



Crónica Forestal y del Medio Ambiente

Universidad Nacional de Colombia

Centro de Publicaciones

RECROFMA@PERSEUS.UNALMED.EDU.CO

ISSN 0122-0152

COLOMBIA

1996

Jorge Ignacio Del Valle A.

LA ASÍNTOTA DE LA CURVA ESPECIES-ÁREA COMO
EXPRESIÓN DE LA RIQUEZA BIOLÓGICA

Crónica Forestal y del Medio Ambiente, diciembre, vol. 11, número 1

Universidad Nacional de Colombia

Colombia



Red de Revistas Científicas de América Latina y El Caribe
Ciencias Sociales y Humanidades
<http://redalyc.uaemex.mx>

LA ASÍNTOTA DE LA CURVA ESPECIES-ÁREA COMO EXPRESIÓN DE LA RIQUEZA BIOLÓGICA *

JORGE IGNACIO DEL VALLE A.

RESUMEN

Se propone que la riqueza biológica se puede determinar de la curva especies-área empleando la teoría del límite del cálculo diferencial, como una asíntota, cuando el área tiende a infinito. Se desarrolla esta idea con un ejemplo, calculando la riqueza biológica de los árboles de una parcela de 5.000 m² establecida en un humedal forestal, dividida en cuadrantes de a 100 m². Inicialmente se ajustó por mínimos cuadrados la ecuación diferencial propuesta originalmente por von Bertalanffy para el crecimiento $dS/dA = S^m - S$, donde: dS/dA es la tasa de cambio de las especies con el área, S es el número de especies, m y k son parámetros que se deben estimar. La integración de esta ecuación es $S = (I)^{1/(1-m)} (1 - be^{-kA})^{1/(1-m)}$, donde: $I > 0$, $m < 1$, $k > 0$, $k = (1-m)$. $S_A = (I)^{1/(1-m)}$ es la asíntota (riqueza biológica) la cual es independiente de los patrones y modelos de distribución de las especies, de la dominancia y la equidad y compara con la misma base todas las comunidades; esto es, cuando A . k es característica de cada comunidad y mide la tasa de aproximación de la curva a la asíntota. Las variables de la ecuación diferencial deben provenir de promediar numerosas aleatorizaciones de los cuadrantes.

Palabras clave: diversidad biológica, curva especies-área, riqueza biológica

DEFINICIÓN DEL PROBLEMA

En su concepción original los ecólogos pretendían acumular el número de especies encontradas en sucesivos cuadrantes. Se postulaba que había un área, a partir de la cual, nuevos cuadrantes, no aportaban especies adicionales. El área hasta allí acumulada se consideraba el área óptima de muestreo de una comunidad, por debajo de la cual "...ella no puede expresarse como tal" (Matteucci & Colma 1982). La curva descrita por el número de especies en función del área se denomina curva especies-área.

Ocorre, sin embargo, que estas curvas, por lo regular, no se saturan. Esto es muy notorio en el trópico tanto en la curva que describe el aumento de especies vegetales (Rollet 1978) como en las de animales; ello se aprecia en el estudio de las termitas llevado a cabo por Egleton *et al.* (1995) en Camerún. Allí muestrearon estos insectos en transectos de 100 m x 5 m en cinco diferentes grados de perturbación de un bosque húmedo tropical, subdividido cada transecto en cuadrantes de 5 m x 5 m. La tendencia de las curvas especies-área fue siempre creciente en los cinco sitios, alcanzando 16 especies en el bosque recién talado y 53 tanto en las plantaciones jóvenes como en los bosques secundarios antiguos, sin que se evidenciara un *planteau*. Pero también fuera del trópico y aún con grupos taxonómicos con individuos de tamaño muy pequeño como se aprecia en el estudio de Roux & Rieux (1981) quienes

estudiaron las curvas especies-área entre 0 y 800 cm² en comunidades de líquenes en Francia (*Aspercilietum calcareae* y *Verrucarietum cazzae*) las curvas siempre fueron ascendentes. Hasta ahora no conocemos ninguna curva de especies de árboles *versus* área en bosques del trópico húmedo en la que, nuevas áreas, no tiendan a incorporar especies adicionales. Rollet (1978), por ejemplo, mediante la técnica de duplicación de las áreas, determinó el número de especies de árboles y de lianas con diámetro mayor o igual a 10 cm en bosques de la Guayana venezolana. Su primer cuadrante de 1/8 ha tuvo 27 especies; cada nueva duplicación del área incorporó nuevas especies llegando a 355 especies para 64 ha, y a 442 especies para el último cuadrante de 128 ha; o sea que, aún después de muestrear un área tan grande, la curva estaba lejos de saturarse por cuanto se incrementó el número de especies en un 24,5%. En la isla Barro Colorado, Panamá, en 50 ha se hallaron 200 especies de árboles con diámetro a la altura del pecho (dap) > 20 cm, y la pendiente de la curva especies-área era aún alta. El total de las especies estimada mediante la integración de la función de distribución log-normal fue de 229 especies (Hubbell & Foster 1983). Ello ha sido formalmente reconocido con el modelo $S = lo A^z$

propuesto originalmente por Arrhenius (1921), el cual expresa el número de especies de una isla (S) en función del área (A), lo y z son parámetros estimados estadísticamente. En este modelo el número de especies aumenta al aumentar el área y, aunque cada nuevo aumento del área produce una tasa de aumento de las especies cada vez menor, ésta tasa nunca será cero, pero, tampoco tiene un valor límite asintótico. Goodall (1952) propuso un modelo en el cual también las especies aumentan indefinidamente con el logaritmo del área sin que una asíntota acote su crecimiento.

Otro inconveniente de la curva especies-área atañe al patrón de distribución de las especies, el cual es tan importante en su forma como su número, por cuanto la mayoría de especies se distribuyen con patrones gregarios y no aleatorios Pielou (1977). En cuanto concierne con los árboles tropicales Hubbell & Foster (1983) afirman que en la isla Barro Colorado en Panamá, la mayoría de las especies de árboles del dosel se encuentran formando parches; esto es, son gregarios. Si, por ejemplo, identificásemos todas las especies de árboles en una hectárea de un bosque la cual hemos

dividido en 100 cuadrantes de 100 m² cada uno, la pendiente de la curva de especies acumuladas *versus* cuadrantes acumulados, variará con el orden empleado en el proceso de acumulación de especies y área; esto es, será diferente si se acumula del 1 al 100, del 100 al 1, aleatoriamente, etc. Todas las posibles curvas serán diferentes aunque compartirían, cuanto menos, dos puntos: el origen de la curva y el último, donde se acumulan todas las especies de la hectárea. Aquí se plantea que la curva especies-área se puede interpretar desde la teoría del límite del cálculo diferencial, aportándole precisión y elementos estructurales para diferenciar ecosistemas mediante parámetros de la curva.

BASES TEORICAS DE LA NUEVA PROPUESTA

Como se explicó, las curvas especies-área tienden siempre a crecer; esto es, su pendiente en todos los puntos es mayor de cero. Pero, no pareciera sensato creer que en una comunidad específica el número de especies pueda crecer indefinidamente; más bien, ello refleja la dificultad de muestrear adecuadamente toda la comunidad. Se podría entonces idealizar este asunto suponiendo que la curva tiende a un valor asintótico en el número de especies como límite, que representaría la riqueza biológica en la comunidad. Pero, además, dos (o más) curvas pueden ser equifinales; o sea, tender a una misma asíntota compartiendo así la misma riqueza biológica; pero es posible que una de ellas se aproxime más rápidamente a la asíntota que la otra, por cuanto tiene una mayor pendiente. Ello implica que, aun compartiendo la misma riqueza biológica (asíntota), hay una distribución más equilibrada de los individuos dentro de las especies, o ellas se distribuyen menos gregariamente en aquella que tiene una mayor pendiente (Figura1).

Para satisfacer estas características, se requiere de un modelo asintótico diferente de los anteriormente mencionados, que no lo son. Aunque el número de especies en sucesivos cuadrantes es un cifra discreta, emplearemos una función continua que se aproxima mucho al fenómeno; pero, como lo mencionaremos luego, nuestra propuesta incluye promediar varias aleatorizaciones de los cuadrantes y, por tanto, el número promedio de especies en todas las aleatorizaciones de un área, generalmente, no será un entero con lo que la función continua tendría plena validez. Para tal efecto, hemos seleccionado la función de crecimiento de von Bertalanffy (1968), publicada originalmente en 1941 (Richards 1959), también denominada de Richards y Chapman en la mayoría de la literatura sobre crecimiento (Richards 1959, Chapman 1961) y considerada como una de las ecuaciones de crecimiento más versátil (Zeide 1993). Hasta el momento no sabemos que este modelo haya sido empleado para las curvas especies-área. En su forma diferencial el

$$\frac{dS}{dA} = \eta S^m - \gamma S \quad (1)$$

citado modelo se expresa con la ecuación

donde:

dS/dA = tasa de crecimiento de las especies en un área ocupada por una comunidad,

S = número de especies en un área,

A = área,

η, m, γ = parámetros que se deben estimar ($\eta > 0, m < 1, \gamma > 0$).

La integración de la ecuación (1) produce la versión integrada del modelo de von Bertalanffy; o sea ,

$$S = \left(\frac{\eta}{\gamma} \right)^{1/1-m} \left(1 - b e^{-(1-m)\gamma A} \right)^{1/1-m} \quad (2)$$

donde:

$b = -(1) A_0^{1-m}, S = S_0$ cuando $A = A_0$,

S_0, A_0 = origen de la curva especies-área ,

$k = (1 - m)$,

$$S^{1-m} = \left(\frac{\eta}{\gamma} \right) \left(1 - b e^{-(1-m)\gamma A} \right) \quad , \text{ luego}$$

$$\lim_{A \rightarrow \infty} S = \left(\eta / \gamma \right)^{1/1-m} = S_A$$

, la asíntota del número de especies de la población.

$$S = S_A \left(1 - b e^{-kA} \right)^{1/1-m} \quad (3)$$

Haciendo los reemplazos respectivos en la ecuación (2), queda

el cual será el modelo de crecimiento del número de especies en función del área ocupada por la comunidad. Cuando este modelo se emplea para el crecimiento del tamaño de organismos, o para el aumento de las poblaciones, la forma de la curva depende del valor de m , el cual puede tener estos valores $0 < m < 1$, $m > 1$. En $m = 1$ se presenta una indeterminación llamada el muro de Gompertz (Osumi 1983). Cuando $m > 1$ la función se llama de tipo logístico y, cuando $m = 2$ se llama logística o autocatalítica; si $0 < m < 1$ se llama tipo Mitscherlich; en $m = 0$ se llama ley de Mitscherlich o monomolecular. Las curvas tipo logístico son sigmoidales y la de Mitscherlich es cóncava hacia abajo; por ello su pendiente siempre decrece. El signo de b es positivo si $m > 1$ y negativo si $m < 1$ (Del Valle 1986).

Todas las curvas especies-áreas que hemos observado son de tipo Mitscherlich e, inclusive, con valores negativos de m ; por ello, de momento, proponemos para estas curvas $m < 1$. El valor de m , como característica estructural ligada con la forma de la curva, queda pendiente de un análisis más riguroso una vez se tenga mayor información acerca del comportamiento de estas curvas. En cuanto al parámetro b , el ejemplo que exponemos arroja valores virtualmente iguales a la unidad. Ello es lógico por cuanto implica que si $A_0 = 0$, $S_0 = 0$.

El parámetro k es la tasa de aumento de las especies de la comunidad y, como se explicó (Figura 1), a medida que aumenta, la curva tiende al valor asintótico más rápidamente. Es por ello un parámetro estructural importante relacionado con los patrones de distribución y con la dominancia de las especies.

La asíntota S_A es el valor límite al que tendería la riqueza biológica de una comunidad. Por ello, la proponemos como medida de la riqueza biológica. Aunque no puede existir una comunidad que ocupe un área infinita, esta idealización es aquí tan válida como en las numerosas aplicaciones que tal abstracción matemática tiene en ciencias como la física o la química, por ejemplo. Aunque se podría decir que si se conociera con exactitud el área ocupada por la comunidad y se lograra censar el 100% de sus especies (por ejemplo, árboles o insectos en un bosque tropical), el número total de especies debería ser ligeramente inferior al de la asíntota calculada. Esta asíntota es independiente de atributos poblacionales tales como patrones de distribución, dominancia y equidad.

Se han realizado esfuerzos por determinar el número total de especies en una comunidad mediante la integración del modelo log-normal de distribución de las especies (Preston 1948) o mediante la sumatoria de la distribución de la serie logarítmica (Fisher *et al.* 1943, Krebs 1989). Estas soluciones tienen una aproximación diferente conceptualmente de la nuestra, pero, ante todo, con llevan un mayor número de limitaciones; por ejemplo, se requiere demostrar que la distribución del número de individuos por especie se ajusta a una de estas distribuciones. Además, el total de especies está en función del número de individuos (serie logarítmica) o del número de especies en la octava de mayor frecuencia así como de la varianza de la distribución (en la log-normal). La asíntota es independiente del tipo de distribución.

Algunos ecólogos se quejan del sesgo que implican las especies raras que puedan encontrarse desde el primer cuadrante y afectar, así, toda la curva (Pielou 1977). Pielou (1977) recomendó acumular aleatoriamente los cuadrantes recalculando en cada nuevo acumulado el índice de Brillouin lo que se conoce como "*pooled quadrats*". Este procedimiento lo recomiendan otros autores como Magurran (1988). Se recomienda seguir dicho procedimiento, sólo que repetido numerosas veces como lo hicieron Egleton *et al.* (1995), quienes construyeron sus curvas de especies de termitas vs. área con base en el promedio de especies obtenido en 10 aleatorizaciones de sus cuadrantes. Así, para cada área acumulada, el número de especies será el promedio de n aleatorizaciones sin reemplazamiento. Este procedimiento evita el efecto que podrían tener en el valor de k las especies raras, así como el orden en que se acumulen los cuadrantes, permitiendo determinar su verdadero valor en la comunidad muestreada.

APLICACIÓN: UN EJEMPLO

El ejemplo corresponde a un humedal forestal turboso de las selvas lluviosas tropicales del Pacífico Sur colombiano (bosques de *guanabal*) conocidos por su baja riqueza florística. Allí, en media hectárea (100 m x 50 m), se midieron, marcaron, identificaron y coordinaron en un plano cartesiano todos los árboles y palmas con dap 10cm. La aplicación se desarrolla en tres pasos, así:

Paso 1

Al estar coordinados los árboles, podemos subdividir la parcela en cuadrantes de diversas dimensiones y determinar cuales árboles se encuentran en cada uno de los cuadrantes. En nuestro ejemplo, dividimos la parcela en 50 cuadrantes de 100 m² cada uno (10 m x 10 m). Mediante diez aleatorizaciones sin reemplazo, se determina el número promedio acumulado de especies de árboles en los 100 m², 200 m², ..., 5000 m². Luego se determina la tasa de cambio de las especies por metro cuadrado entre parcelas acumuladas adyacentes: 0 a 100 m², 100 a 200 m²..., 4.900 a 5.000 m². Cuando entre dos áreas acumuladas adyacentes no se hayan presentado especies nuevas, se busca hasta la próxima área acumulada donde sí haya habido aumento en el número de especies. De esta manera se determina S/A ; los cuales se asumen como si fueran dS/dA . Realizados éstos cálculos, se estiman los parámetros de la ecuación diferencial (1),

empleando regresión no lineal (Tabla 1); reemplazando a , γ y m en la ecuación diferencial (1) se obtiene una ecuación particular para estos datos. No se observan problemas de residuales (Figura 2) y el modelo da cuenta casi del 90% de la varianza observada. Se concluye que el modelo explica satisfactoriamente el fenómeno.

TABLA 1. Estimadores mínimo cuadráticos de la ecuación diferencial de von Bertalanffy y el coeficiente de determinación (R^2) obtenido en su ajuste.

Ecuación diferencial-paso	$\hat{\eta}$	\hat{m}	$\hat{\gamma}$	R^2
(1)-paso 1	0,2076	-1,4827	5×10^{-5}	0,8980
(1)-paso 2	0,2122	-1,4827 ^a	8×10^{-5}	0,9343

^a se estimó en el paso 1 y se introdujo como constante en la ecuación (1) para el paso 2.

Reemplazando en la ecuación (3), obtenemos el aumento de las especies en función del área (Figura 3); así mismo, se calculan sus parámetros con base en los de la ecuación diferencial anterior (Tabla 2). Se obtiene así una asíntota de 28,6 especies. Aunque esta versión integrada no tiene estadísticos por cuanto proviene de un proceso eminentemente matemático, al compararla con las observaciones se nota que las sobreestima levemente (Figura 3).

TABLA 2. Estimadores de los parámetros por integración de las ecuaciones diferenciales de von Bertalanffy (ecuaciones 1 y 4, pasos 1 y 2) y por mínimos cuadrados del modelo integral (Ecuación 5, paso 3).

Ecuación integrada - paso	\hat{m}	\hat{k}	\hat{b}	S_A	R^2
(3)-paso 1 ^a	-1,4827	$1,20 \times 10^{-4}$	-1,0054	28,6	-----
(3)-paso 2 ^a	-1,4827	$1,97 \times 10^{-4}$	-1,0083	24,0	-----
(5)-paso 3 ^b	-1,4827	$2,00 \times 10^{-4}$	-1,0000	24,0	0,9956

^a Obtenidos mediante la integración de la ecuación diferencial (1).

^b Obtenidos mediante la integración de la ecuación diferencial (4).

^c Se estimó el parámetro k por mínimos cuadrados, m , S_A y $b = 1,0$ se introdujeron como constantes.

Paso 2

Conservando el mismo valor de m obtenido en la regresión anterior se ajusta de nuevo la ecuación (1) pero, dado que la función integrada sobreestimaba los valores observados, se introducen sucesivamente asíntotas menores, hasta que el resultado de comparar los datos observados con los que predice la función integrada fueron los más satisfactorios posibles desde el punto de vista estadístico. El proceso es entonces el siguiente. La asíntota que produjo el mejor ajuste

$$\left(\frac{\eta}{\gamma}\right)^{1/1-m} =_{24, \gamma} \gamma = \eta (24)^{-2,4827};$$

$$\frac{dS}{dA} = \eta \left(S^{-1,4827} - S(24)^{-2,4827} \right) \quad (4)$$

La estimación estadística del parámetro permitió determinar de la ecuación de la asíntota cuyo valor conocemos. El coeficiente de determinación mejoró (Tabla 1). Al graficarla (Figura 2), se sobrepone en gran parte de su recorrido con la gráfica obtenida con la ecuación (1). Integrando esta nueva ecuación diferencial se obtuvieron sus parámetros (Tabla 2), la cual al graficarla (Figura 3) nos revela un mejor ajuste que la precedente; pero, como proviene de una integración, no existen estadísticos que lo confirmen.

Paso 3

Conservando los valores de m y de S_A , se asume $b = 1,0$ y se ajusta por mínimos cuadrados para estimar k en

$$S = 24 \left(1 - e^{-kA} \right)^{0,4028}$$

, donde: $k = 2,00 \times 10^{-4}$. (5)

Los valores de k y b de la ecuación (5) se revelan virtualmente idénticos a los obtenidos por integración de la ecuación (4) del paso 2; pero, en este caso, el coeficiente de determinación dice que el modelo explica cerca del 99,6% de la varianza observada (Tabla 2). Al graficar la ecuación (5) (Figura 3), virtualmente se sobrepone con la gráfica de la

integral de la ecuación (4), pero tiene la virtud de que podemos conocer sus estadísticos; por ello se considera como la mejor expresión de la curva especies-área.

DISCUSIÓN

La alta sensibilidad al área del número acumulado de especies ha limitado su empleo como índice de la riqueza biológica, por cuanto al comparar varias comunidades, requiere que las mediciones se hallan llevado a cabo en áreas iguales. Los índices de riqueza biológica, desde el cociente de mezcla propuesto en 1911 por Jontsch, según Rollet (1978), hasta los más recientes de Margalef y Menhinick (Magurran 1988) son, igualmente, muy sensibles al área por cuanto todos son sólo relaciones entre el número de especies y de individuos en una determinada superficies (S/N , $(S-1)/\ln N$ y S/\sqrt{N} , respectivamente, donde N es el número de individuos), tendiendo todos a aumentar con el área. Por otra parte, los índices de diversidad tanto paramétricos como no paramétricos que con frecuencia tienden a medir más la riqueza, tales como de la serie logarítmica, de la log normal, el estadístico H de Shannon, HB de Brillouin y U de McIntosh, entre otros (Magurran 1988, Boyle & Boontawee 1995), en alguna forma incluyen la proporción de individuos en las especies, lo cual oculta el concepto prístino de la riqueza biológica. A igual crítica estaría sometido el estimador "bootstrap" de la riqueza de especies. En cuanto al estimador "jackknife", hay opiniones encontradas: Krebs (1989) afirma "...this approach cannot be used for communities with exceptionally large numbers of rare species or communities that have been sampled to little...". Ello implicaría un uso limitado para las condiciones tropicales; pero, Palmer (1990, 1991) lo considera como el estimador no paramétrico de la riqueza biológica más preciso. Los índices, además, dificultan el entendimiento del concepto y no pueden ser mejores que la expresión directa del fenómeno: el número de especies en la comunidad. Nuestra propuesta elimina tal dificultad por cuanto permite comparar sobre la misma base encontrando el valor límite cuando, en un modelo asintótico, se hace tender el área al infinito. La asíntota del número de especies expresa la riqueza biológica, independiente de los patrones de distribución, de la dominancia, de la equidad y de la proporción de individuos por especie, lo cual reduce el problema a su concepción original. Otros atributos de la diversidad se deben medir independientemente.

El modelo de von Bertalanffy podría sustituir, con ventajas, al exponencial empleado para la biodiversidad en las islas, el cual implica un crecimiento indefinido, no acotado por una asíntota, de las especies a medida que el área aumenta. Lo consonante con la razón, y con los hechos, es que el número de especies sea limitado. Nuestra propuesta permitiría determinar cual es ese límite.

El área de muestreo se podría determinar como un porcentaje de la asíntota, despejando luego el área en la ecuación de la curva especies-área. Si, por ejemplo, se aspirara a que en el ejemplo pudiesen estar representadas el 95% de las especies (23 especies) el área de muestreo, reemplazando en la ecuación (5), no debería ser menor de 11.499 m²; pero, si se aspirara a que sólo estén representadas el 90% (22 especies), se requeriría un área de 8.192 m². Sería entonces, un problema de costos y de representatividad de la muestra.

El valor de la tasa de crecimiento k determina la tasa a la cual la curva se aproxima a la asíntota S_A ; k será más alto en la medida que las especies tengan un número más equilibrado de individuos y/o que los individuos de las diferentes especies se distribuyan aleatoriamente. En los casos contrarios, alta dominancia de algunas especies y/o patrones gregarios, k será menor. Ello ha sido observado por Hubbel & Foster (1983) en su estudio sobre la curva especies-área de los árboles ($dap > 20$ cm) en una parcela de 50 ha en Panamá. Según ellos "Patchy tree distributions, specially of rare species, caused 10-20% underestimation of the tree species richness in extrapolation to larger plots sizes...". Este efecto condujo a que la curva especies-área esperada empleando la función log-normal truncada, superara a la curva observada en toda su trayectoria, excepto para el total de la parcela, donde las curvas se unieron. Aunque k no nos permite dilucidar cual de estos factores es más determinante y, por tanto, no sustituye otros métodos que estudian éstas dos propiedades, tiene un indudable valor en el análisis estructural de poblaciones. Se podría añadir que, a mayores valores de k manteniendo constante S_A , menores serán las áreas que permitan muestrear iguales porcentajes de S_A .

La técnica denominada de "rarefaction" permite comparar la riqueza biológica en muestras de comunidades de diferentes tamaños, estandarizándolas en un tamaño común (Krebs 1989). Tal objetivo también lo podemos alcanzar con la ecuación integral de von Bertalanffy para la riqueza biológica, bien comparándolas en la asíntota, o en cualquier otro valor conveniente del área una vez calculadas las curvas especies-área para todas las muestras de las poblaciones estudiadas.

Conviene hacer notar que, como en cualquier regresión, a la curva especie-área propuesta se le pueden calcular las bandas de confianza permitiendo determinar la riqueza biológica para cualquier área dentro de niveles de probabilidad conocidos. Así mismo, el parámetro k tendría todos los estadísticos incluidos en los softwares modernos de regresión.

BIBLIOGRAFÍA

ARRHENIUS, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95 - 99.

- BERTALANFFY, L. von. 1968. *General System Theory*. George Braziller, New York. 259 pp.
- BOLLE, T.J.B. & BOONTAWEE, B. 1995. *Measuring and Monitoring Biodiversity in Tropical and Temperate Forests* (eds). CIFOR IUFRO & Royal Forest Dep., Thailand, Bogor, Indonesia. 395 pp
- CHAPMAN, D.G. 1961. Statistical problems in population dynamics. Pp. 147 - 162 in Proc. 4th Berkeley Symp on Mathematical Statistics and Probability. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
- DEL VALLE, J.I. 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 - 73.
- EGGLETON, P. , BIGNEL, D.E. , W.A. WATTE, B., WOOD, T.G. & LAWTON, J.H. 1995. The species richness of termite (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Hbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 89 - 98.
- FISHER, R.A., CORBERT, A.S. & WILLIAMS, C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random. *Journal of Animal Ecology* 12: 42 - 58.
- GOODALL, D.W. 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Biological Review* 27: 194 - 245.
- HUBBEL, S.P. & FOSTER, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. Pp. 25 - 42 in Sutton, S.L. , Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (eds). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- KREBS, CH. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Publ, New York. 654 pp.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton Univ. Press, Princeton. 179 pp.
- MATTEUCCI, S.D. & COLMA, A. 1982. *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Secretaría General de la O.E.A. Monografía No 22, Serie Biológica, Washington. 168p.
- OSUMI, S. 1983. Applicabilité de la fonction de Richards á l'analyse de croissance de l'arbre. *Les Colloques de l'I.N.R.A. (Institut National de la Recherche Agronomique)* 19: 76 - 85.
- PALMER, N.B. 1990. Stimating species richness by extrapolation. *Ecology*: 5:349 - 352.
- _____ 1991. Stimating species richness: the second order Jackknife reconsidered. *Ecology* 22: 1512 - 1513.
- PIELOU, E.C. 1977. *Mathematical Ecology*. Jhon Wiley & Sons, New York. 385 pp.
- PRESTON, F.W. 1948. The Commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254 - 283.
- RICHARDS, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10 (29): 290 - 300.
- ROLLET, B. 1978. Organization. Pp. 112 - 142 en Unesco (ed). *Tropical Forest Ecosystems: A State-of-Knowledge Report*. Presses Universitaires de France, Verdôme.
- ROUX, C.I. & RIEUX, R. 1981. L'aire minimale des peuplements lichéniques saxicoles. *Vegetatio* 44: 65 - 76.
- ZEIDE, B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39 (3): 594 - 616

AGRADECIMIENTOS

Deseo dejar constancia de agradecimiento con: mis doce alumnos del curso de Silvicultura Tropical de 1995 e Ings. Rodrigo Caballero y Duván Correa quienes acopiaron la información del ejemplo presentado; los Ings. Óscar Galeano y Javier Martínez por procesar la información; mi secretaria Nelly Valencia quién digitó el documento; los profesores Flavio Moreno y Ligia Estela Urrego por la revisión del manuscrito; el Proyecto Bosques de Guandal PNUD Col. 89/011 por la financiación.



[Retorno a la tabla de contenido](#)