

COMPARACIÓN DE MODELOS NO LINEALES PARA EL AJUSTE DE CURVAS DE CRECIMIENTO DE ÁREA FOLIAR DE *Swietenia macrophylla* King EN VIVERO

COMPARISON OF NON-LINEAR MODELS FOR THE FIT OF GROWTH CURVES OF FOLIAR AREA OF *Swietenia macrophylla* King IN NURSERY

Vale-Montilla, Cesar

Universidad de Los Andes, Núcleo Universitario Rafael Rangel, Centro de Investigaciones Agrícolas, Biológicas, Educativas y Sociales (CIABES), CP 3150. Trujillo, Venezuela. e-mail: cvale@ula.ve - cesarva2003@gmail.com

Resumen

Con técnicas de análisis de crecimiento de plantas, mensualmente y durante 5 meses se evaluaron características morfológicas en cuatro muestreos de un diseño completamente al azar, cuatro réplicas de nueve plantas, para un total de 144 plantas de caoba, *Swietenia macrophylla* King, cuyo objetivo consistió en seleccionar un modelo de regresión no lineal para describir el crecimiento en área foliar a lo largo del tiempo (45, 75, 105 y 135 días después de la siembra de semilla) y que se ajustara adecuadamente a los datos por muestreo y total de plantas. Los modelos Logístico, Gompertz y Chapman-Richards fueron ajustados utilizando el procedimiento NLIN (SAS 9.1®) para área foliar total. Los parámetros de los modelos se estimaron utilizando el algoritmo de Levenberg-Marquardt y cuatro criterios para seleccionar los modelos de mejor ajuste (coeficiente de determinación ajustado - R^2_{ajust} , cuadrado medio del error - CME, DW y AIC). Los modelos Logístico y Gompertz explicaron la mayor parte de la variabilidad total, con coeficientes de determinación superiores a 96 %, parámetros significativos y valores adecuados para cuadrado medio del error, DW y AIC. El modelo Chapman-Richards resultó sin convergencia y el de mejor ajuste Gompertz, aunque el modelo Logístico se reveló adecuado para describir área foliar total y tasa de crecimiento absoluta, presentando pequeñas variaciones en la calidad de ajuste.

Palabras clave: *Swietenia macrophylla*, modelos de crecimiento, tasa de crecimiento absoluta, Gompertz, Logístico.

Abstract

With plant growth analysis techniques, morphological characteristics were evaluated monthly and for 5 months in four samplings of a completely random design, four replicates of nine plants, for a total of 144 *Swietenia macrophylla* King mahogany plants, whose objective was to select a non-linear regression model to describe the growth in leaf area over time (45, 75, 105 and 135 days after seed sowing) and that adequately fit the data by sampling and total plants. Logistic, Gompertz and Chapman-Richards models were adjusted using the NLIN procedure (SAS 9.1®) for total leaf area. The model parameters were estimated using the Levenberg-Marquardt algorithm and four criteria to select the best fit models (adjusted determination coefficient - R^2_{adjust} , mean squared error - CME, DW and AIC). The Logistic and Gompertz models explained most of the total variability, with determination coefficients greater than 96%, significant parameters, and adequate values for mean square error, DW, and AIC. The Chapman-Richards model resulted without convergence and the Gompertz model with the best fit, although the Logistic model was found to be adequate to describe total leaf area and absolute growth rate, presenting small variations in the quality of fit.

Keywords: *Swietenia macrophylla*, growth models, absolute growth rate, Gompertz, Logistics.

Recibido: 16-04-2023 / **Aprobado:** 29/06/2023

Introducción

Las hojas de las plantas superiores son los principales órganos encargados de la interceptación luminosa y de la fotosíntesis. Las especies cultivadas en su mayoría invierten la mayor parte de su crecimiento en la expansión del área foliar. El parámetro básico que relaciona la radiación que intercepta un cultivo con la radiación total incidente es el índice de área foliar – LAI, definido como la suma de las superficies de hojas fotosintéticamente activas, dividido por la superficie de terreno que ocupan dichas hojas (Watson, 1947). A partir del área foliar se generan otros índices de crecimiento foliar que se pueden relacionar con prácticas de manejo de los cultivos (fertilización, riego, etc.). De allí, la importancia de utilizar modelos predictivos para relacionarlos con el comportamiento del crecimiento en área foliar, con diferentes tratamientos o prácticas de manejo.

Mediante modelos no lineales se describe el cambio del crecimiento en función del tiempo, con un número reducido de parámetros que pueden tener una interpretación biológica. Estos modelos permiten que conjuntos de datos se condensan en un pequeño número de parámetros que facilitan la interpretación del fenómeno. Con base en los parámetros de los modelos de crecimiento se pueden derivar otros indicadores de crecimiento en el tiempo, con un punto de inflexión que indica un cambio en la tasa de crecimiento (Scott, Jones & Williams, 1984).

Los modelos matemáticos utilizados para modelar el crecimiento tienen forma sigmoidea y en ellos se pueden diferenciar tres fases principales: 1. Fase de aceleración o logarítmica, baja al principio, pero aumenta en forma continua y que idealmente debe tener su origen en el punto

(0,0); se caracteriza porque la velocidad de crecimiento es muy rápida y positiva llegando al máximo en el punto de inflexión de la curva. 2. Fase lineal, a partir del punto de inflexión la tasa de crecimiento comienza a disminuir en virtud de una serie de factores fisiológicos que frenan el crecimiento. 3. Fase de desaceleración o senescencia, cuando el organismo deja de crecer o el crecimiento puede ser considerado para la reposición de tejidos (Salisbury. y Ross, 1992).

Estos modelos, aplicados al crecimiento de las plantas permiten estimar o predecir su comportamiento temporal en diferentes condiciones. Para su correcta utilización se deben tener en cuenta tres aspectos fundamentales: a) bondad del ajuste de los datos, b) capacidad de interpretación biológica, c) exigencias computacionales ((Thornley & France 2007; Chacín 1998).

Entre los modelos utilizados en estudios de crecimiento, tanto animal como vegetal, están: Brody (Brody, 1945), Bertalanffy (Bertalanffy, 1957), Richards (Richards, 1959), Logístico (Nelder, 1961), Gompertz (Laird, 1965), Weibull, (Weibull, 1951) y otros. Son modelos para describir el crecimiento significado biológico de sus parámetros, aunque presentan la limitación matemática de que el punto de inflexión está siempre a una proporción fija del valor de la asíntota, pero esta característica se compensa por su simplicidad y flexibilidad (Notivol & Alia, 2008).

Del uso de estos modelos se deriva el concepto de tasa absoluta de crecimiento (AGR, cm²/ día, por sus iniciales en inglés, "absolute growth rate"), para cuantificar el incremento absoluto en área foliar. Es la pendiente de la curva de crecimiento (primera derivada) de una planta o cualquiera de sus órganos.

Para cualquier instante de tiempo (t), AGR se define como el incremento de unidad de material vegetal, por unidad de tiempo (Di Benedetto. & Tognetti, 2016).

En relación a lo anterior, el objetivo del presente trabajo es la utilización de modelos matemáticos para simular el crecimiento en área foliar total de planta de caoba, bajo condiciones de vivero al aire libre, en un intervalo de tiempo correspondiente a las primeras etapas de desarrollo, expresadas en cuatro muestreos mensuales. Se pretende comparar los modelos de regresión no lineal Logística, Gompertz y Chapman-Richards e identificar cual describe mejor el crecimiento en área foliar total, recibiendo fertilización y riego adecuado y sometidas a manipulación experimental.

Materiales y métodos

Ubicación y descripción del área de estudio

El ensayo se llevó a cabo en la ciudad de Trujillo, Venezuela. El patrón de temperaturas regente en el área es de tipo megatérmico (media anual $> 25^{\circ}\text{C}$), y el régimen de lluvias corresponde al bimodal, con dos picos anuales de precipitación (mayo y octubre). La precipitación anual promedio es de 1386 mm. Es de relieve montañoso accidentado, con un rango altitudinal entre 475 y 1225 msnm. El municipio Trujillo, está ubicado entre las coordenadas geográficas: latitud Norte $09^{\circ} 12' 26'' - 09^{\circ} 27' 29''$, longitud Oeste $70^{\circ} 33' 59'' - 70^{\circ} 16' 53''$ (Roa y Kamp, 2012).

Evaluación de plantas

Con técnicas de análisis de crecimiento de plantas, durante 5 meses se evaluó diámetro de plántula de *Swietenia macrophylla* King, en un diseño completamente al azar, cuatro réplicas de nueve plantas, para un total de 144 plantas de igual tamaño, elegidas al azar. Cada evaluación consistió en un muestreo destructivo de plantas y para evitar el efecto de borde, se extrajeron en forma aleatoria treinta y seis (36) plantas centrales en cada uno de los muestreos. Para la determinación de área foliar total (AFT, cm), ya que la caoba presenta dimorfismo foliar, para la determinación del área de cada foliolo y hoja, durante los primeros 2 – 3 meses de edad de las plantas se evaluaron hojas simples, aun sin desarrollo de hojas compuestas, características en posteriores etapas de desarrollo. La primera hoja compuesta aparece después de los 75 días (Niembro, 2010; Alvarenga y Flores, 1988). Cada hoja compuesta es paripinnada, constituida por 4 – 5 pares de foliolos. El área foliar (AF) se determinó, colocando una lámina de papel milimetrado transparente sobre cada foliolo a medir, trazando su contorno, dentro del cual se encuentran los cuadrados a contar, originando el área de cada foliolo en cm^2 . Para el área foliar total de cada planta (AFT), se sumaron las áreas de las siluetas del total de foliolos (Vale, 2018). Con estos valores se cuantifica la tasa absoluta de crecimiento del área foliar ($\text{cm}^2/\text{día}$, por sus iniciales en inglés, “absolute growth rate”) en cada fecha de muestreo para el período total de evaluación.

Para cuantificar la tasa de crecimiento del área foliar se construye una curva de acumulación del área foliar en función del tiempo, la cual consta de una etapa exponencial, una lineal y una de incrementos (Di Benedetto. & Tognetti, 2016). Las plantas se cultivaron en contenedor de polietileno con medidas de 9 cm de diámetro y 15 cm de altura., bajo condiciones ambientales uniformes sin restricciones hídricas.

Durante la permanencia de las plantas en vivero, la primera toma de datos se realizó a los 45 días después de la siembra de las semillas, con un proceso de germinación que duró 15 días, aproximadamente. Luego de esta primera evaluación, se realizaron evaluaciones mensuales (cada 30 días), para un total de cuatro evaluaciones (45, 75, 105 y 135 días después de la siembra, DDS).

Análisis exploratorio de los datos

El análisis exploratorio de los datos se hizo con SAS®, versión 9.1 (SAS 2003), utilizando un valor de Alpha = 0,05 %. Para las pruebas de normalidad, se utilizó el procedimiento UNIVARIATE con la opción MEANS, que incluye la estadística descriptiva y pruebas de normalidad y valores de "p", para Shapiro – Wilk (para tamaños de muestra < 2000).

Entre otras pruebas, se realizaron las pruebas de homogeneidad de varianza de Levene, Brown y Forsythe. En la salida de resultados de este análisis también se originan los valores máximos y mínimos de

los datos observados a utilizar como asíntotas superiores. El análisis exploratorio se hizo a nivel de cada muestreo y para el total de datos, que incluyo las evaluaciones de los cuatro muestreos (144 plantas).

Transformación de variables

Al correr el procedimiento UNIVARIATE y determinar que las variables no siguen una distribución normal, se aplicó el procedimiento TRANSREG que permite el cálculo de valores de lambda (λ), con el cual se establece una transformación de Box y Cox adecuada a los datos. Al utilizar Box-Cox con valores de λ , variando de - 3 a 3 (cada unidad de 0,125), resulto un valor de $\lambda = 0,00$, lo cual determina que las transformaciones al logaritmo natural y la inversa de la raíz cuadrada son más adecuadas (Diem, 2012). Así, el procedimiento TRANSREG ajusta los datos a la que alcance mejor normalidad.

Funciones no lineales de crecimiento

Para modelar el crecimiento en área foliar de cada plántula, se utilizaron las funciones Logística, Gompertz y Chapman-Richards. Estos modelos cumplen con las principales características de las curvas de crecimiento: asíntota, punto de inflexión y significado lógico y biológico de los parámetros (Kiviste et al., 2002), es decir, estas funciones presentan tres parámetros de interpretación biológica. Las expresiones matemáticas que representan a cada uno de los modelos y su número de parámetros son presentadas en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Descripción matemática de los modelos de crecimiento para área foliar (AF).

Modelo	Número de parámetros	Expresión matemática ¹
Logístico	3	$AF = A / [1 + \exp(B - C * t)]$ (1)
Gompertz	3	$AF = A * [\exp(-\exp(B - C * t))]$ (2)
Chapman-Richard's	3	$AF = A * [1 - \exp(-B * t) ** C]$ (3)
¹ AF= valor de la variable en el tiempo t; A= valor asintótico de la variable; B= parámetro de integración, no posee e significado biológico; C= velocidad de crecimiento; t=tiempo, expresado en días después de la siembra (DDS)		

Son modelos con forma de crecimiento en “S”, con parámetros de efecto fijo a estimar. Los parámetros de estos modelos son biológicamente interpretables, que, según Scott, Jones y Williams (1984) definen las principales características del proceso de crecimiento. El parámetro A, definido como valor asintótico o máximo de la variable a evaluar, al final de la etapa de crecimiento en vivero, independiente de fluctuaciones debidas a efectos genéticos y ambientales, cuando el tiempo tiende a infinito. El parámetro B (parámetro de forma), es un parámetro de integración relacionado con el área foliar inicial, definido por los valores iniciales tanto de “AF” como de “t”. El parámetro C (% crecim / día), denominado parámetro tiempo-escala, corresponde a un índice o tasa de crecimiento que determina la eficiencia del crecimiento de la planta, siendo un indicador de su velocidad de crecimiento (dv/dt), interpretada como el cambio de área foliar en relación al área foliar máxima, indicando qué tan rápido la planta alcanza su área foliar máxima. Cuanto mayor sea el valor de

este parámetro, mayor velocidad de crecimiento presentan las plantas; t representa el tiempo expresado en días después de la siembra (DDS); AF_t es el valor de la variable evaluada al cabo del tiempo t (Di Benedetto y Tognetti, 2016; Guedes et al., 2014; Carneiro, 1994; Carneiro y Guedes, 1993).

Funciones de tasa de crecimiento absoluto

Estas funciones están basadas en las funciones de crecimiento descritas anteriormente. En el Cuadro 2, se describe el cálculo de la tasa absoluta de crecimiento foliar a través de los parámetros derivados de cada modelo utilizado, es decir la pendiente (primera derivada) de la curva es la tasa de crecimiento absoluto con respecto al tiempo (AGR, mm/día, por sus iniciales en inglés “absolute growth rate”) de una planta (Broadley et al. 2003; Filho et al., 2009; Di Benedetto & Tognetti, 2016; Pommerening & Muszta, 2015; Paine et al., 2012; Sit, 1992; Sit & Poulin, 1994).

Cuadro 2. Fórmulas para el cálculo de la tasa absoluta de crecimiento foliar (AGR), derivadas de los modelos de crecimiento.

Modelo	Tasa absoluta de crecimiento foliar (cm ² /día)
Logístico	$AGR = A * C * EXP(B - C * DDS) / (1 + EXP(B - C * DDS) ** 2)$
Gompertz	$AGR = A * B * C * EXP(- C * DDS) * EXP(- B * EXP(- C * DDS))$
Chapman Richards	$AGR = A * B * C * EXP(- B * DDS) * (1 - EXP(- B * DDS) ** C - 1)$

AGR: Tasa absoluta de crecimiento foliar; DDS: Días después de la siembra; A, B y C: Parámetros de los modelos; **exponenciación.

Selección de valores iniciales para los parámetros

Para los valores iniciales de los parámetros, se utilizó una regresión lineal con PROC GLM sobre la variable diámetro y tiempo. Los parámetros estimados de esta regresión lineal (pendiente e intercepto) se utilizaron como valores iniciales de los parámetros B y C (Sit 1992; Sit y Poulin 1994). Para el parámetro A, se utilizó el valor del diámetro máximo. Estos valores iniciales de cada parámetro se introdujeron en el procedimiento PROC NLIN con el comando PARAMETERS, hasta alcanzar la convergencia. Al correr el procedimiento NLIN, estos valores se reemplazan en cada uno de los modelos y se ingresan en los algoritmos de regresión no lineal.

Selección de métodos para el ajuste de parámetros

El ajuste de los datos a cada modelo y las estimativas de los parámetros se realizaron a través del proceso interactivo del algoritmo MARQUARDT, del procedimiento para modelos no lineales PROC NLIN de SAS® (SAS® 9.1, 2003). Al resolver con estos

valores iniciales se originan las ecuaciones resultantes.

Criterios para la selección de modelos

Luego de la determinación de los parámetros del modelo, con PROC MODEL y NLMIXED, se calcularon los criterios para la selección del mejor modelo. Entre ellos:

- Coeficiente de determinación ajustado (R²ajus): con este criterio el modelo con el mayor valor se declara como el mejor modelo;
- Cuadrado medio del error (CME): con este criterio el modelo con el menor valor se declara como el mejor modelo;
- Análisis de los residuos (Durbin-Watson, DW): el modelo con el menor valor se declara como el mejor modelo.
- Criterio de información de Akaike (AIC): para ajustar los modelos se usa el método de máxima verosimilitud. El modelo con el valor menor se consideró como de ajuste mejor (Akaike, 1974).

Selección de valores iniciales para los parámetros

Para los valores iniciales de los parámetros, se utilizó una regresión lineal con PROC GLM sobre la variable diámetro y tiempo. Los parámetros estimados de esta regresión lineal (pendiente e intercepto) se utilizaron como valores iniciales de los parámetros B y C (Sit 1992; Sit y Poulin 1994). Para el parámetro A, se utilizó el valor del diámetro máximo. Estos valores iniciales de cada parámetro se introdujeron en el procedimiento PROC NLIN con el comando PARAMETERS, hasta alcanzar la convergencia. Al correr el procedimiento NLIN, estos valores se reemplazan en cada uno de los modelos y se ingresan en los algoritmos de regresión no lineal.

Selección de métodos para el ajuste de parámetros

El ajuste de los datos a cada modelo y las estimativas de los parámetros se realizaron a través del proceso interactivo del algoritmo MARQUARDT, del procedimiento para modelos no lineales PROC NLIN de SAS® (SAS® 9.1, 2003). Al resolver con estos valores iniciales se originan las ecuaciones resultantes.

Criterios para la selección de modelos

Luego de la determinación de los parámetros del modelo, con PROC MODEL y NLMIXED, se calcularon los criterios para la selección del mejor modelo. Entre ellos:

- e) Coeficiente de determinación ajustado (R^2_{ajus}): con este criterio el modelo con el mayor valor se declara como el mejor modelo;
- f) Cuadrado medio del error (CME): con este criterio el modelo con el menor valor se declara como el mejor modelo;
- g) Análisis de los residuos (Durbin-Watson, DW): el modelo con el menor valor se declara como el mejor modelo.
- h) Criterio de información de Akaike (AIC): para ajustar los modelos se usa el método de máxima verosimilitud. El modelo con el valor menor se consideró como de ajuste mejor (Akaike, 1974).

Resultados y discusión

El uso de métodos destructivos para analizar el crecimiento de las plantas no es deseable, sobre todo cuando el diseño del experimento es de mediciones repetidas en el tiempo sobre las mismas plantas y, en el caso particular de área foliar, existen otras herramientas tecnológicas utilizables para evitar el método destructivo.

La determinación del área foliar, se puede realizar por métodos directos e indirectos. Dentro del primer grupo, se encuentra las mediciones de hojas a partir de siluetas formadas por los bordes, sobre papel milimetrado, método empleado en la presente investigación; este método ha sido usado, históricamente, con altos niveles de precisión, aunque utiliza muestreo destructivo

sin embargo, la mayor desventaja consiste en que la medición es laboriosa.

El área foliar medida con equipos electrónicos es una medición directa, con precisión de mm², existen equipos portátiles, aunque su uso es complicado cuando las hojas son pequeñas o en las primeras etapas de su desarrollo. El procesamiento y análisis de imágenes digitales (AID) es una alternativa para evaluar el tamaño de las hojas, ya que la digitalización se puede realizar con dispositivos poco costosos, como escáneres de escritorio. De esta manera, el área foliar se puede obtener con programas específicos y gratuitos como Black Spot Leaf, creado en Python (Python Software Foundation) y sólo registra el área total por imagen (Varma & Osuri, 2013). El programa LAMINA, desarrollado en Java®, reporta el área, el largo, el ancho y la

pérdida de área foliar (Bylesjö et al., 2008); Easy Leaf Area, escrito en Phytton, mide área total por imagen, el área y largo por hoja (Easlon & Bloom, 2014), el programa LeafJ, un complemento para ImageJ, proporciona el área y las dimensiones de la hoja y del peciolo (Maloof et al., 2013; Newton et al. 2013)

El Cuadro 3 resume la estadística descriptiva para cada muestreo, tomando en consideración las 36 plántulas seleccionadas al azar para la evaluación de área foliar en cada muestreo (144 plantas). El coeficiente de variación para cada muestreo se puede considerar mediano a alto (> 20 %), lo que indica el grado de precisión y variabilidad en las muestras seleccionadas y la confiabilidad de la selección de las muestras.

Cuadro 3. Resumen de estadística descriptiva por muestreo para la variable área foliar (cm²).

Muestreo	Estadística descriptiva por muestreo					
	Media±EE	Mediana	Máxima	Mínima	CV(%)	Desv. estándar
M ₁	124,01±7,23	116	347	80	35,5	44,01
M ₂	233,3±10,11	222,5	459	138,7	26,0	60,7
M ₃	474,6±25,14	425	947	263	31,8	150,9
M ₄	538,1±21,8	526	834	284	23,9	128,9
Total	339,6±16,7	300	947	80	58,9	200,04

M₁ - M₄: Muestreos realizados a 45 – 75 – 105 y 135 días después de la siembra de semilla;
EE: Error estándar

La calidad morfológica de una planta hace referencia a un conjunto de caracteres tanto de naturaleza cualitativa como cuantitativa sobre la forma y estructura de la planta o alguna de sus partes. Los caracteres morfológicos de naturaleza cuantitativa que habitualmente se utilizan en el control de calidad de plantas o en estudios científicos, son altura de la planta, diámetro del cuello de raíz, esbeltez de los tallos (altura / diámetro) y la proporción entre la biomasa aérea y la radical. Además, la determinación del área foliar de las plantas tiene gran importancia en los estudios relacionados con su crecimiento y desarrollo dado que en las hojas se sintetizan los carbohidratos que van a repartirse en los diferentes órganos. La capacidad de fotosíntesis de las plantas está directamente relacionada con la superficie foliar expresada como índice de área foliar. Como resultado, el área foliar (AF) es un indicador que permite entender la capacidad de las plantas para interceptar

la luz y realizar la fotosíntesis (Escamilla, 2014; Díaz et al., 2013; Falster & Westoby, 2003; Kozlowsky et al., 1991; Leopold & Kriedemann, 1975).

Las afirmaciones anteriores justifican el objetivo de la presente investigación ya que los modelos no lineales que resulten con mejor ajuste van a permitir predecir la relación entre el tiempo de permanencia en vivero y el área foliar de la planta.

Análisis exploratorio de los datos

Las pruebas de normalidad para los datos originales de área foliar total de planta, indicaron que no existe normalidad en ellos, salvo en el cuarto muestreo (Cuadro 4). La transformación Log (AFT), recomendada por PROC TRANSREG logró normalizar los datos originales según la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk. De esta manera, cada área foliar de planta se transformó a Log (AFT).

Cuadro 4. Resultados de las pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk de los datos originales y transformados para cada muestreo y total de plantas de la variable área foliar total de planta (AFT).

Muestreo	Valor p* (Datos originales)	Valor p* (Datos transformados al Log (AFT))	Valor p* (Datos transformados) ($1/\sqrt{\text{AFT}}$)
M ₁	< 0,0001	0,07	0,052
M ₂	0,003	0,673	0,99
M ₃	0,03	0,593	0,685
M ₄	0,85	0,834	0,387
Total	< 0,0001	0,0006	< 0,0001

AFT: Área foliar total de planta; Log: logaritmo natural; $\sqrt{\text{AFT}}$: Raíz cuadrada; * Nivel de significancia: 5 %

Con la transformación Log (AFT), se logró cumplir con los supuestos de normalidad de los datos. Entre ellos: homogeneidad e independencia de los errores y diagnóstico de multicolinealidad.

Ajuste, análisis e interpretación de la curva de área foliar total de planta

Los modelos Logístico, Gompertz y Chapman-Richards descritos en las ecuaciones (1), (2) y (3), fueron ajustados individualmente para el total de plantas de los cuatro muestreos en valores transformados a logaritmo natural. Los parámetros estimados de las funciones no

lineales para *S. macrophylla* King., se presentan en el Cuadro 5, originados luego del proceso de búsqueda iterativa al introducir valores iniciales de los parámetros. Al correr el procedimiento NLIN, estos valores fueron reemplazados en cada uno de los modelos de regresión no lineal. Con los valores de cada parámetro se incluyen los errores estándar e intervalos de confianza (IC %) de los modelos.

Los modelos Logístico y Gompertz son modelos en que los errores estándar y los intervalos de confianza de cada parámetro, son bajos, lo que revela buen ajuste.

Cuadro 5. Valores estimados, error estándar e intervalo de confianza (IC %) de los parámetros de los modelos de área foliar de planta de *S. macrophylla* King para los cuatro muestreos (total de plantas (n=144 plantas), en valores transformados a logaritmo

Parámetros, error estándar e intervalos de confianza del modelo			
Modelo	A	B	C
Logístico	6,68±5 E ⁻¹⁶ (6,68-6,68)	0,056±3 E ⁻¹⁶ (0,056-0,056)	0,0213±9 E ⁻¹⁸ (0,0213-0,0213)
Gompertz	6,77±0,0 (6,77-6,77)	0,7901±0,0 (0,79- -0,79)	0,018±0,0 (0,018-0,018)
Chapman Richards	Sin convergencia		
A: Área foliar total asintótica, B: punto de inflexión de la curva (días); C: tasa de crecimiento (% crec. / día).			

En el Cuadro 6, se incluye la información de los valores de los diferentes criterios para comparar los modelos y obtener el de mejor ajuste. Los modelos Logístico y Gompertz resultaron altamente significativos ($p < 0,0001$), sugiriendo que resultaron adecuados a los datos. El Chapman –

Richards no presentó convergencia por ningún método. El criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974), indica que el modelo con el menor valor de AIC sea considerado como el mejor. Los modelos Logístico y Gompertz presentan idéntico valor.

Según el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{ajus}) y cuadrado medio del error (CME), ambos se ajustaron de forma muy semejante, con mínima diferencia a

favor de Gompertz. La diferencia se presenta con el Coeficiente Durbin-Watson (DW), con menor valor en Gompertz.

Cuadro 6. Valores estimados de los criterios de selección para los modelos de área foliar de planta de *S. macrophylla King*, para los cuatro muestreos (total de plantas (n=144 plantas).

Modelo	Criterios de selección			
	R^2_{ajus}	CME	DW	AIC
Logístico	0,9636	0,1129	0,0556	-2378
Gompertz	0,9641	0,1119	0,0003	-2378
Chapman Richards	Sin convergencia			
R^2_{ajus}: Coeficiente de determinación ajustado; SCE: suma de cuadrados del error; CME: cuadrado medio del error; DW: Coeficiente Durbin-Watson; AIC: criterio de Información de Akaike.				

Estos resultados confirman otras investigaciones en las que modelos de regresión de tipo logístico y Gompertz, han sido útiles para el estudio de diferentes etapas y procesos del crecimiento, resaltando en estudios de germinación de semillas (Carvalho, 1996; Sallum et al., 2010; Tomaz et al., 2010; Gazola et al., 2011; Sousa, 2012; Tomaz et al., 2015; Tomaz et al., 2016).

Ambos modelos presentaron un buen ajuste, de acuerdo al coeficiente R^2_{ajus} , los cuales explican más del 96 % de la variabilidad de la información. Las afirmaciones anteriores justifican el objetivo de la presente investigación, ya que los

modelos Logístico y Gompertz por su mejor ajuste, describieron mejor el crecimiento en área foliar total y modelan con cierta precisión la trayectoria de los datos del comportamiento del área foliar de plántula y tiempo de permanencia en vivero. En vista de los resultados definidos por los criterios para la selección del mejor modelo, se utilizarán ambos modelos para describir los resultados y analizar el proceso de crecimiento en área foliar total de planta. En el Cuadro 7, se presentan los resultados del ajuste de los modelos Logístico y Gompertz, lo cual origina las gráficas representativas de estos modelos en forma linealizada (Fig.1 y Fig.2).

Cuadro 7. Modelos no lineales ajustados para área foliar de plántula en los cuatro muestreos (n=144 plantas).

Modelo	Modelo ajustado
Logístico	$AFT = 6,68 / (1 + EXP(- 0,0213 * DDS + 0,056))$;
Gompertz	$AFT = 6,77 * EXP(- EXP(0,79 - 0,018 * DDS))$;
Chapman Richards	Sin convergencia
DDS: Días después de la siembra	

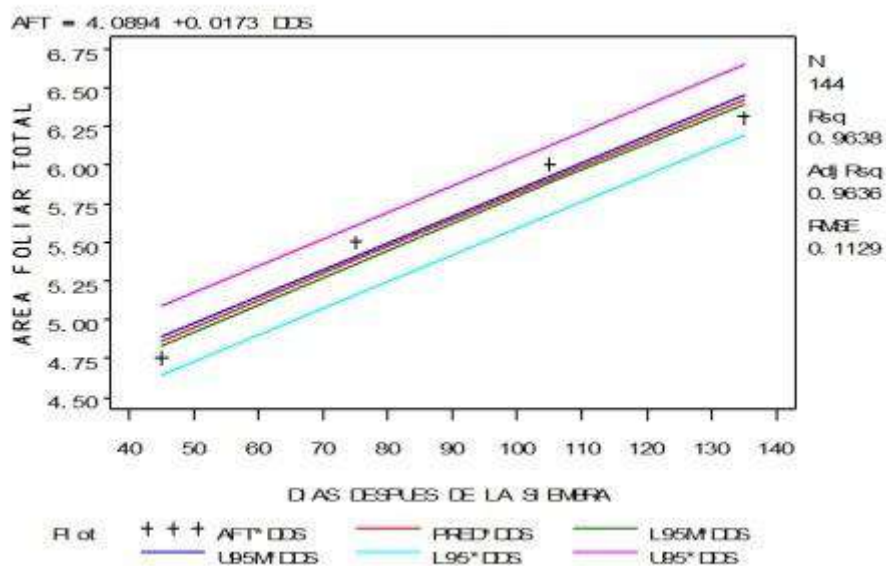


Fig. 1. Modelo Logístico linealizado para área foliar de planta de *S. macrophylla* King para los cuatro muestreos.

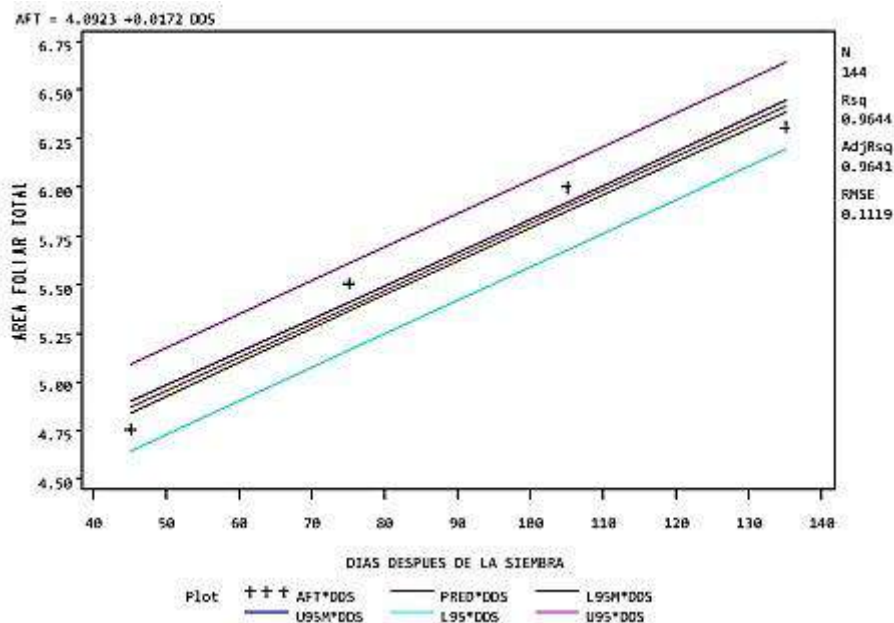


Fig.2. Modelo de Gompertz linealizado para diámetro de planta de *S. macrophylla King* para los cuatro muestreos.

Como producto de este ajuste se origina el Cuadro 8 con valores ajustados de área foliar total (AFT) para los diferentes muestreos.

Cuadro 8. Valores originales y ajustados de área foliar de planta de *S. macrophylla King* calculados por los modelos Logístico y Gompertz para los días después de la siembra.

Muestreo	Valores originales (Media ± EE)	Valores ajustados			
		Logístico		Gompertz	
		Sin transformar	Log(AFT)	Sin transformar	Log(AFT)
M ₁	124,01±7,23	116,06	4,75409	116,31	4,75627
M ₂	233,3±10,11	245,72	5,50420	246,61	5,50779
M ₃	474,6±25,14	405,14	6,00424	403,80	6,00091
M ₄	538,1±21,8	548,21	6,30665	549,67	6,30932
Total	339,6±16.7				

M₁ - M₄: Muestreos realizados a 45 – 75 – 105 y 135 días después de la siembra de semilla; EE: Error estándar

Al analizar las predicciones de los modelos ajustados, se verifica si se manifiesta un comportamiento y tendencia biológicamente realista con respecto a las tendencias observadas en los datos originales del área foliar total (Goelz & Burk, 1992; Sharma et al., 2011). De esta manera, ambos modelos ajustados, subestiman los valores de la media de área foliar total para la edad de 105 días después de la siembra y la asíntota de la curva no sigue fielmente la tendencia de los datos observados, con valores observados de la media de $474,6 \pm 25,14$ cm² y valores de predicción cerca de 405 cm². La información es de mayor precisión para las edades de 45, 75 y 135 días después de la siembra, siendo más consistente con la tendencia de las asíntotas de los datos observados, ya que las diferencias se van acortando, con valores que se encuentra dentro de los intervalos de confianza (Cuadro 8).

La predicción precisa del área foliar es importante para el cálculo de índices o

medidas derivadas de crecimiento de las plantas, que tienen relación con esta variable, entre ellas el índice de área foliar (IAF) que representa la relación entre el área foliar o superficie fotosintetizadora y el área de suelo ocupada por el cultivo y la relación de área foliar (RAF), definida como la relación entre el área foliar total y el peso seco total. Otro índice que permite evaluar la eficiencia de la planta, es la tasa de asimilación neta (TAN) como indicador de la eficiencia fotosintética promedio, ya que mide la ganancia neta de asimilados por unidad de área foliar y por unidad de tiempo (Hunt, 1978; Gardner et al., 1985; Clavijo, 1989).

Tasa absoluta de crecimiento foliar (AGR)

En el Cuadro 9 se expresan las ecuaciones ajustadas para el cálculo de las tasas absolutas de crecimiento foliar de cada modelo, las cuales originan valores ajustados para los días después de la siembra.

Cuadro 9. Ecuaciones ajustadas para el cálculo de las tasas de crecimiento relativo y absoluto en área foliar de planta de *S. macrophylla* King en los cuatro muestreos (n=144 plantas).

Modelo	Modelo ajustado de tasa absoluta de expansión foliar
Logístico	$AGR = 6,68 * 0,0213 * EXP(0,056 - 0,0213 * DDS) / (1 + EXP(0,056 - 0,0213 * DDS) * 2);$
Gompertz	$AGR = 6,7702 * 0,7901 * 0,0179 * EXP(- 0,0179 * DDS) * EXP(- 0,7901 * EXP(- 0,0179 * DDS));$
Chapman Richards	Sin convergencia
AGR: tasa absoluta de crecimiento foliar; DDS: Días después de la siembra; ** exponenciación	

Las ecuaciones definidas en el Cuadro 9 originan las gráficas ajustadas para ambos modelos para predecir las tasas de crecimiento absoluto (Figura 3 y Figura 4), con coeficientes de determinación ajustado (R^2_{ajust}) de 0,9565 y 0,9799, para Logístico y Gompertz, respectivamente, lo que indica el grado de explicación que el modelo

estimado hace del fenómeno que se investiga. En este caso, el modelo Gompertz explica en 98 % la variación de las tasas de crecimiento absoluto de área foliar de planta en función del tiempo (días después de la siembra), valor de explicación superior al estimado por el modelo Logístico (96 %).

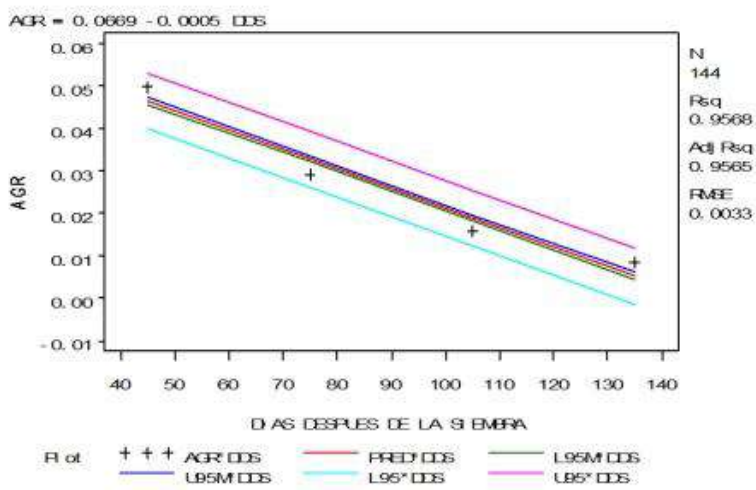


Fig.3. Tasa de crecimiento absoluto (mm*día) originada del Modelo Logístico para área foliar de planta de *S. macrophylla* King para cuatro muestreos de periodicidad mensual.

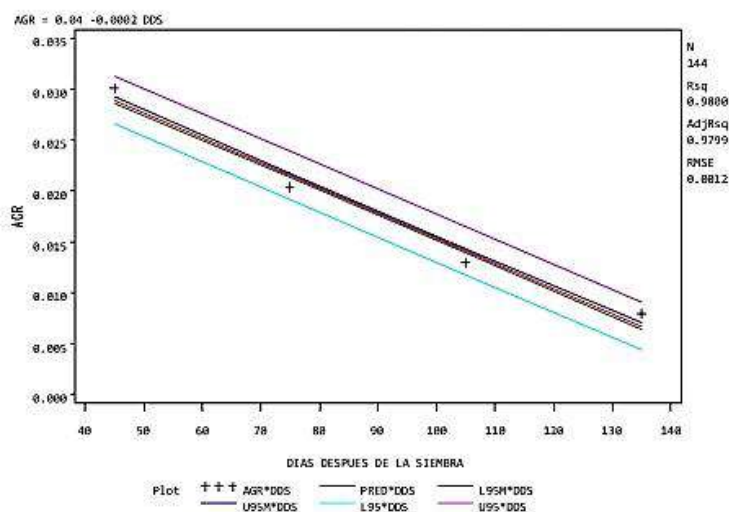


Figura 4. Tasa de crecimiento absoluto (mm*día) originada del Modelo Gompertz para área foliar de planta de *S. macrophylla* King para cuatro muestreos de periodicidad mensual.

Los valores ajustados como producto de estos modelos, se plasman en el Cuadro 10. El Logístico presenta mayores estimaciones de tasa absoluta de crecimiento. Además, se observan diferencias en tasas decrecientes entre muestreos.

Por ejemplo, durante el primer muestreo el crecimiento de la tasa absoluta de crecimiento foliar para el modelo Gompertz, tiene una dinámica exponencial de acumulación de área foliar, es decir una primera etapa exponencial, con una tasa de $0,030059 \text{ cm}^2/\text{día}$, continuando etapas con

decrecimientos crecientes. Es decir, para el segundo muestreo se presenta una tasa de $0,020346 \text{ cm}^2/\text{día}$, que en relación al primer muestreo representa un decrecimiento del 32 %. A partir de este muestreo, los decrecimientos entre muestreos varían entre 36 – 39 %. El modelo Logístico presenta estimados de decrecimientos mayores, entre 41 - 46 %. Ya que el aumento de biomasa de un vegetal se realiza a partir del área foliar expandida y es una fuente de producción de fotoasimilados, es una variable crítica para la productividad. (Di Benedetto. & Tognetti 2016).

Cuadro 10. Valores ajustados de la tasa absoluta de crecimiento foliar para los modelos Logístico y Gompertz para los días después de la siembra.

Muestreo	Tasa absoluta de crecimiento foliar ($\text{cm}^2/\text{día}$)	
	Logístico	Gompertz
M ₁	0,049589	0,030059
M ₂	0,029146	0,020346
M ₃	0,015886	0,012957
M ₄	0,008462	0,007962

Conclusiones

Los modelos no lineales tienen la ventaja sobre los lineales, ya que describen el cambio del crecimiento en función del tiempo, con un número reducido de parámetros que pueden tener una interpretación biológica. Mientras que los lineales, generalmente están sujetos a la interpretación subjetiva del investigador. Por esta razón, se utilizaron para el ajuste de curvas de crecimiento de área foliar de caoba (*S. macrophylla* King) en vivero.

Estos modelos permitieron que conjuntos de datos se condensaran en un pequeño número de parámetros que facilitaron la interpretación del crecimiento.

Estos modelos resultaron compatibles con el crecimiento del área foliar total y la tasa absoluta de crecimiento foliar para *S. macrophylla* King, en la que una ecuación dinámica para ambas variables, basada en el modelo Gompertz, tuvo la mejor calidad de ajuste y mayor consistencia biológica a los datos de esta especie, por lo que fue

seleccionada para predecir su crecimiento y para calificar el nivel de su productividad por conducto del tiempo de permanencia en vivero en la zona de estudio. Se deberá actualizar el ajuste de esta ecuación e incorporar observaciones de plantas menores de 45 días y mayores de 135 días después de la siembra de semilla, con la finalidad de abarcar un intervalo mayor y obtener mejores predicciones en las primeras etapas de crecimiento.

El uso de métodos destructivos para analizar el crecimiento de las plantas no es deseable, sobre todo cuando el diseño del experimento es de mediciones repetidas en el tiempo sobre las mismas plantas y, en el caso particular de área foliar, existen otras herramientas tecnológicas utilizables para evitar el método destructivo. Por ejemplo, para obtener el área foliar expandida de cada hoja, se ha extendido el uso de escáneres portátiles, de bajo costo, que permiten la adquisición de imágenes de las hojas en formato digital, que posteriormente, mediante programas informáticos y medidores electrónicos portátiles se puede calcular el área foliar individual con una altísima precisión, del orden del mm².

Agradecimientos

El autor agradece al Departamento de Biología y Química del NURR – ULA y al Centro de Investigaciones Agrícolas, Biológicas, Educativas y Sociales (CIABES), por el uso de sus equipos de laboratorio y a los revisores anónimos, por su interés en mejorar la calidad del manuscrito.

Referencias

- Akaike H 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Automat. Contr.* 19 (6):716-723.
- Alvarenga S. & Flores E. 1988. Morfología y germinación de la semilla de caoba, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae). *Rev. Biol. Trop.*, 36 (2A): 261-267.
- Bergerud W. 1989. Fitting the Logistic and Gompertz growth curves to cumulative germination data. B.C. Ministry of Forests Research Branch Technical Support Group 31 Bastion Square Victoria, B-C, V8W 3E7. *Biometrics Information.* 32 p.
- Bertalanffy L. von. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology*, Chicago, 32: 217-230.
- Broadley M, Seginer I, Burns A, Escobar A, Burns I, White P. 2003. The nitrogen and nitrate economy of butterhead lettuce (*Lactuca sativa* var. capitata L.). *Journal of Experimental Botany* 54 (390): 2081 – 2090.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth. New York. Reinhold,. 1023 p.
- Bylesjö M, Segura V, Soolanayakanahally R, Rae A, Trygg J, Gustafsson P, Jansson S & Street N. 2008. LAMINA: A tool for rapid quantification of leaf size and shape parameters. *BMC Plant. Biol.* 8: 82.
- Carneiro J. 1994. Avaliacao do desempenho germinativo de acordó com os

- parámetros da funcao de distribucao de Weibull. *Informativo Abrates* 4 (2): 75 - 83
- Carneiro J. & Guedes T. 1993. Avaliacao do desempenho germinativo. *Informativo Abrates* 2 (4): 28 – 30.
- Carvalho L. 1996. Métodos para comparação de curvas de crescimento. Tese Doutorado em Agronomia, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, *Botucatu*. 172 p.
- Clavijo J. 1989. Análisis del crecimiento en malezas. *Revista Comalfi* 26, 12-16.
- Chacín F. 1998. Análisis de regresión y superficie de respuesta. Ed. R. Cásares, A. Segovia, D. Gaskin. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. 111 pp.
- Díaz P, Torres D, Sánchez Z & Arévalo L. 2013. Comportamiento morfológico de cedro (*Cedrela odorata*) y caoba (*Swietenia macrophylla*) en respuesta al tipo de sustrato en vivero. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana, *Folia Amazónica*, 22 (1-2): 25-33.
- Di Benedetto A & Tognetti J. 2016. Técnicas de análisis de crecimiento de plantas: su aplicación a cultivos intensivos. *RIA* 42 (3): 258 – 282.
- Diem T. 2012. The steps to follow in a multiple regression analysis. Paper 333-2012, SAS Global Forum 2012, *Statistics and Data Analysis*. 12 p.
- Easlon H & Bloom A. 2014. Easy Leaf Area: Automated digital image analysis for rapid and accurate measurement of leaf area. *Appl. Plant. Sci.* 2: 1400033. doi: 10.3732/apps.1400033.
- Escamilla N. 2014. Efecto de fertilizantes de liberación controlada en el crecimiento de *Tectona grandis*, etapa vivero. Tesis de Maestra en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, H. Cárdenas, Tabasco, México.
- Falster D & Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509–525.
- Filho B, Lobato A, Silva R, Schimidt D, Costa R, Alves G y Oliveira C. 2009. Growth of lettuce (*Lactuca Sativa* L.) in protected cultivation and open field. *Journal of Applied Sciences Research* 5 (5): 529 – 533.
- Gardner F, Pearce R & Mitchell R. 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press, USA. 325 p.
- Gazola S, Scapim C, Guedes T & Braccini A. 2011. Proposta de modelagem não-linear do desempenho germinativo de sementes de milho híbrido. *Ciência Rural, Santa Maria*, 41 (4): 551-556
- Goelz J & Burk T. 1992. Development of a well-behaved site index equation: jack pine in north central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 776-784.

- Guedes T, Rossi R, Tozzo A, Janeiro V & Carneiro J. 2014. Nonlinear models applied to seed germination of *Rhipsalis cereuscula* Haw (Cactaceae). *Acta Scientiarum. Technology, Maringá*, 36 (4): 651-656.
- Hunt R. 1978. *Plant growth analysis*. Edward Arnold Publishers, London. 67 p.
- Kiviste A, Álvarez J, Rojo A. & Ruiz A. 2002. Funciones de crecimiento en el ámbito forestal. Monografías INIA: Forestal 4. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agroalimentaria (INIA). Madrid.
- Kozlowski T, Kramer P & Pallardy S. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press. New York.
- Laird A. 1965. Dynamics of relative growth. *Growth, Bar Harbor*, 29: 249-263.
- Leopold A & Kriedemann P. 1975. *Plant Growth and Development*. McGraw Hill. New York.
- Maloof J, Nozue K, Mumbach M & Palmer C. 2013. LeafJ: An ImageJ plugin for semi-automated leaf shape measurement. *J. Vis. Exp.* 71: e50028. Doi: 10.3791/50028.
- Nelder J. 1961. The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics*, Washington, 17: 89-110.
- Newton T., Marchese J., Fernandes de Sousa A., Curti G., Fogolari H. & Dos Santos V. 2013. Uso do software Image J na estimativa de área foliar para a cultura do feijão. *Inverciencia*, 38 (12): 843 – 848.
- Niembro A. 2010. *Swietenia macrophylla* King En: Manual de semillas de árboles tropicales, Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Servicio Forestal (J.A. Vozzo. Editor). p. 703 – 705.
- Notivol E & Alía R. 2008. Genética del crecimiento primario en *Pinus sylvestris* L. Actas de la IV Reunión sobre Genética Forestal. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 24: 87-93.
- Paine C, Marthews T, Vogt D, Purves D, Rees M, Hector A & Turnbull L. 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
- Pilati R, Andrian I & Carneiro J. 1999. Effects of different temperatures on the performance of seeds germination of *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42 (2) <https://dx.doi.org/10.1590/S1516-89131999000200010>
- Pommerening A & Muszta A. 2015. Methods of modeling relative growth rate. *Forest Ecosystems* 2 (1): 1-9.
- Richards F. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 10: 290-300.

- Roa J & Kamp U. 2012. Uso del índice topográfico de humedad (ITH) para el diagnóstico de la amenaza por desborde fluvial, estado Trujillo-Venezuela *Revista Geográfica Venezolana*, 53(1): 109-126.
- Salisbury F & Ross C. 2000. Fisiología Vegetal. Paraninfo Thomson learning. España. 988 p.
- Sallum M, Alves D, Agostini E & Machadoneto N. 2010. Neutralização da escarificação química sobre a germinação de sementes de *Brachiaria brizantha* cv. 'Marandu'. *Rev. Bras. Ciênc. Agr.* 5(3):315-321.
- SAS Institute Inc. 2003. SAS/STAT User's Guide: Version 9.1. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Scott S, Jones R & Williams W. 1984. Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Science*. 24:1192.
- Sharma R., Brunner A, Eid T & Øyen B. 2011. Modelling dominant height growth from national forest inventory individual tree data with short time series and large age errors. *Forest Ecology and Management* 262(12): 2162-2175.
- Sit V. 1992. A repeated measures example. B. C. Min. For. Res. Br., Victoria, B.C., Biom. Infor. Pamp. 60 p.
- Sit V & Poulin M. 1994. Catalog of curves for curve fitting. (Biometrics information handbook series, ISSN 1183-9759; N° 4. 110 p.
- Sousa I. 2012. Ajuste de modelos não lineares na descrição de germinação de sementes de café (*Coffea arabica* L.) cv. Catuaí. Lavras: UFLA, 72 p.
- Thornley J. & France J. 2007. Growth functions. En: *Mathematical Models in Agriculture. Quantitative methods for the plant, animal and ecological sciences*. Second Ed. Cromwell Press, Trowbridge. pp. 136-171.
- Tomaz C, Martins C, de Carvalho L & Nakawama J. 2010. Duração do teste de germinação do capim-Tanzânia. *Rev. Bras. Sementes* 32 (4):80-87.
- Tomaz C, Martins C, Sanches M & Vieira R. 2015. Time reduction for Surinam grass seed germination test. *Ciênc. Agrotec.* 39:488-497.
- Tomaz C, Martins C, da Silva G & Vieira R. 2016. Period taken by *Brachiaria humidicola* (Rendle) Scheweick seed to complete germination. *Ciências Agrárias* 37: 693-700.
- Vale C. 2018. Estimación de área foliar en plántulas de caoba (*Swietenia macrophylla* King) en condiciones de vivero. *Academia*, 17 (39): 75 – 83.
- Watson D. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf

areas between species, and within the between years. *Ann. Bot.* 11: 41-76.

Weibull W. 1951. A statistical distribution function of wide applicability. *Journal of Applied Mechanics* 8 (1): 293–297.

Autor

Ingeniero Forestal de la Universidad de Los Andes, Magíster en Entomología de la Universidad Central de Venezuela,

Profesor de la Universidad de Los Andes.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6528-7231>. e-mail: cvale@ula.ve - cesarva2003@gmail.com