 se pone de presente que las tasas de crecimiento del área basal, y en especial las de los árboles más pequeños, presentan desviaciones inferiores a las correspondientes tasas de crecimiento diamétrico. Este es un resultado lógico y esperado por cuanto igual crecimiento diamétrico en un árbol de diámetro pequeño vs. otro de mayor dimensión, producirá siempre una tasa de crecimiento menor en el área basal en el árbol de menor diámetro; así por ejemplo, el crecimiento de 0,5 cm de diámetro en un árbol de 5 cm de diámetro producirá 4,1 cm² de aumento en el área basal, en tanto que en un árbol de 25 cm de diámetro el área basal crecerá 19,8 cm² con igual crecimiento diamétrico. Luego diferencias relativamente grandes en las tasas de crecimiento diamétrico en los árboles más pequeños de la Figura 2, corresponden a menores diferencias en sus tasas de crecimiento en área basal como se aprecia en la Figura 3. Por esta razón el modelo que expresa las tasas de crecimiento del área basal es superior en cuanto a su ajuste estadístico. Pero, además, el crecimiento del área basal tiene mayor sentido biológico por cuanto está más asociado con el crecimiento en volumen y en biomasa que el crecimiento diamétrico y, por tanto, con el modelo teórico de von Bertalanffy que postula que el crecimiento orgánico resulta de la diferencia entre el metabolismo constructivo (anabolismo) y destructivo (catabolismo) (von Bertalanffy 1976).

Vanclay (1994) afirma que los incrementos diamétricos y en área basal se relacionan matemáticamente y que, por ende, cualquier diferencia en la bondad del ajuste a favor del incremento en área basal expresado en

Tabla 3. Estimadores mínimo cuadráticos de regresión no lineal de los parámetros del modelo de tasas de crecimiento de von Bertalanffy para diámetros promedios cuadráticos ($\bar{D}q$) y para árboles de área basal promedio (\bar{g}). Se indican sus estadísticos t_k para cada estimador, y para cada regresión el coeficiente de determinación (R^2 ajustado), F_k y el error estandar de la estimación (S_{xy}) y el índice de Furnival (I_f).

Parámetro	$(\bar{d}g/dt = \eta \bar{D}q^{-m} - \gamma \bar{D}q)$						$(\bar{d}g/dt = \eta \bar{g}^m - \gamma \bar{g})$					
	Estimadores	t_k^a	F_k^b	% R^2	S_{xy}	I_f	Estimadores	t_k^a	F_k^b	% R^2	S_{xy}	I_f
η	3,01676	0,002 ns	251**	0,00 ns	0,04993	0,0328	-0,00021	0,198 ns	371**	74,78 ^c	41,53960	686,2
m	0,98928	0,181 ns					1,79953	2,815**				
γ	2,88401	0,002 ns					-0,09250	3,129**				

^a t_k es la "razón" en el ajuste del modelo no lineal asimilable a un valor de t de Student (Neter et al, 1983).

^b F_k es la "razón" en el análisis de varianza del modelo no lineal y se puede asimilar a F de Fisher con 3 y 75 grados de libertad (Neter et al, 1983)

^c R^2 corregido; estadísticamente significativo para $P \ll 0,01$ y 78 grados de libertad.

** Estadísticamente significativos ($\neq 0$) para $P < 0,01$

ns Estadísticamente no significativos (no $\neq 0$).

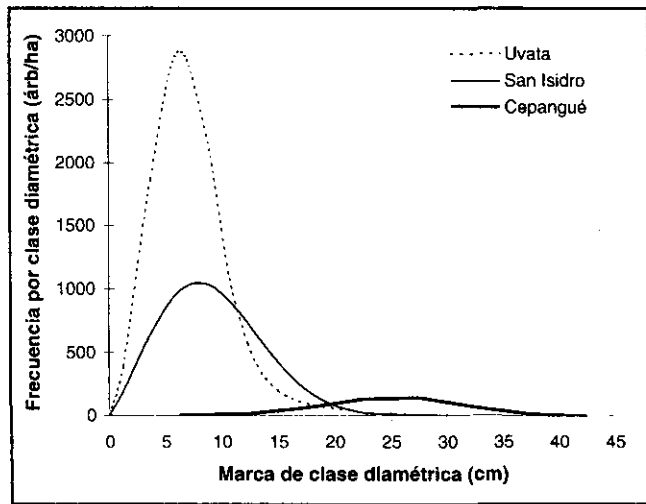


Figura 1. Estructuras diamétricas ajustadas al modelo de Weibull de tres cohortes coetáneas de sajalas delta del río Patía, litoral Pacífico colombiano.

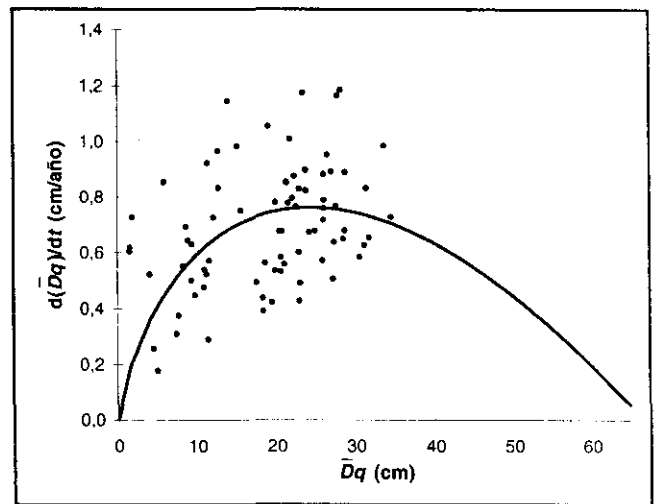


Figura 2. Nube de puntos y línea que representa la ecuación diferencial de von Bertalanffy de tasas de crecimiento del diámetro promedio cuadrático en función del diámetro promedio cuadrático.

términos del estadístico R^2 (como las encontradas por Johnson 1973 y Shifley 1987) se debe más a las limitaciones de tal estadístico que a la bondad predictora de la variable; afirma, además, que es improbable que se refleje en otros estadísticos más apropiados como el índice de Furnival (Furnival 1961). Los resultados aquí presentados no parecen confirmar estas afirmaciones por cuanto las diferencias entre ambas regresiones en t_k y en R^2 son enormes; en particular este último estadístico demuestra que de acuerdo con los datos acá manejados, las tasas de crecimiento diamétrico no están asociadas con los diámetros, lo contrario sucede entre las tasas de crecimiento del área basal con el área basal, para la cual la asociación es estadísticamente significativa. Lo que esto revela es que las tasas de crecimiento del árbol de área basal promedio son una variable diferente de las tasas de crecimiento del diámetro promedio cuadrático y no una simple transformación de ellas, pues si no fuese así, el índice de Furnival (Tabla 3) debería ser muy similar para ambas regresiones, pero los resultados indican que dicho índice es más de 20.000 veces superior para las tasas de crecimiento del árbol de área basal promedio vs. las diamétricas, resultado contradictorio con todos los otros estadísticos y explicable sólo si las variables son diferentes; en tal caso el índice de Furnival no sería aplicable como criterio de selección del modelo. Por las razones expresadas no parece razonable la afirmación de Alder (1995) acerca de que la selección de las tasas de crecimiento del diámetro o del área basal es en gran medida un asunto de preferencia personal.

Las dos regresiones difieren además en el diámetro asintótico, representado en las Figuras 2 y 3 y por el punto en que las curvas se juntan con el eje de las abscisas: 66,5 cm para las tasas de crecimiento diamétrico y 2012,2 cm² para las del árbol de área basal promedio, equivalente a 50,6 cm \bar{D}_q de; cerca de 16 cm menor.

En el cálculo de las regresiones se dispuso inicialmente de 80 observaciones de crecimiento, pero el análisis de residuales estandarizados correspondiente a la regresión de las tasas de crecimiento diamétrico mostró dos observaciones consideradas extremas (con más de tres desviaciones estándar positivas), las cuales se eliminaron. Por ello, ambas regresiones (Tabla 3) se basaron en 78 observaciones.

La ecuación de las tasas de crecimiento del área basal correspondiente al modelo diferencial de von Bertalanffy se escribe

$$d\bar{g}/dt = -0,00021 (\bar{g})^{1,79953} + 0,09250 (\bar{g}) \quad (6)$$

y se representa en la Figura 3.

Crecimiento del diámetro y del área basal

La integración de la ecuación (6) produce la ecuación de crecimiento del área basal; para ello se reemplazaron los términos del modelo (5) del crecimiento orgánico de von Bertalanffy

$$A = 2012,2 \text{ cm}^2.$$

$\bar{g}_0 = 3,5839 \text{ cm}^2$, la marca de clase más pequeña,

$m = 1,79953$,

$$b = 1 - \left(\frac{3,5839}{2021,16} \right)^{-0,79953} = -156,87,$$

$$k = (1 - 1,79953) (-0,09250) = 0,07396.$$

$$\text{Luego } \bar{g} = 2012,2 \left(1 + 156,8e^{-0,07396t} \right)^{-1,25073} \quad (7)$$

Por cuanto $\bar{D}_q = 1,1284\sqrt{\bar{g}}$, a la ecuación; (7) corresponde la ecuación de crecimiento del diámetro promedio cuadrático.

$$\bar{D}_q = 50,6 \left(1 + 2,1e^{-0,07396t} \right)^{-1,25073} \quad (8)$$

En la Figura 4 se representan las curvas correspondientes a las ecuaciones (7) y (8). Conviene hacer notar que las asíntotas ($2012,2 \text{ cm}^2$ y $50,6 \text{ cm}$), no representan aquí las dimensiones máximas que podría alcanzar en área basal y diámetro un árbol de sajo, sino, el árbol de área basal promedio, y su diámetro correspondiente, que tiende a alcanzar, según lo estima el modelo, una cohorte coetánea a edad muy avanzada. En teoría, los árboles de esta hipotética cohorte deberían conservar una estructura diamétrica unimodal, con algunos pocos árboles con diámetros tanto

superiores como inferiores al promedio cuadrático. Este resultado coincide con la hipótesis del modelo sucesional que estipula que la biomasa aérea del bosque aumenta sigmoidalmente con el tiempo hacia un máximo o clímax representado por la asíntota, de acuerdo con la concepción aportada por la revisión de **Odum** en 1969 y en 1985 por la revisión de **Sprugel's**, citados por **Peet** (1992). No obstante, se debe resaltar que el resultado obtenido es consecuencia del modelo matemático y no de las evidencias de campo por cuanto a partir de $\bar{g} = 950 \text{ cm}^2$ (71 años a partir de \bar{g}_0) hasta la asíntota, los resultados corresponden a extrapolaciones. Lo más probable es que a largo plazo si el bosque no se interviene este pierde su carácter coetáneo debido a la formación de pequeños claros por procesos autogénicos e, inclusive, que su biomasa disminuya y empiece a fluctuar alrededor de una media, hipótesis más consonante con la dinámica de los claros sustentada por **Bormann & Likens** (1979), **Shugart** (1984) y **Peet** (1992). Ya que la sucesión es un fenómeno multifactorial que no puede ser captado por un sólo modelo matemático (**van Hulst** 1992), cualquier extrapolación está sujeta a riesgos.

Conviene hacer notar que la curva de crecimiento árbol de área basal promedio (Figura 4) parte de $\bar{g} = 3,584 \text{ cm}^2$ y no del eje de coordenadas; luego existe un tiempo X, desconocido en este caso, necesario para que los árboles alcancen tal área basal promedio. Este tiempo no está considerado en la ecuación (7) ni en las siguientes.

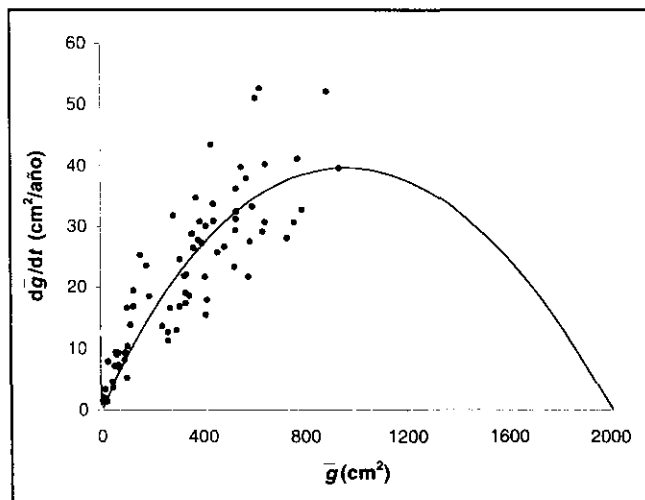


Figura 3. Nube de puntos y línea que representa la ecuación diferencial de von Bertalanffy de tasas de crecimiento del árbol de área basal promedio y del diámetro promedio cuadrático, ambas en función de la edad empleando la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy.

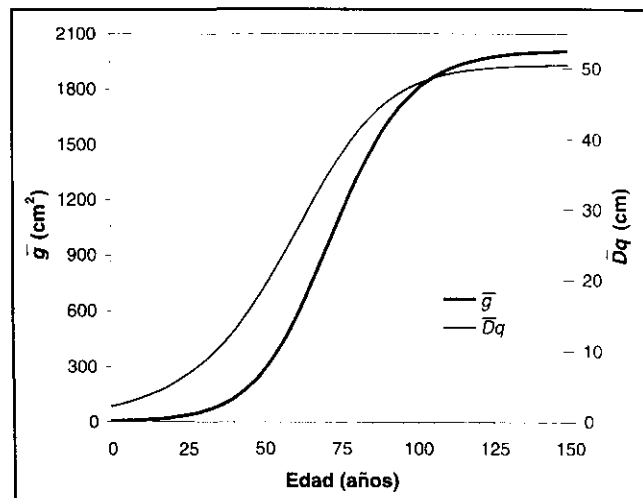


Figura 4. Curvas de crecimiento del árbol de área basal promedio y del diámetro promedio cuadrático, ambas en función de la edad empleando la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy.

Análisis del crecimiento del árbol de área basal promedio

Derivando con respecto al tiempo la ecuación (7) se obtiene la ecuación de la tasa instantánea de crecimiento del árbol de área basal promedio en función del tiempo o edad (t),

$$d\bar{g}/dt = -0,09250(\bar{g}) \left[(2012,2/\bar{g})^{-0,79953} - 1 \right], \quad (9)$$

también llamada ecuación de la tasa del crecimiento absoluto (TCA), o tasa de crecimiento corriente anual (Figura 5), la cual alcanza su máximo en el punto

$$t = (-1/k) \ln[(1-m)/b] = 71,4 \text{ años}; \quad d\bar{g}/dt =$$

$$AKm^{m(1-m)} = 39,7 \text{ cm}^2/\text{año};$$

nótese que a esta misma edad cm^2 ; punto de inflexión de la curva de crecimiento, el cual se presenta en 0,479A. Si la curva fuese logística este punto se encontraría en 0,5A y la curva de la tasa de crecimiento absoluto sería simétrica y no con un pequeño sesgo positivo como se aprecia en la Figura 5.

La media ponderada de la TCA (Osumi e Ishikawa 1983, Vásquez 1987) se obtiene mediante el valor medio de una función (Thomas 1970), o sea

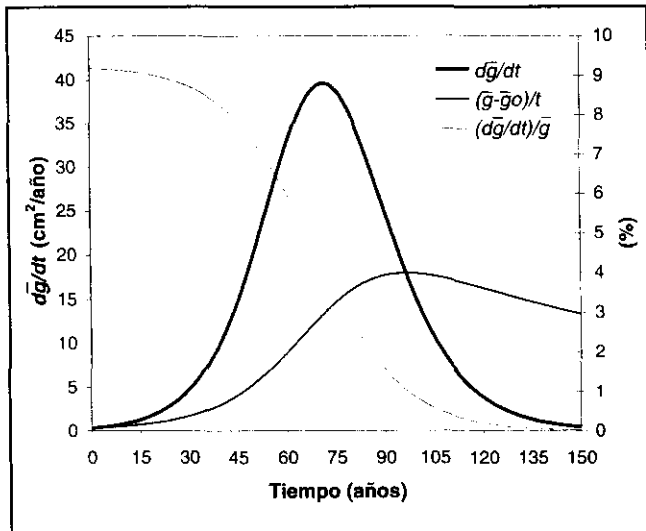


Figura 5. Representación gráfica de las curvas de las tasas de crecimiento absoluto, medias y relativas, en función de la edad, obtenidas de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy.

$$\frac{1}{A} \int_{\bar{g}=0}^{\bar{g}=A} \left(\frac{d\bar{g}}{dt} \right) d\bar{g} = \frac{Ak}{2m+2} = 26.6 \text{ cm}^2/\text{año}, \quad (10)$$

cifra útil para comparar diferentes curvas de TCA.

En términos matemáticos la TCA representa la pendiente en cualquier punto de la curva de crecimiento; o en términos físicos la velocidad instantánea de crecimiento. Ahora bien, si se toma en cuenta no sólo la TCA sino la dimensión o tamaño del organismo, se obtiene la tasa de crecimiento relativo (TCR), o sea

$$\text{TCR} = \frac{1}{g} \frac{d\bar{g}}{dt}, \quad (11)$$

y representa el incremento producido por unidad de material (Vásquez 1987), o la eficiencia de las plantas para producir material nuevo; dando una medida de la economía de las plantas en su trabajo (Blackman citado por Hunt 1982). Por cuanto la TCA varía tanto con la edad como con el tamaño de los árboles, los fisiólogos le han dado mucha más importancia a la TCR, en especial, cuando se desean comparar especies o estados diferentes dentro de una especie (Hunt 1982); no obstante, este concepto ha sido poco utilizado en silvicultura siendo mencionado por pocos autores (Osumi e Ishikawa 1983, Zedaker et al. 1987, Vásquez 1987). La TCR decrece a medida de que los árboles envejecen debido a que la TCA se aproxima a cero en la medida en que el tamaño de los árboles tiende a la asíntota. Esto se observa en la TCR del árbol de área basal promedio en la Figura 5. La TCR tiene por media ponderada

$$\frac{1}{A} \int_{\bar{g}=0}^{\bar{g}=A} \left(\frac{1}{\bar{g}} \frac{d\bar{g}}{dt} \right) d\bar{g} = \frac{k}{m} = 0.041, \quad (12)$$

o 4,1 por ciento, constituyéndose esta media en la forma más objetiva para comparar diferentes curvas de tasas de crecimiento y, en el caso concreto aquí estudiado, del crecimiento del árbol de área basal promedio. Lamentablemente, la inexistencia de estudios similares en el trópico no permite avanzar en el proceso de comparación de este resultado. Al dividir la tasa máxima de la función de la TCA entre el crecimiento alcanzado en el punto de inflexión de la curva de crecimiento ($Akm^{(1/m)}/Am^{1/(1-m)}$), se obtiene de nuevo la relación k/m que expresa la TCR en el punto de inflexión de la curva de crecimiento (Osumi e Ishikawa 1983, Vásquez 1987), idéntica a la media ponderada de la TCR.

La ecuación de la tasa de crecimiento media (TCM) se define así

$$TCM = (\bar{g} - \bar{g}_0) / t, \quad (13)$$

en esta ecuación se reemplaza por su equivalente en la ecuación (7). La TCM alcanza su máximo a la misma edad en que la curva de crecimiento presenta su pendiente máxima; igualmente, su máximo coincide con el punto de la segunda inflexión de la curva de la TCA. A este punto se le ha llamado "rotación del máximo volumen" (Evans 1992) o "turno forestal" (Klepac 1976) cuando la curva representa el volumen (Figura 5). No parece haber una forma analítica sencilla para encontrar este punto en función de los parámetros del modelo de von Bertalanffy, por cuanto no se puede aislar t en un sólo lado de la ecuación; el cálculo requiere procesos iterativos. Partiendo de los valores obtenidos de la Figura 5, se concluye que la máxima $TCM = 17,96 \text{ cm}^2 / \text{año}$, la cual se presenta a los $t = 96,35$ años.

Bibliografía

- Alder, D. 1995. Growth Modelling for mixed tropical forests. Tropical Forestry Papers No 30, Oxford Forestry Institute, University of Oxford, Oxford, U.K. 231 pp.
- Bayley, R. & T.R. Dell. 1973. Quantifying diameter distributions with Weibull function. *Forest Science* 19:97-104.
- Bell, T.I. W. 1971. Management of Trinidad mora forest with special reference to Matura Forest Reserve. Forestry Division, Trinidad and Tobago. Trinidad, 70 pp.
- Bertalanffy, L. V. 1976. Teoría general de los sistemas. Fondo de la cultura económica. México.
- Borman, F.H. & C.E. Likens 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forest. *American Scientist* 67:660-669.
- Botkin, D.B. 1993. Forest dynamics: an ecological model. Oxford University Press, Oxford, U.K. 309p.
- Contreras, F., W. Cordero & J.C. Licona. 1996. Tiempos de paso para cuatro especies forestales de lomerío. Proyecto Bolfor, Informe Interno. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 4pp.
- Clutter, J.L., J.C. Fortson, L. Y. Pienaar, G.H. Brister & R.L. Bailey. 1983. Timber management: a quantitative approach. Wiley y Sons, New York. 333pp.
- Chauchard, L.M. 1993. Modelo de crecimiento individual del Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst.). *Revista de Agricultura*. Piracicaba, 68 (3): 247-267.
- Dance, C. y O. J. Malleux. 1976. Estudio de una metodología para la determinación de edades en bosques naturales. *Revista Forestal del Perú*. 6 (1-2): 33-40.
- Del Valle, J.I. 1979. Curva preliminar de crecimiento del cativo (Prioria copaifera) en bosque virgen empleando el método de los tiempos de paso. *Revista Facultad Nacional de Agronomía (Medellín, Colombia)* 32 (2): 19-26.
- _____. 1986. La ecuación de crecimiento de von Bertalanffy en la determinación de la edad y el crecimiento de árboles tropicales. *Revista Facultad Nacional de Agronomía (Medellín)* 39 (1): 61-74
- _____. 1994. Anotaciones sobre el clima de los bosques de guandal del delta del río Patía. *Revista Facultad Nacional de Agronomía (Medellín)* 47(1 y 2): 273-282.
- _____. 1997a. Crecimiento de cuatro especies de los humedales forestales del litoral pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 21(81): 445-466.
- _____. 1997b. Silvicultura en los bosques de guandal del pacífico colombiano, p. In C. Sabogal, M. Camacho y M. Guariguata, (eds.). Experiencias prácticas y prioridades de investigación en Silvicultura de bosques naturales en América Tropical. Actas del Seminario-Taller realizado en Pucallpa, Perú del 17 al 21 de junio de 1996. Cifor/Catie/Inia., Turrialba, Costa Rica.
- _____. 1997c. ¿Será sostenible la producción maderera en los bosques de guandal? Distrito Forestal Satinga, Colombia. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente (Medellín)* 12: 63-78.
- Evans, J. 1992. Plantation forestry in the tropics: tree planting for industrial, social, environmental, and agroforestry purposes. 2nd ed. Clarendon Press, Oxford, U.K. 403 pp.
- Furnival, G. 1961. An index for comparing equations used in constructing volume tables. *Forest Science* 7(4): 337-341.
- González, H. 1993. Generalización del modelo de Richards para el estudio del crecimiento. pp. 48-57. En De las Salas, G. y F.H. Padilla (eds.) Actas de la V reunión internacional- Silvicultura y desarrollo sostenible en América Latina. Palmira, Colombia, 20-24 de septiembre de 1993. Universidad Distrital Francisco José de Caldas - Icfes- Fes, Santafé de Bogotá, Colombia.
- Hawley, R.C. & D. M. Smith. 1972. Silvicultura práctica. Omega, Barcelona, España, 544pp.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London, U.K. 248pp.
- Johnson, E. W. 1973. Relationship between point density measurements and subsequent growth of southern pines. *Agricultural Experiment Station, Auburn University, AL. Bulletin* 447. 109p.
- Klepac, D. 1976. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 365 pp.
- Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos. Cooperación Técnica-República Federal de Alemania (GTZ)- Eschborn. 335 p.
- Lema, A. 1995. Dasometría: Algunas aproximaciones estadísticas a la medición forestal. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Medellín, Colombia. 401 pp.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. . 191-240. In Gómez-Pompa, A y S. del Amo (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. I.I. Editorial Alhambra Mexicana, Mexico, D.F. México.
- Miller, R.G. 1952. A girth increment study of *Baikiaea plurijuga* in northern Rhodesia. *Empire Forestry Review* 31(1): 42-45.

- Moreno, F.H.** 1997. Fotosíntesis en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis*) bajo diferentes ambientes lumínicos. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente (Medellín)* 12: 47-62.
- Nwoboshi, L. Ch.** 1982. *Tropical silviculture: principles and techniques*. Ibadan University Press, Ibadan, Nigeria, 333pp.
- O'Hara, K. L.** 1996. Dynamics and stocking-level relationships of multi-aged Ponderosa Pine stands. *Forest Science* 42 (2) Monograph 33: 1-34.
- Oliver, Ch., & B.C. Larson.** 1990 *Forest stands dynamics*. McGraw-Hill, Biological Resource Management Series, New York, USA. 467 pp.
- Osumi, S. & Y. Ishikawa.** 1983. Applicability of the Richards growth function to analysis of growth of trees. Laboratory of Forest Management, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural Univ., Kyoto, Japan. *Scientific Report* 35:46-76.
- Peet P.K.** 1992. Community structure and ecosystem function, p. 103-151. In Glenn-Lewin, D.C., P.K. Peet y Th. T. Veblen (eds.) *Plant succession: theory and prediction*. Chapman y Hall, Population and Community Biology Series 11, London, U.K.
- Rai, S.N.** 1980. Diameter increment of *Terminalia paniculata* and *Lagerstroemia lanceolata*. *Indian Forester* 106(12): 856-864.
- Rollet, B.** 1980. Organización, p. 126-162. In Unesco/Pnuma/Fao (eds.) *Ecosistemas de los bosques tropicales*. Unesco/Cifca, Madrid, España.
- Shifley, S.R.** 1987. A generalized system of models forecasting Central States tree growth. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, Research Paper NC-279 St. Paul MN, 10p.
- Shugart, H.H.** 1984. A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, New York. 278 pp.
- Stage, A.R.** 1973. Prognosis model for stand development. Research Paper INT - 137. Ogden, U.T. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. 32p.
- Statgraphics Plus 6.0.** 1993. Statistical graphics system. Statistical graphics Corporation, USA.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie.** 1960. Principles and procedures of statistics: with special reference to the biological sciences. McGraw-Hill, New York, 481p.
- Thomas, G.B.** 1964. *Cálculo infinitesimal y geometría analítica*. 3ra. ed. Aguilar, Madrid. 920 pp.
- Urban, D.L. & H.H. Shugart.** 1992. Individual base models of forest succession, p. 249-292. In Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y Th. T. Veblen (eds.) *Plant succession: theory and prediction*. Chapman y Hall. Population and Community Biology Series 11, London, U.K.
- Van Hulst, R.** 1992. From population dynamics to community dynamics: Modelling succession as a species replacement process, p. 188-44. In Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y Th. T. Veblen (eds.) *Plant Succession: theory and prediction*. Chapman y Hall, Population and Community Biology Series 11, London, U.K.
- Vanclay, J. K.** 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. CAB International, Wallingford, UK. 312 pp.
- _____. 1995. Growth models for tropical forests: a synthesis of models and methods. *Forest Science* 4(1): 7-42.
- _____. 1989. A growth model for North Queensland rainforest. *Forest Ecology and Management* 27:245-271.
- Vásquez, G.** 1987. Crecimiento de un bosque de guandal en el litoral pacífico colombiano. Tesis Ing. Forestal. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Medellín.
- Whitmore, T.C.** 1975. *Tropical rain forest of the far east*. Clarendon Press, Oxford, 282 pp.
- Wykoff, W.** 1986. Supplement to the user's guide for the stand prognosis model - Version 5. General Technical Report INT - 208. Ogden UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. 36p.
- Wykoff, W. N.I. Crookston & A.R. Stage.** 1982. User's guide to the stand prognosis model. General Technical Report INT-133. Ogden, U.T. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. 112p.
- Zedaker, Sh., H. G. Burkhart & A.R. Stage.** 1987. General principles and patterns of conifer growth and yield, p. 203-242. In Walstad, J.D. y P.J. Kuch (eds.) *Forest vegetation management for conifer production*. Wiley y Sons, New York.
- Zeide, B.** 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39(3): 594-616.