

# GENERALIZACION DE UN MODELO DETERMINISTICO PARA EL ANALISIS DEL CRECIMIENTO DE ORGANISMOS VIVOS

HUBERTO GONZALEZ PEREZ<sup>1</sup>

## RESUMEN

*Con base en los planteamientos de Von Bertalanffy (1976), se propone un modelo matemático para el estudio del crecimiento de organismos vivos, el cual permite analizar el efecto de variables exógenas, relacionadas con la disponibilidad y capacidad de aprovechamiento por parte del organismo de recursos medioambientales, en la tasa de crecimiento y en las constantes de proporcionalidad del anabolismo y catabolismo. El modelo permite hacer proyecciones del tamaño del organismo a partir de unas condiciones iniciales y muestra como su valor asintótico varía de acuerdo con la disponibilidad de recursos medioambientales y de qué manera el crecimiento es un factor determinante para la sobrevivencia de los individuos.*

*Palabras clave: crecimiento, rendimiento, anabolismo, catabolismo.*

## ABSTRACT

### GENERALIZATION OF A DETERMINISTIC MODEL TO ANALYZE THE GROWTH OF LIVING ORGANISMS

*Based on Von Bertalanffy (1976) schemes, a mathematical model to study the growth of living organisms is proposed. With this model it is possible to analyze the effect of exogenous variates dealing with organism's capacity and availability to exploit the environmental resources in the growth rate and in the anabolism and catabolism proportionality constants.*

*The model lets make projections of the organism size and shows how its asymptotic value changes in accordance with the availability of the environmental resources and in what way the growth is a determining factor to individuals surviving.*

---

<sup>1</sup> Profesor Asociado. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Apartado Aéreo 1770 Medellín.

**Key words:** *growth, yield, anabolism, catabolism.*

Para la modelación matemática del crecimiento de organismos vivos se han utilizado gran cantidad de ecuaciones, las cuales han sido exhaustivamente analizadas a través de estudios biométricos, tal como lo reportan Prodan (1968) y Sokal y Rohlf (1969). De dichas ecuaciones, las más ampliamente utilizadas se conocen con los nombres de Mitscherlich o autocatalítica, logística y Gompertz. Estas tres ecuaciones se fundamentan en hipótesis planteadas en términos de ecuaciones diferenciales que expresan la tasa de crecimiento en función del tamaño o peso del organismo y de su valor asintótico (el máximo tamaño o peso que es posible alcanzar). Análisis de estos modelos matemáticos y en algunos casos aplicaciones para el estudio del crecimiento de árboles y de otros organismos vegetales son reportados por Somers y Farrar (1991), Osumi (1983), Sweda y Koide (1981), entre otros.

Von Bertalanffy (1941) citado por Richards (1959), propuso un modelo matemático para el análisis del crecimiento de organismos vivos, el cual es deducido a partir de principios biológicos. Según Von Bertalanffy el crecimiento de un organismo resulta de la acción encontrada de procesos metabólicos. Así, un organismo crece cuando el metabolismo constructivo (anabolismo) supera al metabolismo destructivo (catabolismo) y se detiene cuando estos dos procesos son de igual magnitud. Von Bertalanffy parte de la existencia de relaciones alométricas a través del proceso de crecimiento, las cuales relacionan la tasa metabólica de un animal y su peso, argumentando que la pendiente de la línea alométrica es dos tercios (2/3) para aquellas especies para las cuales se cumple la "regla de superficie del metabolismo", uno (1) cuando el consumo de oxígeno es proporcional al peso del animal y no al área de su superficie y algunas veces valores intermedios entre estos extremos, reconociendo para los animales tres tipos "metabólicos". El autor argumenta que la tasa de anabolismo es proporcional a la potencia  $m$  del peso, mientras que la tasa de catabolismo es proporcional al peso mismo, por lo cual la tasa de crecimiento en peso resulta de la diferencia entre el anabolismo y el catabolismo, así:

$$dW/dt = \eta W^m - \gamma W,$$

donde:

- $dW/dt$  = tasa de crecimiento en peso
- $W = w(t)$  = peso del organismo al tiempo  $t$ ,  $t \geq t_0$
- $w(t_0) = w_0$  = peso inicial
- $\eta$  = constante de proporcionalidad del anabolismo
- $\gamma$  = constante de proporcionalidad del catabolismo
- $m$  = constante alométrica

Tal vez la primera aplicación del modelo propuesto por Von Bertalanffy al crecimiento de plantas fue hecha por Richards (1959). En el trabajo Richards plantea una generalización del modelo en el sentido de solo restringir al campo de los reales positivos el rango de variación de la constante alométrica, lo cual le da una gran flexibilidad. Este autor, sin embargo, propone que el modelo así planteado sea utilizado solamente desde un punto de vista empírico, debido a que los signos de las constantes de proporcionalidad ( $\eta$  y  $\gamma$ ) dependen del valor de la constante alométrica  $m$ . Así, cuando  $m > 1$ , ambas constantes son negativas, lo cual impide su interpretación biológica. El autor, además de deducir un modelo de rendimiento a partir del modelo de tasa de crecimiento y de interpretar biológicamente parámetros del modelo, plantea que si el modelo es aplicable al crecimiento de una variable tal como biomasa viva, entonces es aplicable a cualquier otra variable que se relacione alométricamente con ella.

La versatilidad del modelo de Von Bertalanffy, generalizado por Richards, 1959, ha sido comprobado por varios autores. Inclusive Osumi, 1983, plantea que este modelo puede representar todos los tipos de crecimiento, los cuales son clasificados en dos categorías: tipo Mitscherlich ( $m < 1$ ) y tipo logístico ( $m > 1$ ), separados por "el muro de Gompertz" ( $m = 1$ ). El análisis matemático del modelo en consideración realizado por Osumi, 1983, plantea que de acuerdo con el valor de  $m$ , la función de Richards se parte en dos tipos de modelos; uno para  $0 \leq m < 1$  y otro para  $m > 1$ .

Para los modelos tipo Mitscherlich ( $0 \leq m < 1$ ):

$$dw/dt = \eta w^m - \gamma W;$$

Para los modelos tipo logística ( $m > 1$ ):

$$dw/dt = \gamma' w - \eta' w^m;$$

siendo  $\gamma' = -\gamma$  y  $\eta' = -\eta$

De los planteamientos de Osumi, 1983, se puede deducir que para los modelos tipo logístico,  $\gamma'$  representa la constante de proporcionalidad del anabolismo y  $\eta'$  la constante de proporcionalidad del catabolismo y, de esta manera, los parámetros del modelo de tasa de crecimiento pueden tener significado biológico en términos de anabolismo y catabolismo, para los dos dominios de la función definidos por Osumi, 1983.

#### *Planteamiento de una generalización*

De acuerdo con las consideraciones anteriores, una generalización del modelo de crecimiento originalmente planteado por Von Bertalanffy puede expresarse como:

$$dY/dt = \eta Y^m - \gamma Y,$$

para  $0 \leq m < 1$  y por lo tanto  $\eta$  y  $\gamma > 0$ ; en donde  $dY/dt$  representa la tasa de incremento en la variable  $Y$ , la cual corresponde a la biomasa o a una variable relacionada alométricamente con la biomasa,  $\eta$  es una constante de proporcionalidad del anabolismo,  $\gamma$  es una constante de proporcionalidad de catabolismo y  $m$  la denominada constante alométrica; y

$$dY/dt = \gamma' Y - \eta' Y^m,$$

para  $m > 1$  y por lo tanto  $\gamma'$  y  $\eta' > 0$ ; siendo  $\gamma' = -\gamma$  y  $\eta' = -\eta$  las constantes de proporcionalidad de anabolismo y catabolismo respectivamente.

Si se asume que la constante alométrica  $m$  depende de la estrategia ecológica adoptada por una especie o un conjunto de organismos en particular para su reproducción y sobrevivencia, la podremos considerar constante en relación con las condiciones que afectan o pueden afectar los procesos de asimilación o desasimilación.

Por otra parte, los parámetros  $\eta$  y  $\gamma$  deben ser funciones de variables relacionadas con condiciones que de alguna manera limitan la disponibilidad de recursos requeridos para los procesos metabólicos. Si llamamos  $X_1, X_2, \dots, X_k$  tales variables, estas hipótesis pueden expresarse como:

$$\eta = \eta(X_1, \dots, X_k)$$

$$\gamma = \gamma(X_1, \dots, X_k)$$

y el modelo de tasa de crecimiento

$$dY/dt = \eta(X_1, \dots, X_k) Y^m - \gamma(X_1, \dots, X_k) Y;$$

el cual puede ser estimado por el modelo de regresión

$$I_i = \eta(X_1, \dots, X_k) Y_i^m - \gamma(X_1, \dots, X_k) Y_i + e_i$$

en donde  $I_i$  representa la tasa de crecimiento observada en la variable  $Y$ ;  $Y_i$  corresponde a la observación de  $Y$  al inicio del período y  $e_i$  es el término de perturbación producido por el efecto de variables no controladas, tales como

Generalización de un modelo determinístico para...

las relacionadas con la edad o con el potencial genético del individuo en el cual se hace la observación.

En este modelo la constante de proporcionalidad del anabolismo será

$$\eta(X_1, \dots, X_k) \quad \text{para } 0 \leq m \leq 1 \text{ y,}$$

$$\gamma' = -\gamma(X_1, \dots, X_k) \quad \text{para } m > 1$$

y la constante de proporcionalidad del catabolismo

$$\gamma(X_1, \dots, X_k) \quad \text{para } 0 \leq m \leq 1 \text{ y,}$$

$$\eta' = -\eta(x_1, \dots, x_k) \quad \text{para } m > 1.$$

Los valores de  $\eta$  y  $\gamma$  se asumen constantes durante un intervalo de tiempo  $h = t - t_0$ , en el cual no varían los niveles de las variables exógenas  $X_1, \dots, X_k$ , por lo cual si la tasa de crecimiento ha sido "observada" como  $I = (Y - Y_0)/(t - t_0)$ , siendo  $Y - Y_0$  el incremento observado en el período  $t - t_0$  en cada uno de los individuos de la muestra, la predicción de  $Y$  al final del período será:

$$\hat{Y}_t = Y_0 + \sum_{i=0}^{h-1} \eta Y_i^m - \gamma Y_i,$$

con  $h$  entero  $= t - t_0$  el cual constituye un modelo discretizado para la predicción de  $Y$ . Utilizando la solución de Bernoulli para la ecuación

$$dY/dt = \eta Y^m - \gamma Y$$

Con  $Y = Y(t)$  para  $t \geq t_0$  y  $Y(t_0) = Y_0$ , se obtiene

$$\hat{Y}_t = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)} (1 + (Y_0^{1-m}/\eta/\gamma) - 1) \exp(-(1-m)\gamma(t-t_0))^{1/(1-m)}$$

la cual puede expresarse como

$$\hat{Y}_t = A(1 - (1 - (Y_0/A)^{(1-m)}) \cdot \exp(-Kh))^{1/(1-m)}$$

donde:

A: Asíntota de  $Y = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$

K:  $\gamma(1-m)$

h:  $t - t_0$

el cual constituye un modelo continuo para la predicción de Y.

Como puede observarse, el tamaño asíntótico depende de las variables exógenas aisladas, lo que significa que para un individuo dado, la estimación de su valor asíntótico podrá sufrir variaciones, en la medida en que cambien las condiciones que afectan sus procesos metabólicos.

En el caso  $0 \leq m < 1$  (tipo Misterlich), para un valor de Y dado, el valor asíntótico aumenta cuando  $\eta$ , la constante de proporcionalidad del anabolismo aumente o cuando  $\gamma$ , la constante de proporcionalidad del catabolismo disminuya. En el caso  $m > 1$  (tipo logística) esta situación indicaría que  $\eta'$ , la constante de catabolismo disminuye o  $\gamma'$ , la constante de anabolismo aumenta.

De acuerdo con estas consideraciones, el modelo propuesto se fundamenta en las siguientes hipótesis:

1. el patrón general de comportamiento de la tasa de crecimiento de la biomasa viva, o de cualquier otra variable relacionada alométricamente con ella, puede ser descrito a través de una ecuación de Bertalanffy de la forma:

$$dY/dt = \eta Y^m - \gamma Y,$$

en donde:

t: tiempo,

Y: biomasa viva u otra variable relacionada alométricamente con ella,

$\eta$ ,  $\gamma$ , m: parámetros del modelo,

2. el parámetro m está directamente relacionado con el exponente de la relación alométrica entre la variable Y y la biomasa viva y puede considerarse constante para una especie o un conjunto de organismos específico e independiente de las condiciones exógenas que afectan los procesos metabólicos. Es posible que m tenga alguna relación con el temperamento de las especies y sus estrategias ecológicas para la reproducción y sobrevivencia. Al respecto Oldeman y Van Dijk, 1991, plantean relaciones entre el temperamento de las especies arbóreas y sus características arquitectónicas,

3. los parámetros  $\eta$  y  $\gamma$  pueden ser interpretados en términos biológicos de la siguiente manera: si  $0 \leq m < 1$   $\eta$  será una constante de proporcionalidad del anabolismo y  $\gamma$  será una constante de proporcionalidad del catabolismo.

Si  $m > 1$   $\eta' = -\eta$  será una constante de proporcionalidad del catabolismo y  $\gamma' = -\gamma$  será una constante de proporcionalidad del anabolismo.

En ambos casos el modelo en su forma integrada será:

$$Y_t = A(1 - (1 - (Y_0/A)^{1-m})e^{-\eta t})^{1/(1-m)},$$

con  $A = (\eta/\gamma)^{1/(1-m)}$ ,  $Y_t = Y(t)$  para  $t \geq t_0$ ,  $Y_0 = Y(t_0)$ ,  $K = \gamma(1-m)$ ,  $h = t - t_0$  (período de tiempo en el cual  $\eta$

y  $\gamma$  se asumen constantes),

4. los parámetros  $\eta$  y  $\gamma$  pueden estimarse en función de variables que expresen el nivel de las condiciones exógenas que afectan los procesos de asimilación y desasimilación. En este sentido el modelo está de acuerdo con la teoría de equifinalidad planteada por Von Bertalanffy (1976), de acuerdo con la siguiente interpretación: el parámetro A el cual representa el valor asintótico para la variable Y depende de los niveles de las variables exógenas predictoras de  $\eta$  y  $\gamma$ . Si el nivel de estas variables cambia a través del tiempo el valor de A se modificará en consecuencia, de tal manera que para niveles de la variable que garanticen una amplia disponibilidad de recursos para los procesos metabólicos, la estimación de A corresponderá al máximo valor que Y puede alcanzar. El modelo indica que la tasa de crecimiento  $dY/dt$  es mayor a cero para valores de  $0 \leq Y_i \leq A$ , y que para unos niveles dados de  $\eta$  y  $\gamma$  la tasa de crecimiento se aproxima a cero cuando  $Y_i$  se aproxima a cero o a A. En estos casos extremos el individuo podría llegar a decrecer o morir ante la ocurrencia de fenómenos que restrinjan severamente la disponibilidad de recursos medioambientales.

## DISCUSION

El modelo planteado constituye evidentemente una generalización del originalmente propuesto por Von Bertalanffy (1941), lo mismo que de las modificaciones y ampliaciones sugeridas por Richards (1959). Por un lado en esta propuesta se incluye la posibilidad de interpretación de parámetros del modelo como constantes de proporcionalidad del anabolismo y catabolismo, tanto para las ecuaciones tipo Mitscherlich ( $0 \leq m \leq 1$ ) como para las tipo logística ( $m > 1$ ), lo cual no es considerado en las propuestas antes citadas, y por otro lado, lo que es más importante, dichas constantes de proporcionalidad se consideran dependientes de los niveles de variables exógenas

que de alguna manera afecten los procesos de asimilación y desasimilación y la disponibilidad de recursos requeridos para los procesos metabólicos de un organismo o de un conjunto de organismos en particular.

Para la aplicación de un modelo es necesario "observar" la tasa de crecimiento de la biomasa o de una variable relacionada alométricamente con la biomasa durante un cierto intervalo de tiempo y para varios niveles de variables exógenas, que hipotéticamente afectan o pueden afectar el crecimiento de los organismos en consideración. Con base en estas observaciones y a través de técnicas de regresión se ajustan modelos de la forma

$$I_i = \eta (X_1, \dots, X_k) * Yi^* - \gamma (X_1, \dots, X_k) * Y_i + e_i$$

en donde  $\eta (X_1, \dots, X_k)$  y  $\gamma (X_1, \dots, X_k)$  representan funciones hipotéticas para las estimaciones de  $\eta$  y  $\gamma$  respectivamente. De acuerdo con el valor estimado para el parámetro  $m$ , el modelo seleccionado servirá de base para analizar el efecto de las variables exógenas tanto sobre la tasa de crecimiento del organismo, como sobre las constantes de proporcionalidad del anabolismo y del catabolismo y sobre el valor asintótico de la variable en estudio. El control o la estimación del comportamiento de las variables exógenas a través del tiempo, permitirá la aplicación del modelo de rendimiento derivado en forma iterativa y de esta manera realizar proyecciones de la variable. La aplicación del modelo a organismos de comunidades arbóreas permitirá además de hacer proyecciones de su tamaño a través del tiempo, identificar las estrategias ecológicas utilizadas por las especies para su sobrevivencia, lo cual es de gran importancia para el manejo de bosques.

## BIBLIOGRAFIA

- OLDEMAN, R. A. A. and VAN DIJK, J. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. p.21-65. *En*: GOMEZ POMPA, A; WHITMORE, T.C. and M HADLEY, ed. Rain forest regeneration and management. París: Unesco, 1991 (Man and the Atmosphere Series. N° 6).
- OSUMI, S. Applicabilité de la fonction de Richards á l'analyse de croissance de l'arbre en mesures des biomasses et des accroissements forestiers. Orleans, France: IUFRO, 1983. p. 77 - 86.
- PRODAN, N. Forest biometrics. Oxford: Pergamon, 1968. 447 p.
- RICHARDS, F. J. A flexible growth function for empirical use. *En*: Journal of Experimental Botany. Vol. 10, N°29 (1959); p. 290 - 300.
- SOKAL, F. and ROHLF, J. Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. San Francisco: Freeman, 1969. 776 p. ISBN 0-7167-0663-6.
- SOMERS, G. L. and FARRAR, R. M. Biomathematical growth equations for natural longleaf pine stands. *En*: Forest Science. Vol. 37, N°1 (1991); p. 227 - 244.
- SWEDA, T. and KOIDE, T. Applicability of Growth equations to the growth of trees in stem radius. Part 1, Application to white spruce. *En*: Journal Japanese Forestry Society. Vol. 63, N°4 (1981); p. 113 - 124.

Generalización de un modelo determinístico para...

VON BERTALANFFY, L. Stoffwechselformen und Wachstumstypen. *En: Biol. Zentralbl.* Vol. 61 (1941); p. 510-532.  
Citado por: RICHARDS, F.J. A flexible growth function for empirical use. *En: Journal of Experimental Botany.* Vol. 10, N° 29 (1959); p. 291.

\_\_\_\_\_. Teoría general de los sistemas. México: Fondo de Cultura Económica, 1976. 306 p.