

# EXPLORING VOLUME GROWTH-DENSITY OF MIXED MULTIAGED STANDS IN NORTHERN MEXICO

## EXPLORANDO LA RELACIÓN CRECIMIENTO EN VOLUMEN-DENSIDAD EN RODALES MIXTOS E INCOETÁNEOS EN EL NORTE DE MÉXICO

Juan M. Torres-Rojo

Centro de Investigación y Docencia Económicas. Carretera México-Toluca, Núm. 3655. 01210. Colonia Lomas de Santa Fé, México D. F. (juanmanuel.torres@cide.edu).

### ABSTRACT

The volume growth–density relationship has been studied in even-aged forest stands. Few research reports have deepened in the analysis of such a relationship in mixed multiaged stands to include a wider variety of state variables and more than two species. The objective of this research was to analyze the combined effect of state variables, such as density, site quality, and species composition over volume growth of mixed multiaged forest stands. The analysis is based on a nested segmented model where each segment follows the logistic law of growth. Parameter estimates in each segment are computed by fitting long term data to a simultaneous equations system. Data were obtained from plots established during 1966 and 1968 in the Cielito Azul Experiment Area, state of Durango, Mexico. Results show that volume growth is more accurately predicted throughout the segmented logistic model where each parameter is endogenously predicted from stand state variables. The model improves the fit of the volume growth–density relationship and reveals that the Langsaeter’s curve can be extended to multiple species and stand structures. In addition, it suggests that the range of densities with similar growth identified in Langsaeter’s curve is highly dependent on species composition and site quality.

**Key words:** Volume growth prediction, Langsaeter’s curve, logistic model, species mixture, multiaged stands.

### INTRODUCTION

The search for a density which provides a desired amount of goods and services is one of the major concerns of forest management at stand level. The complexity of this search has risen as the range of goods and services required from forests

### RESUMEN

La relación del crecimiento volumen–densidad se ha estudiado en rodales de bosques coetáneos. Pocos estudios han profundizado en el análisis de esta relación en rodales mixtos e incoetáneos, para incluir una variedad más amplia de variables de estado y más de dos especies. El objetivo de esta investigación fue analizar el efecto combinado de distintas variables de estado, como densidad, calidad del sitio y composición de especies en el crecimiento en volumen de rodales de bosque mixtos e incoetáneos. El análisis se basa en un modelo segmentado donde cada segmento sigue la función logística de crecimiento. Las estimaciones del parámetro en cada segmento se calculan ajustando datos de largo plazo a un sistema de ecuaciones simultáneas. Los datos se obtuvieron de parcelas establecidas durante 1966 y 1968 en el Área Experimental Cielito Azul, en el estado de Durango, México. Los resultados muestran que el crecimiento en volumen se predice con mayor precisión con un modelo logístico segmentado en el que cada parámetro se predice endógenamente a partir de variables de estado del rodal. El modelo mejora el ajuste de la relación de crecimiento volumen–densidad y muestra que la curva de Langsaeter se puede extender a varias especies y estructuras de rodales. Además, sugiere que la amplitud de densidades con crecimiento similar identificado en la curva de Langsaeter es altamente dependiente de la composición de especies y calidad del sitio.

**Palabras clave:** Predicción del crecimiento en volumen, curva de Langsaeter, modelo logístico, mezcla de especies, rodales incoetáneos.

### INTRODUCCIÓN

La búsqueda de una densidad que proporcione la cantidad deseada de bienes y servicios es una de las preocupaciones mayores para el manejo forestal de rodales. La complejidad de esta búsqueda surge al aumentar el rango de bienes

\*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: agosto, 2013. Aprobado: marzo, 2014.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 48: 447-461. 2014.

has increased and often includes non-timber forest products, amenities and environmental services. Despite this complexity, foresters keep attempting to find an optimal stand density that maximizes the desired output combination of woody products. Such a density has become the benchmark for all other density optima, for which there is no definite answer yet (Curtis *et al.*, 1997; Leary, 1997; Zeide, 2004). The search for an optimal density has led foresters to study species composition, methods, timing, and frequency of thinnings to optimize the quantity and quality of desired products and services through the development of optimal thinning schedules, which often link growth models to optimization methods, among other techniques. Yet, availability of long term and high quality data has constrained the surface response for most of the growth models, reducing the precision to define such a density or its expected interval according to law-like relationships, particularly in mixed multiaged stands (Pretzsch *et al.*, 2010). This lack of long term information has also limited the identification of the causality of state variables (site conditions, size structure and density) on volume growth, particularly when a wide combination of species or structures is present. (Seymour and Kenefic, 2002).

The understanding of the growth density relationship is particularly important for mixed multiaged stands, where the selection of appropriate residual densities requires practical guidance. This guidance becomes more relevant as complex structures and species compositions appear, which complicate the decision making on the optimal allocation of growing space, main management tool for the forester.

The volume growth–density relationship was studied in even-aged (Pretzsch, 2003; Zeide, 2004; Pretzsch, 2005) and uneven-aged stands (Lotan *et al.*, 1988; Day, 1998), testing the existence of the Wiedemann's hypothesis (Assmann, 1970), also known as the Langsaeter's relationship (Langsaeter, 1941). However, most of the analyses are constrained to few state variables and, in some cases, just one variable, density, which is forced to represent all other state variables affecting volume growth. This omission of important associated variables (*e.g.* species composition, stand history, site conditions, and weather among others) is likely one of the reasons the volume growth–density relationship was

y servicios requeridos de los bosques y a menudo incluye productos forestales no maderables y servicios recreativos y ambientales. A pesar de esta complejidad, los silvicultores continúan buscando una densidad óptima de rodal que maximice la combinación de producción de productos maderables deseados. Tal densidad se ha convertido en el punto de referencia para todos los otros óptimos de densidad, para los cuales no hay una respuesta definitiva (Curtis *et al.*, 1997; Leary, 1997; Zeide, 2004). La búsqueda de una densidad óptima ha llevado a los silvicultores a estudiar la composición de especies, los tipos, los tiempos y la frecuencia de aclareos para optimizar la cantidad y calidad de los productos y servicios deseados, a través del desarrollo de programas de aclareo óptimos, que frecuentemente vinculan modelos de crecimiento con métodos de optimización, entre otras técnicas. No obstante, la disponibilidad de datos de buena calidad y de largo plazo ha limitado la superficie de respuesta para la mayoría de los modelos de crecimiento desarrollados, reduciendo la precisión para definir la densidad o su intervalo esperado de acuerdo a relaciones exponenciales simples, particularmente en rodales mixtos e incoetáneos (Pretzsch *et al.*, 2010). Esta falta de información a largo plazo también ha limitado la identificación de la causalidad de las variables de estado (condiciones del sitio, estructura de tamaño y densidad) en el crecimiento en volumen, particularmente cuando está presente una amplia combinación de especies o estructuras (Seymour and Kenefic, 2002).

La relación de crecimiento–densidad es particularmente importante para entender los rodales mixtos e incoetáneos, donde la selección de densidades residuales apropiadas requiere una guía práctica. Esta guía es más relevante conforme aparecen estructuras y composiciones de especies complejas, lo que complica la toma de decisiones sobre la asignación óptima del espacio de crecimiento, principal herramienta de manejo para el silvicultor.

La relación del crecimiento volumen–densidad fue estudiada en rodales coetáneos (Pretzsch, 2003; Zeide, 2004; Pretzsch, 2005) e incoetáneos (Lotan *et al.*, 1988; Day, 1998), probando la existencia de la hipótesis de Wiedemann (Assmann, 1970), también conocida como la relación de Langsaeter (Langsaeter, 1941). Sin embargo, la mayoría de los análisis están restringidos a unas cuantas variables de estado y, en

considered absent (Curtis *et al.*, 1997), why attempts to define it have had mixed outputs, and why there is uncertainty about its expected pattern (Oliver and Murray, 1983; Pretzsch, 2005; Río and Sterba, 2009). Hence, Oliver and Larson (1996) and Day (1998) suggest the relationship is restricted to very specific site conditions and species compositions.

The objective of this study was to analyze volume growth–density relationship including a larger number of site variables such as multiple tree species and structures and uses the classical model of expected growth given a change in density, known as the logistic model (Pearl and Reed, 1920).

## MATERIALS AND METHODS

### Model description

The model builds upon Day’s (1998) proposal to fit Douglas-fir uneven-aged stand’s data to the Langsaeter’s relationship. Such a relationship presents an increasing phase (phase I) with decreasing marginal growth. It is followed by a second phase with a constant pattern of growth (phase II), which turns into a decreasing phase (phase III) with diminishing marginal growth (Figure 1A). The working model assumes stand volume growth follows a general form of the logistic equation in each phase, whose functional form is:

$$\frac{dV}{dt} = V[r - bV] \tag{1}$$

where the change in volume per unit of time ( $\frac{dV}{dt}$ ) or growth, depends on density (measured in volume -V-), the intrinsic rate of population growth ( $r$ ) and the parameter ( $b$ ), defined as the ratio ( $\frac{r}{K}$ ), where  $K$  is the population’s carrying capacity.

Arranging (1), it can be expressed as a straight line of the form:  $\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r - bV$ , where the left hand side ( $\frac{1}{V} \frac{dV}{dt}$ ) can be defined as a volume growth elasticity ( $\xi_V$ ) for  $t=1$ . Hence,

the three growth phases defined by Langsaeter are modeled as straight line segments (Figure 1B), where the  $i$ -th segment is represented by:

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r_i - b_i V \tag{2}$$

The intersections among segments ( $V_0$  and  $V_1$  in Figure 1) become highly relevant points not only for their meaning, but also for the fit, since those intersections impose continuity

algunos casos, a una sola variable, densidad, la cual debe representar todas las otras variables de estado que afectan el crecimiento en volumen. Esta omisión de variables asociadas importantes (por ejemplo, composición de especies, historia del rodal, condiciones del sitio y clima, entre otros) es probablemente una de las razones por las que la relación crecimiento en volumen–densidad se consideró ausente (Curtis *et al.*, 1997), por lo que los intentos para definirla han tenido resultados mixtos y existe incertidumbre respecto a su patrón esperado (Oliver y Murray, 1983; Pretzsch, 2005; Río y Sterba, 2009). Por ende, Oliver y Larson (1996) y Day (1998) sugieren que la relación está restringida a condiciones de sitio y composiciones de especies muy específicas.

El objetivo de este estudio fue analizar la relación crecimiento en volumen–densidad, incluyendo un mayor número de variables del sitio, como la composición de especies y estructuras, utilizando el modelo clásico del crecimiento esperado con un cambio en la densidad, conocido como modelo logístico (Pearl y Reed, 1920).

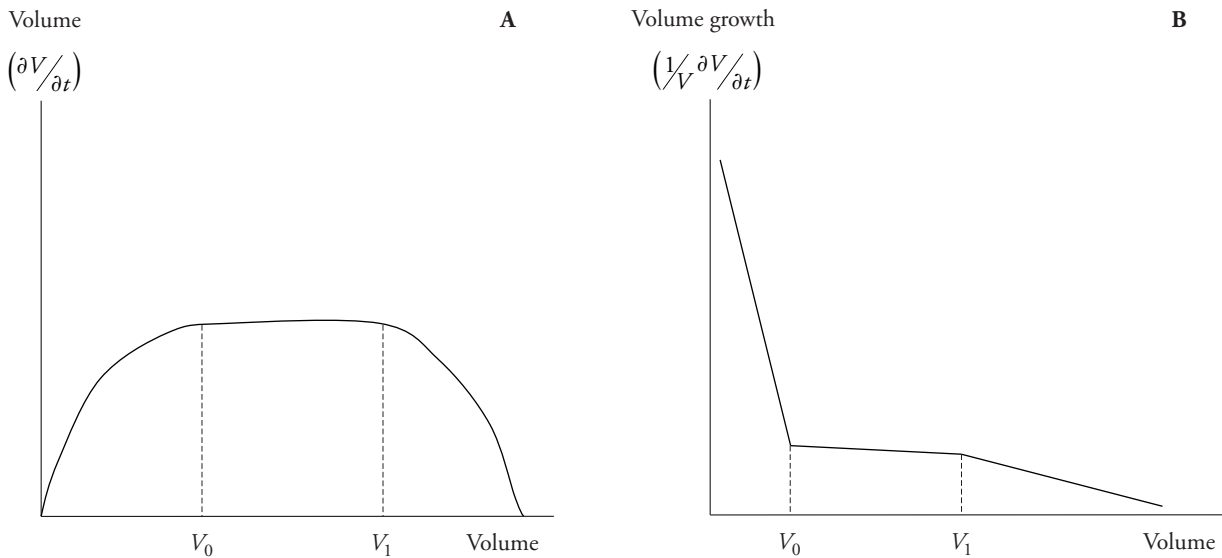
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Descripción del modelo

El modelo se basa en la propuesta de Day (1998) de ajustar los datos de un rodal incoetáneo de Douglas-fir a la relación de Langsaeter. Tal relación presenta una fase incremental (fase I) con un crecimiento decreciente marginal. Le sigue una segunda fase con un patrón de crecimiento constante (fase II), que se convierte en una fase decreciente (fase III) con crecimiento marginal decreciente (Figura 1A). El modelo de trabajo supone que el crecimiento en volumen del rodal sigue una forma general de la ecuación logística en cada fase, cuya forma funcional es:

$$\frac{dV}{dt} = V[r - bV] \tag{1}$$

donde el cambio en volumen por unidad de tiempo ( $\frac{dV}{dt}$ ) o crecimiento depende de la densidad (medida en volumen -V-), la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) y el parámetro ( $b$ ), definido como la proporción ( $\frac{r}{K}$ ), donde  $K$  es la capacidad de carga de la población. Al arreglar (1), se puede expresar como una línea recta de la forma:  $\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r - bV$ , donde el



**Figure 1. Langsaeter's curve and its segmented proxy.**  
**Figura 1. Curva de Langsaeter y su proxy de segmentación.**

among segments. The solution for these points is found by simultaneously solving the intersecting lines, which yields:  $V_0 = (r_2 - r_1)/(b_2 - b_1)$ , and  $V_1 = (r_3 - r_2)/(b_3 - b_2)$ . Given that  $V_0$  and  $V_1$  can be fully described by the model parameters, the segmented model can be expressed as:

$$\left[ \frac{1}{V} \frac{dV}{dt} \right] = \begin{cases} r_1 - b_1 V_j & \forall V < V_0 \\ r_2 - b_2 V_j & \forall V_0 \leq V \leq V_1 \\ r_3 - b_3 V_j & \forall V > V_1 \end{cases} + e_j \quad (3)$$

where  $e_j$  represents the  $j$ -th error term. Note the model only assumes that the  $j$ -th observation of volume growth corresponds to the growth along a given time interval and no further assumptions about age structure are made.

The model only describes the expected trend according to Langsaeter's curve, however it ignores other state variables, except density (measured in volume  $V$ ). In order to include additional state variables, each one of the parameters in (3) was endogenously modeled according to hypothetical trends defined by Zedaker *et al.* (1987), Pretzsch (2005) and Burkhart and Tomé (2012). For instance, to model the effect of site quality, species diversity and the interaction among these variables on the intrinsic rate of population growth ( $r$ ) along the  $i$ -th segment, the following general model was used:

$$r_i = \beta_{0i} + \beta_{1i} g_S(S) + \beta_{2i} g_M(M) + \beta_{3i} g_{SM}(SM),$$

where  $r_i$  is the intrinsic rate of population growth in the  $i$ -th interval,  $\beta_{ki}$  corresponds to the  $k$ -th model parameter in the  $i$ -th

lado izquierdo  $\left( \frac{1}{V} \frac{dV}{dt} \right)$  puede definirse como elasticidad del crecimiento en volumen ( $\xi_V$ ) para  $t=1$ . Por lo tanto, las tres fases de crecimiento definidas por Langsaeter se modelan como segmentos de línea recta (Figura 1B), donde el segmento  $i$ -ésimo es representado por:

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r_i - b_i V \quad (2)$$

Las intersecciones entre segmentos ( $V_0$  y  $V_1$  en la Figura 1) se vuelven puntos altamente relevantes, no sólo por su significado sino también por el ajuste, ya que esas intersecciones imponen continuidad entre los segmentos. La solución para estos puntos se encuentra al resolver simultáneamente las líneas que intersectan, lo cual da como resultado:  $V_0 = (r_2 - r_1)/(b_2 - b_1)$  and  $V_1 = (r_3 - r_2)/(b_3 - b_2)$ . Dado que  $V_0$  y  $V_1$  se pueden describir completamente con los parámetros del modelo, el modelo de segmentación se puede expresar como:

$$\left[ \frac{1}{V} \frac{dV}{dt} \right] = \begin{cases} r_1 - b_1 V_j & \forall V < V_0 \\ r_2 - b_2 V_j & \forall V_0 \leq V \leq V_1 \\ r_3 - b_3 V_j & \forall V > V_1 \end{cases} + e_j \quad (3)$$

donde  $e_j$  representa el término de error  $j$ -ésimo. Nótese que el modelo supone solamente que la observación  $j$ -ésima del crecimiento en volumen corresponde al crecimiento a lo largo de un intervalo de tiempo y no se hacen más suposiciones sobre la estructura de edades.

El modelo sólo describe la tendencia esperada con base en la curva de Langsaeter, aunque ignora otras variables de estado,

interval;  $S$ ,  $M$  and  $SM$  represent proxy variables for site quality, species mixture and their interaction respectively, while  $g_S$ ,  $g_M$  and  $g_{SM}$  are transformations of the proxy variables to identify the hypothetical trend. All parameters in expression (3) were modeled in similar fashion attempting to test hypothetical trends as well as model parsimony.

In order to guarantee minimum deviation at the intersection points and for the three segments as a whole, a system of three simultaneous equations was used. Two equations minimize the deviations among intersection points, while the third one minimizes the deviations from the whole volume growth elasticity  $\left(\frac{1}{V} \frac{dV}{dt}\right)$  path. Thus, the system has the following form:

$$\text{Equation 1: } 0 = (r_1 - b_1V_0) - (r_2 - b_2V_0)$$

$$\text{Equation 2: } 0 = (r_2 - b_2V_1) - (r_3 - b_3V_1)$$

$$\text{Equation 3: } 0 = (r_1 - b_1V)d_1 + (r_2 - b_2V)d_2 + (r_3 - b_3V)d_3 - \frac{1}{V} \frac{dV}{dt}$$

where  $d_i$  corresponds to a dichotomous variable [ $d_i \in [0,1]$ ], which takes the value of one if the volume is in the  $i$ -th interval and zero, otherwise. Observe that equations 1 and 2 minimize deviations from intersections and define the values for  $V_0$  and  $V_1$ . The system was estimated by using the MODEL procedure from the SAS® system.

**Data**

The data base comes from 36 permanent experimental plots established from 1966 to 1968 over an area of 53 ha in the state of Durango, Mexico (24° 22' and 24° 23' N; 105° 53' and 105° 54' W) at the Cielito Azul Experimental Area. These plots are divided in four quadrants (25×25 m), each one of them were calibrated to test different levels of growing stock. The area is mostly hilly with an average slope of 15 %, average elevation is 2500 m, and soil texture is mostly a combination of silt-clay and silt-sand with high litter content. The weather is temperate with a summer rainy season (800 mm yearly rainfall), and sporadic winter precipitations (10-15 mm). Forest vegetation is composed mostly by several species of the genus *Quercus* and *Pinus*. Species were categorized in six groups: fast growing pines (*Pinus cooperi* Blanco, *P. durangensis* Mart., and *P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schtdl.), slow growing pines (*P. hartwegii* Lindl., *P. oocarpa* Schiede ex Schtdl., *P. teocote* Schtdl. et Cham.), oaks (*Quercus crassifolia*, *Q. laeta*, *Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, *Q. obtusata*,

excepto densidad (medida en volumen  $V$ ). Para incluir variables de estado adicionales, cada uno de los parámetros en (3) se modeló endógenamente de acuerdo a tendencias hipotéticas definidas por Zedaker *et al.* (1987), Pretzsch (2005) y Burkhardt y Tomé (2012). Por ejemplo, para modelar el efecto de la calidad del sitio, la diversidad de especies y la interacción entre estas variables sobre la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) a lo largo del segmento  $i$ -ésimo, se usó el siguiente modelo general:

$$r_i = \beta_{0i} + \beta_{1i}g_S(S) + \beta_{2i}g_M(M) + \beta_{3i}g_{SM}(SM),$$

donde  $r_i$  es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional en el intervalo  $i$ -ésimo,  $\beta_{ki}$  corresponde al parámetro  $k$ -ésimo del modelo en el intervalo  $i$ -ésimo;  $S$ ,  $M$  y  $SM$  representan variables proxy para calidad del sitio, composición de especies y su interacción, respectivamente, mientras que  $g_S$ ,  $g_M$  y  $g_{SM}$  son transformaciones de las variables proxy para identificar la tendencia hipotética. Todos los parámetros en la expresión (3) se modelaron de manera similar intentando probar las tendencias hipotéticas así como la parsimonia del modelo.

Para garantizar la desviación mínima en los puntos de intersección, y para los tres segmentos como un todo, se usó un sistema de tres ecuaciones simultáneas. Dos ecuaciones minimizan las desviaciones entre los puntos de intersección, mientras que la tercera minimiza las desviaciones de la tendencia total  $\left(\frac{1}{V} \frac{dV}{dt}\right)$  de la elasticidad del crecimiento en volumen. Por ende, el sistema tiene la siguiente forma:

$$\text{Ecuación 1: } 0 = (r_1 - b_1V_0) - (r_2 - b_2V_0)$$

$$\text{Ecuación 2: } 0 = (r_2 - b_2V_1) - (r_3 - b_3V_1)$$

$$\text{Ecuación 3: } 0 = (r_1 - b_1V)d_1 + (r_2 - b_2V)d_2 + (r_3 - b_3V)d_3 - \frac{1}{V} \frac{dV}{dt}$$

donde  $d_i$  corresponde a una variable dicotómica [ $d_i \in [0,1]$ ], que toma el valor de uno si el volumen está en el intervalo  $i$ -ésimo y de cero en otros casos. Obsérvese que las ecuaciones 1 y 2 minimizan las desviaciones de las intersecciones y definen los valores para  $V_0$  y  $V_1$ . El sistema se estimó usando el procedimiento MODEL del sistema SAS®.

**Datos**

La base de datos proviene de 36 parcelas experimentales permanentes establecidas de 1966 a 1968 en un área de 53 ha en el

and *Q. rugosa*), firs (*Abies*), cypresses (*Cupressus*) and hardwoods (*Alnus*, *Arbutus* and all other non classified hardwoods). Dominant species are *P. cooperi* Blanco and *P. durangensis* Mart., as well as diverse shrub species. The forest includes several age classes with diameters ranging 5-80 cm and basal areas ranging 12-23 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. The experimental plots contain a variety of species, as well as different site qualities and densities as shown in Table 1.

The plots were re-measured in 1974, 1978, 1982, 1986, 1990, 1995, and 2000 by the National Institute of Forest, Livestock and Agricultural Research (INIFAP). Each measure updates records on a whole range of tree and stand characteristics. Measurements considered for this study were only 1982, 1986, 1995 and 2000, since data from 1990 measurement showed inconsistencies with previous ones, and those of 1974 and 1978 had different criteria for data collection. Each quadrant was considered an observation for the analysis. Volume growth was computed as the difference in standing volume among two successive measures divided by the number of years among measurements. Site index (*S*) was estimated by using local site index curves (Valles *et al.*, 1998). Two indexes were tested as species mixture index; the traditional Shannon (Pielou, 1975) index (*A*), and the Herfindal (Martin, 1996) index (*H*) used to describe market structure. The inverse of the Herfindal index (1/*H*) was used to define the variable standard number of species (*SNS*), which represents a proxy for the number of species in a plot as if they had the same share in terms of number of stems (same relative abundance).

estado de Durango, México (24° 22' y 24° 23' N; 105° 53' y 105° 54' O) en el Área Experimental Cielito Azul. Estas parcelas están divididas en cuatro cuadrantes (25×25 m), cada una de ellas calibrada para poner a prueba distintos niveles de densidad en crecimiento. El área es principalmente montañosa con una pendiente promedio de 15 %, elevación media de 2500 m, y textura del suelo en su mayoría con una combinación de limo-barro y limo-arena con alto contenido de hojarasca. El clima es templado con una temporada de lluvias en verano (800 mm de lluvia anual), y precipitaciones esporádicas de invierno (10-15 mm). La vegetación del bosque está compuesta principalmente por varias especies de los géneros *Quercus* y *Pinus*. Las especies se categorizaron en seis grupos: pinos de crecimiento rápido (*Pinus cooperi* Blanco, *P. durangensis* Mart., y *P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl.), pinos de crecimiento lento (*P. hartwegii* Lindl., *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., *P. teocote* Schltdl. et Cham.), encinos (*Quercus crassifolia*, *Q. laeta*, *Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, *Q. obtusata*, y *Q. rugosa*), oyamel (*Abies*), cedro blanco (*Cupressus*) y latifoliadas (*Alnus*, *Arbutus* y todas las otras latifoliadas no clasificadas). Las especies dominantes son *P. cooperi* Blanco y *P. durangensis* Mart., así como diversas especies de arbustos. El bosque incluye varias clases de edad con diámetros de 5 a 80 cm y áreas basales de 12-23 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Las parcelas experimentales contienen una variedad de especies, así como diferentes calidades y densidades de sitio, como se muestra en el Cuadro 1.

El Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) midió las parcelas en 1974, 1978, 1982, 1986, 1990, 1995 y 2000. Cada medición actualiza los registros de un amplio rango de características de los árboles y los

**Table 1. Main characteristics of the experimental plots.**  
**Cuadro 1. Características principales de las parcelas experimentales.**

		Number of species						
Value		1	2	3	4	5	6	>7
Frequency		8	20	17	21	17	25	27
		Standard number of species (1/H)						
Value		1	2	3	4	5		
Frequency		44	35	31	18	16		
		Site index (m)						
Value		NA <sup>†</sup>	<10	10-14	14-18	18-22	>22	
Frequency		4	6	8	63	56	7	
		Volume (m <sup>3</sup> )						
Value		<100	100-150	150-200	200-250	250-300	>300	
Frequency		50	24	24	25	9	12	

<sup>†</sup> Sites have no *Pinus cooperi* Blanco to evaluate site index ❖ Los sitios no tienen *Pinus cooperi* Blanco para evaluar el índice de sitio.



## RESULTS AND DISCUSSION

### Model fit

Several linear and non-linear transformations as well as combinations of state variables were tested to estimate the population parameters ( $r_i$  y  $b_i$ ). The *p-values* for the estimates associated with the best set of models were invariably low. The selection of the best set of models was made following the Akaike's information criterion evaluated just for Equation 3. The set of models with the best fit shows the following relationships:

$$r_1 = \alpha_0 + \alpha_1 / \ln(S) \quad (3.1)$$

$$b_1 = \gamma_0 + \gamma_1 \ln(1/H) \ln(1/H) \quad (3.2)$$

$$r_2 = \beta_0 + \beta_1 / \ln(S) \quad (3.3)$$

$$b_2 = \theta_1 \ln(1/H) + \theta_2 \ln(S)(1/H) \quad (3.4)$$

$$r_3 = \delta_0 + \delta_1 \ln(S) \ln(1/H) \quad (3.5)$$

$$b_3 = \lambda_0 + \lambda_1 \ln(1/H) + \lambda_2 \ln(1/H) \ln(1/H) \quad (3.6)$$

where the Greek letters denote model parameters whose estimates and corresponding goodness of fit statistics are shown in Table 2.

In general, the goodness of fit is good and the model reflects the expected trends. Variation along the general trend was very uniform and no apparent signs of heteroskedasticity were found by the Koenker's test (Koenker, 1981). Convergence,  $R^2$ , variance and error term distribution values for the whole model are acceptable especially if these values are contrasted with reported experiences to fit volume growth rate from density, for both, even-aged (Curtis and Marshall, 1986; Pretzsch, 2003; Río and Sterba, 2009) and uneven-aged stands (Day 1998; Garber and Maguire, 2004). Beyond the fit, the model provides with good intuition on the behavior of population parameters in relationship

rodiales. Las mediciones consideradas para este estudio fueron sólo de 1982, 1986, 1995 y 2000, ya que las de 1990 mostraron inconsistencias respecto a las anteriores, y las medidas de 1974 y 1978 tuvieron criterios distintos para la recolección de datos. Cada cuadrante se consideró como una observación para el análisis. El crecimiento en volumen se calculó como la diferencia en el volumen en pie entre dos medidas sucesivas dividida por el número de años entre medidas. El índice de sitio ( $S$ ) se estimó usando curvas de índice de sitio locales (Valles *et al.*, 1998). Dos índices se evaluaron como índice de mezcla de especies: el tradicional índice de Shannon ( $A$ ) (Pielou, 1975) y el índice Herfindal ( $H$ ) (Martin, 1996), usado para describir la estructura de un mercado. El inverso del índice Herfindal ( $1/H$ ) se usó para definir la variable número estándar de especies ( $SNS$ ), que representa un proxy para el número de especies en una parcela como si cada especie tuviera la misma proporción de fustes (misma abundancia relativa).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Ajuste del modelo

Varias transformaciones lineales y no lineales, así como combinaciones de variables de estado, se evaluaron para estimar los parámetros poblacionales ( $r_i$  y  $b_i$ ). Los *valores-p* para las estimaciones asociadas con el mejor grupo de modelos fueron invariablemente bajos. La selección del mejor grupo de modelos se hizo con base en el criterio de información de Akaike, evaluado solamente para la Ecuación 3. El grupo de modelos con el mejor ajuste muestra las siguientes relaciones:

$$r_1 = \alpha_0 + \alpha_1 / \ln(S) \quad (3.1)$$

$$b_1 = \gamma_0 + \gamma_1 \ln(1/H) \ln(1/H) \quad (3.2)$$

$$r_2 = \beta_0 + \beta_1 / \ln(S) \quad (3.3)$$

$$b_2 = \theta_1 \ln(1/H) + \theta_2 \ln(S)(1/H) \quad (3.4)$$

$$r_3 = \delta_0 + \delta_1 \ln(S) \ln(1/H) \quad (3.5)$$

$$b_3 = \lambda_0 + \lambda_1 \ln(1/H) + \lambda_2 \ln(1/H) \ln(1/H) \quad (3.6)$$

**Table 2. Estimates and goodness of fit statistics for the model (response variable=volume growth elasticity).**  
**Cuadro 2. Estimaciones y estadísticas de bondad de ajuste para el modelo (variable de respuesta=elasticidad del crecimiento en volumen).**

Parameter	Estimate	<i>t</i> Value	Pr >   <i>t</i>	Expected sign of the estimate
$\alpha_0$	0.79034	17.27	<.0001	+
$\alpha_1$	-0.2511	-9.20	<.0001	-
$\beta_0$	0.14964	14.27	<.0001	+
$\beta_1$	-0.24828	-9.67	<.0001	-
$\delta_0$	0.14228	3.06	0.0028	+
$\delta_1$	-0.01301	-2.49	0.0142	-
$\gamma_0$	0.03341	10.13	<.0001	+
$\gamma_1$	0.00011	5.68	<.0001	+
$\theta_1$	-0.00035	-4.91	<.0001	-
$\theta_2$	0.00005	5.10	<.0001	+
$\lambda_0$	0.00043	3.21	0.0018	+
$\lambda_1$	-0.00042	-4.34	<.0001	-
$\lambda_2$	0.00015	5.03	<.0001	+
$V_0$	19.1143	26.93	<.0001	+
$V_1$	273.2976	4.54	<.0001	+
Adjusted $R^2$		0.7894	Durbin-Watson	2.123
Mean square error for the model		0.0034	Residual sum of squares	1.1316
Convergence		0.001	Akaike's inf. criterion	1.4248
Number of observations		402		

to state variables, which is by itself an improvement on previous works of the volume growth–density relationship.

Two features were consistent in the best fit models tested during the model screening process:

- 1) The estimates for the slope of the second segment ( $b_2$ ) had values close to zero when it was modeled by just one state variable. Such a behavior is consistent with the constant growth plateau identified for the Langsaeter's relationship (phase II). However, when the interaction term (site quality-species mixture) was added into the model, the whole fit improved; no change in signs was observed and the population parameter ( $r_2$ ) took values close to zero. This result suggests that the interaction term (site-species composition) accounts for much of the characteristics of phase II.
- 2) The Herfindal index ( $H$ ) outperformed the Shannon index for all models tested. This performance could be explained by a couple of  $H$ 's features; the first, it is bounded as its value

donde las letras griegas denotan parámetros del modelo cuyas estimaciones y correspondientes estadísticas de bondad de ajuste se muestran en el Cuadro 2.

En general, la bondad de ajuste es buena y el modelo refleja las tendencias esperadas. La variación a lo largo de la tendencia general fue muy uniforme y no se encontraron signos aparentes de heteroscedasticidad con la prueba de Koenker (Koenker, 1981). Los valores de convergencia,  $R^2$ , varianza y valores de distribución del término de error para todo el modelo son aceptables, especialmente si estos valores se contrastan con experiencias reportadas para ajustar la tasa de crecimiento en volumen a partir de la densidad, tanto para rodales coetáneos (Curtis y Marshall, 1986; Pretzsch, 2003; Río y Sterba, 2009) como incoetáneos (Day 1998; Garber y Maguire, 2004). Más allá del ajuste, el modelo proporciona una buena intuición sobre el comportamiento de los parámetros poblacionales en relación con las variables de estado, lo cual en sí mismo es una mejoría en comparación con trabajos previos sobre la relación del crecimiento volumen–densidad.



ranges from zero (an infinite number of species) to one (just one species); and second, it increases as the variance of the shares (species abundance) increases. Both features make  $H$  more suitable to measure species composition within a closed range, but also as a measure accounting for the structure of such a composition.

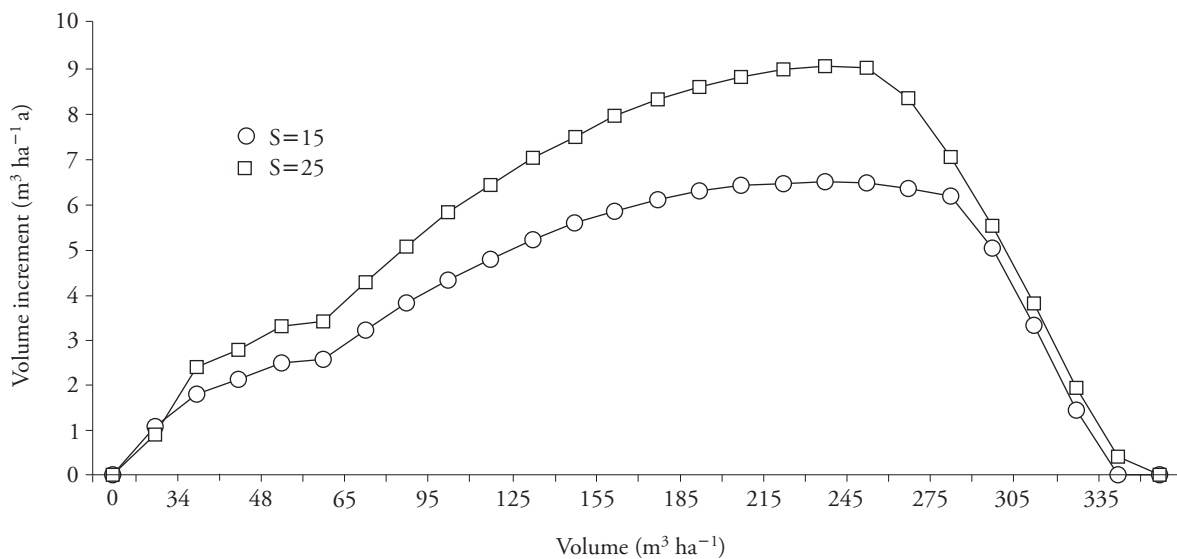
**Population growth parameters and density**

Volume growth and density (represented in volume terms), showed a similar trend to that described by Langsaeter’s curve. Figure 2 depicts the predicted trend for two different site conditions keeping constant the  $SNS(1/H = 2)$ . The same trend is observed when the number of species varies (Figure 3).

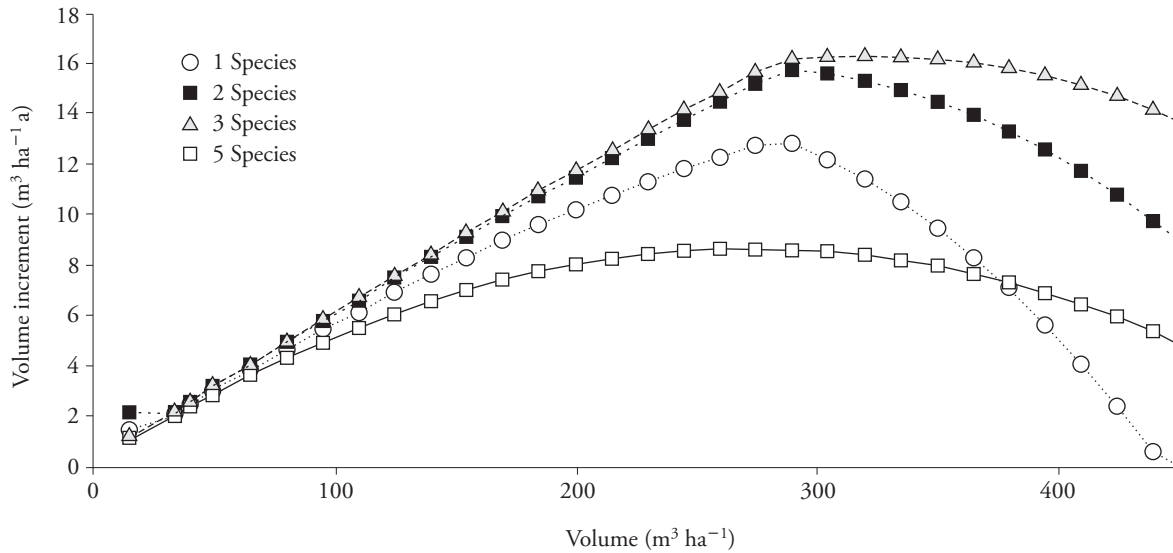
In this case, the plateau of constant volumen growth enlarges as  $SNS$  increases, behavior already observed in field experiments with two and three species (Zeide, 2001; Pretzsch, 2003, Pretzsch, 2005). The lower bound for the constant growth interval ( $V_0$  in Figure 1) is not completely defined by the intersection of the first two segments, but by the segment where the peak of volume growth is reached Figure 2. Hence  $V_0$  is usually located within the second or third segment and following the model is defined by  $(r_i/2b_i)$ , where the  $i$ -th subscript represents the section where

Dos características fueron consistentes en los modelos de mejor ajuste evaluados durante el proceso de prueba de modelos:

- 1) Las estimaciones para la pendiente del segundo segmento ( $b_2$ ) tuvieron valores cercanos a cero cuando se modeló con una sola variable de estado. Este comportamiento es consistente con la meseta de crecimiento constante identificada para la relación de Langsaeter (fase III). Sin embargo, cuando el término de interacción (calidad del sitio-mezcla de especies) se añadió al modelo, el ajuste completo mejoró; no se observaron cambios en los signos y el parámetro poblacional ( $r_2$ ) tomó valores cercanos al cero. Este resultado sugiere que el término de interacción (sitio-composición de especies) es responsable de muchas de las características de la fase II.
- 2) El índice de Herfindal ( $H$ ) superó al índice de Shannon para todos los modelos probados. Este desempeño podría explicarse por un par de características de  $H$ : primero, está acotado entre cero (un número infinito de especies) y uno (sólo una especie); y segundo, incrementa conforme la varianza de las proporciones (abundancia de especies) aumenta. Ambas características hacen que  $H$  sea más apropiado para medir la composición de especies dentro de un rango cerrado, pero también como una medida que responde por la estructura de una composición de ese tipo.



**Figure 2. Effect of site quality on population growth.**  
**Figura 2. Efecto de la calidad del sitio en el crecimiento poblacional.**



**Figure 3. Effect of the standard number of species on growth.**  
**Figura 3. Efecto del número estándar de especies en el crecimiento.**

the maximum population growth is reached. Its location on the second or third segment depends on SNS (Figure 3). Model simulations show that populations with less than 3 species set this interval on the third segment, while they place it on the second segment for populations with more than four species.

**Population growth parameters and site quality**

Site quality, measured through site index for the most commercial species, showed the expected trend over the intrinsic rate of population growth in two out of three segments. The fits for models 3.1 and 3.3 illustrate that in the first two segments (low to medium densities) the intrinsic rate of population growth increases (with decreasing marginal returns) as the site index (*S*) does. The fits show the expected signs, as well as high significance levels to predict  $r_1$  and  $r_2$ . Such a behavior is consistent with the general hypothesis that volume growth rates increase as the site quality increases regardless the composition (Leary, 1997; Garber and Maguire, 2004; Pretzsch *et al.*, 2005).

The same trend was expected for the third segment, however site index was not significant by itself to predict  $r_3$ . In this final segment  $r_3$  became dependent on the interaction of both *S* and SNS. This result suggests that when holding SNS constant,  $r_3$  decreases as site index increases ( $\delta_1 < 0$ ), in other

**Parámetros de crecimiento poblacional y densidad**

El crecimiento en volumen y densidad (representada en términos de volumen), mostraron una tendencia similar a la descrita por la curva de Langsaeter. La Figura 2 muestra la tendencia pronosticada para dos condiciones de sitio diferentes, manteniendo constante SNS ( $1/H = 2$ ). La misma tendencia se observa cuando el número de especies varía (Figura 3).

En este caso, la meseta de crecimiento en volumen constante incrementa conforme aumenta SNS, un comportamiento observado anteriormente en experimentos en el campo con dos y tres especies (Zeide, 2001; Pretzsch, 2003; Pretzsch, 2005). El límite inferior para el intervalo de crecimiento constante ( $V_0$  en Figura 1) no está totalmente definido por la intersección de los primeros dos segmentos, sino por el segmento donde se alcanza el pico del crecimiento en volumen (Figura 2). Por lo tanto,  $V_0$  está ubicado generalmente dentro del segundo o tercer segmento y siguiendo el modelo está definido por  $\left(\frac{r_i}{2b_i}\right)$ , donde el subíndice *i*-ésimo representa la sección donde se alcanza el máximo crecimiento poblacional. Su ubicación en el segundo o tercer segmento depende de SNS (Figura 3). Las simulaciones del modelo muestran que las poblaciones con menos de 3 especies sitúan este

words, volume growth rate is decreasing as site index increases at very high densities. This result was also observed in populations with one (Assmann, 1970; Zeide, 2001) or several species (Kelty, 1992; Pretzsch, 2003). Assmann (1970) attributes this behavior to the unfavorable relationship between assimilation of carbon and respiration of trees subject to competition, which occurs more suddenly in populations growing at higher site quality.

Carrying capacity ( $K$ ) is affected by site quality only in the second segment of the volume growth–density relationship. The positive value for  $\theta_2$  suggests that the higher the site index the smaller the  $K$  estimated for this second segment, which means a shorter constant growth plateau as site index increases (Figure 2), as reported by Oliver and Larson (1996), Pretzsch (2003) and Pretzsch *et al.* (2010).

### Population growth parameters and species mixture

The effect of species mixture on the population parameters  $r$  and  $K$  suggested by the model is revealing. Such an effect confirms the hypothesis of an inverse U shape Langsaeter's curve for mixed multiaged stands. For the intrinsic rate of population growth  $r$ , no relationship with species mixture along the first and second segments were found. However, the third segment showed that the interaction site–species composition has a positive effect on  $r$ . This result suggests that stands with high density and many species can tolerate a higher density stress, which contributes to reduce the growth losses as they approach to maximum density (Figure 3), a behavior reported by Garber and Maguire (2004), Pretzsch (2005) and Jacob *et al.* (2010). Numerically, the model reflects that the lower the value for  $r_3$  at the third segment, the smoother the growth decline at this stage. Such a decreasing rate on  $r_3$  is not expected to continue as species composition increases, however, more information at higher densities is necessary to test such a hypothesis. Pretzsch (2005) explains this behavior by the complementary responses patterns of the different species to density (improved use of the physical space) and site conditions (improved use of nutrients).

All segments of the volume growth–density curve showed a relationship between the parameter  $K$  and species mixture. Along the first segment the model

intervalo en el tercer segmento, mientras que las poblaciones con más de cuatro especies lo colocan en el segundo segmento.

### Parámetros de crecimiento poblacional y calidad del sitio

La calidad del sitio, medida a través del índice de sitio para la mayoría de las especies comerciales, mostró la tendencia esperada en términos de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional en dos de los tres segmentos. Los ajustes para los modelos 3.1 y 3.3 ilustran que en los primeros dos segmentos (densidades baja a media), la tasa intrínseca de crecimiento poblacional aumenta (con resultados marginales decrecientes) así como lo hace el índice del sitio ( $S$ ). Los ajustes muestran los signos esperados, así como altos niveles de significancia para predecir  $r_1$  y  $r_2$ . Tal comportamiento es consistente con la hipótesis general de que las tasas de crecimiento en volumen aumentan conforme la calidad del sitio incrementa, sin importar la composición (Leary, 1997; Garber y Maguire, 2004; Pretzsch *et al.*, 2005).

La misma tendencia se esperaba para el tercer segmento, aunque el índice del sitio no fue significativo por sí solo para predecir  $r_3$ . En este segmento final,  $r_3$  se hace dependiente de la interacción tanto de  $S$  como  $SNS$ . Este resultado sugiere que cuando  $SNS$  se mantiene constante,  $r_3$  disminuye conforme el índice del sitio aumenta ( $\delta_1 < 0$ ); en otras palabras, la tasa de crecimiento en volumen disminuye conforme el índice de sitio aumenta a densidades muy altas. Este resultado también se ha observado en poblaciones con una (Assmann, 1970; Zeide, 2001) o varias (Kelty, 1992; Pretzsch, 2003) especies. Assmann (1970) atribuye este comportamiento a la relación desfavorable entre la asimilación del carbono y la respiración de los árboles sujetos a competencia, lo cual ocurre de manera más súbita en poblaciones que crecen en sitios de mejor calidad.

La capacidad de carga ( $K$ ) es afectada por la calidad del sitio sólo en el segundo segmento de la relación crecimiento en volumen–densidad. El valor positivo para  $\theta_2$  sugiere que entre mayor sea el índice de sitio, menor será la  $K$  estimada para este segundo segmento, lo cual significa una meseta de crecimiento constante más corta conforme aumenta el índice del

shows that as the number of species increases,  $b_1$  does it; resulting in a faster culmination of the first stage as  $K_1$  decreases. This increase in  $b_1$  is marginally decreasing, which shows that the effect of species mixture is also decreasing.

Along the second segment, the greater the *SNS* the smaller the value for  $b_2$  until 3 or 4 species are included (depending on site index); beyond this number of species  $b_2$  increases. This behavior confirms that mixed stands can yield growth gains at higher densities (Pretzsch, 2003; Pretzsch *et al.*, 2010). The model also shows that such an increase in yield has a limit as the number of species reaches a threshold, beyond that value the population's growth rate declines. The functional form to predict  $K_2$  makes more likely to set the constant growth–density interval in the second phase as *SNS* increases, resulting in a wider constant growth plateau (Figure 3). Beyond the likely ecological basis supporting the increase of  $b_2$  with more than 3–4 species, the captured behavior could be due to the poor representation of sites as just 11 % of them showed large values for *SNS*.

Finally, model shows that as species mixture increases  $b_3$  shows an U-shape relationship as well. This trend yields a larger carrying capacity for the third segment ( $K_3$ ) as the number of species increases, reaching almost the same value for 3–4 species. According to the model, for more than four species the carrying capacity decreases ( $b_3$  increases) resulting in a lower yield per unit of density along the third segment. Such a trend might suggest that large values for *SNS* characterize sites not offering optimal conditions for many of the species, where some common limiting resources might exhaust sooner with such a composition than with a uni-specific one. Pretzsch *et al.* (2010) called this effect induced facilitation of poor sites in mixed stands, whereas Debell *et al.* (1989) referred to this effect as stockability, meaning the tolerance of a forest system to the presence of or competition, or both, from increasing numbers of trees. Sterba (1987) states that such a tolerance varies with environment and, in that regard, might be considered an aspect of site quality independent of that reflected in site index or potential height growth.

Beyond the model fit advantages, parsimony, and flexibility to incorporate a wide variety of observed behaviors in mixed multiaged stands, its rather simple structure allows the forester to derive

sitio (Figura 2), como lo reportaron Oliver y Larson (1996), Pretzsch (2003) y Pretzsch *et al.* (2010).

### Parámetros de crecimiento poblacional y mezcla de especies

El efecto de la mezcla de especies en los parámetros poblacionales  $r$  y  $K$  sugerido por el modelo es revelador. Tal efecto confirma la hipótesis de una forma de U invertida en la curva de Langsaeter para rodales mixtos e incoetáneos. Para la tasa intrínseca de crecimiento poblacional  $r$ , no se encontró una relación con la mezcla de especies a lo largo de los segmentos primero y segundo. Sin embargo, el tercer segmento mostró que la interacción sitio–composición de especies tiene un efecto positivo en  $r$ . Este resultado sugiere que los rodales con alta densidad y muchas especies pueden tolerar un mayor estrés de densidad, lo cual contribuye a reducir las pérdidas en crecimiento conforme se acercan a la densidad máxima (Figura 3); este comportamiento fue reportado por Garber y Maguire (2004), Pretzsch (2005) y Jacob *et al.* (2010). Numéricamente, el modelo refleja que entre menor sea el valor de  $r_3$  en el tercer segmento, será más suave el declive en crecimiento durante esta etapa. No se esperaba que una tasa de disminución como esa en  $r_3$  continúe conforme la composición de especie aumenta, aunque para tener más información a mayores densidades sería necesario poner a prueba esta hipótesis. Pretzsch (2005) explica este comportamiento a través de los patrones de respuesta complementarios entre las distintas especies tanto a la densidad (mejor uso del espacio físico) como a las condiciones del sitio (mejor uso de nutrientes).

Todos los segmentos de la curva de crecimiento en volumen–densidad mostraron una relación entre el parámetro  $K$  y la mezcla de especies. A lo largo del primer segmento, el modelo muestra que conforme el número de especies aumenta, también lo hace  $b_1$ , dando por resultado una culminación más rápida de la primera etapa a medida que  $K_1$  disminuye. Este incremento en  $b_1$  disminuye marginalmente, lo cual muestra que el efecto de la mezcla de especies también disminuye.

A lo largo del segundo segmento, entre mayor sea *SNS* menor será el valor para  $b_2$  hasta incluir 3 o 4 especies (dependiendo del índice de sitio); más allá de este número de especies,  $b_2$  aumenta. Este comportamiento confirma que los rodales mixtos pueden tener

recommendations on appropriate densities and species mixtures without the need for sophisticated growth models or optimization routines, for a wide variety of sites and species mixtures. A simple recommendation for the residual stocking after thinning for a stand with a given composition and site condition can be obtained by calculating the density where the constant growth plateau begins. This density ensures maximum volume growth, and presumably with the highest value. Evidently, to make this tool full operational a set of guidelines to optimize residual structures might be needed to match harvest volume estimates provided by the model with the structure and composition of harvested trees within a stand.

### CONCLUSIONS

This study shows that the volume growth–density relationship fit can be improved by using volume growth elasticity as response surface rather than volume growth. In addition, the use of a nested segmented model based on the logistic curve allows a closer representation of the growth process as affected by several stand state variables. The resulting model yields intuitive responses according to observed and expected behaviors for the volume growth–density relationship in mixed multiaged stands.

The application of the model to mixed multiaged forest stands reveals that Langsaeter's growth–density curve represents a potential management tool for this kind of stands as forest managers are able to define not only practical thinning rules, but also appropriate species mixtures for a given site condition. This last feature becomes important not only when optimizing growing space but also to evaluate adaptation efforts as provides information on the effect of silvicultural practices for reducing risk and making stands more resilient in the face of natural losses or calamities.

### LITERATURE CITED

- Assmann, E. 1970. Principles of Forest Yield Study. Pergamon Press, New York, 506 p.
- Burkhart, H. E., and M. Tomé. 2012. Growth and yield models for uneven-aged stands. *In: Modeling Forest Trees and Stands*. Springer, New York, pp: 339-361.
- Curtis, R. O., D. D. Marshall, and J. F. Bell. 1997. LOGS: A pioneering example of silvicultural research in coast Douglas-fir. *J. For.* 95: 19-25.

un aumento en el crecimiento a mayores densidades (Pretzsch, 2003; Pretzsch *et al.*, 2010). El modelo también muestra que un aumento en rendimiento promovido por un aumento en densidad tiene un límite conforme el número de especies alcanza un umbral, y más allá de ese valor la tasa de crecimiento de la población disminuye. La forma funcional para predecir  $K_2$  hace que sea más probable establecer el intervalo de crecimiento constante–densidad en la segunda fase conforme *SNS* aumenta, resultando en una meseta de crecimiento constante más amplia (Figura 3). Más allá de la base ecológica probable que apoya el aumento de  $b_2$  con más de 3-4 especies, el comportamiento capturado podría deberse a la mala representación de sitios ya que sólo 11 % de ellos mostraron valores altos para *SNS*.

Finalmente, el modelo muestra que conforme la mezcla de especies aumenta,  $b_3$  muestra una relación en forma de U también. Esta tendencia resulta en una capacidad de carga mayor para el tercer segmento ( $K_3$ ) conforme el número de especies aumenta, alcanzando casi el mismo valor para 3-4 especies. De acuerdo con el modelo, para más de cuatro especies la capacidad de carga disminuye ( $b_3$  aumenta), resultando en un menor rendimiento por unidad de densidad a lo largo del tercer segmento. Tal tendencia podría sugerir que los valores altos de *SNS* caracterizan a los sitios que no ofrecen condiciones óptimas para muchas de las especies, donde algunos recursos comunes limitantes pueden agotarse más pronto con una composición como esa que con una de especie única. Pretzsch *et al.* (2010) llamó a este efecto facilitación inducida de sitios pobres en rodales mixtos, mientras que Debell *et al.* (1989) se refirió a este efecto como stockability, refiriéndose a la tolerancia de un sistema forestal a la presencia o competencia, o ambos, de mayor número de árboles. Sterba (1987) afirma que este tipo de tolerancia varía con el ambiente y, en ese sentido, puede ser considerada un aspecto de la calidad del sitio independiente del reflejado en el índice de sitio o crecimiento en altura potencial.

Más allá de las ventajas del ajuste del modelo, la parsimonia y la flexibilidad para incorporar una variedad amplia de comportamientos en rodales mixtos e incoetáneos, su estructura relativamente simple permite al silvicultor derivar recomendaciones sobre las densidades y mezclas de especies apropiadas, sin necesidad de modelos de crecimiento sofisticados o rutinas de optimización, para una



- Curtis, R. O., and D. D. Marshall. 1986. Levels-of-growing stock cooperative study in Douglas fir: Report 8-The LOGS study: twenty years results. USDA For. Serv. Res. Pap. PNW-RP-356. 28 p.
- Day, K. 1998. Stocking standards for uneven aged interior Douglas-fir stands. *In*: Vyse, A., C. Hollstedt, and D. Huggardz (eds). Managing the Dry Douglas-Fir forests of the Southern Interior. Res. B.C. mim. For., Victoria B.C. Working Paper 34. pp: 37-52.
- Debell, D. S., W. R. Harms, and C. D. Whitesell. 1989. Stockability: A major factor in productivity differences between *Pinus taeda* plantations in Hawaii and the Southeastern United States. *For. Sci.* 35: 708-719.
- Garber, S. M., and D. A. Maguire. 2004. Stand productivity and development in two mixed-species spacing trials in the central Oregon cascades. *For. Sci.* 50: 92-105.
- Jacob, M., C. Leuschner, and F. M. Thomas. 2010. Productivity of temperate broad-leaved forests stands differing in tree species diversity. *Ann. For. Sci.* 67(5): 503 p.
- Kelty, M. J. 1992. Productivity of mixed species stands. *In*: Kelty, M., B. Larson, and C. Oliver, (eds). The Ecology and Silviculture of Mixed Species Forests. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands. pp: 124-142.
- Koenker, R. 1981. A note on studentizing a test for heteroskedasticity. *J. Econometrics* 17: 107-112.
- Langsaeter, A. 1941. Omtyning I enaldret gran-og furuskog Meddelelser. Fra Det norske Skogforsøksvesen 8: 131-216.
- Leary, R. A. 1997. Testing models of unthinned red pine plantation dynamics using a modified Bakuzis matrix of stand properties. *Ecol. Modelling* 98: 35-46.
- Lotan, J. E., C. E. Carlson, and J. D. Chew. 1988. Stand density and growth of interior Douglas-fir. *In*: Schmidt, W. (ed). Future Forests of the Mountain West: A Stand Culture Symposium. USDA For. Serv. Ogden, Utah, Gen. Tech. Rep. INT-243. pp: 185-191.
- Martin, S. 1996. Advanced Industrial Economics. Blackwell, Oxford. 660 p.
- Oliver, C. D., and B. C. Larson. 1996. Forest Stand Dynamics. Mc Graw Hill, New York. 467 p.
- Oliver, C. D., and M. D. Murray. 1983. Stand structure, thinning prescriptions, and density indexes in a Douglas fir thinning study in Western Washington, USA. *Can. J. For. Res.* 13: 126-136.
- Pearl, R., and L. J. Reed. 1920. On the rate of growth of the population of United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci. of the United States of America.* 66(6): 275 p.
- Pielou, E. C. 1975. Ecological Diversity. Wiley, New York. 241 p.
- Pretzsch, H. 2003. The elasticity of growth in pure and mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.]Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. For. Sci.* 49: 491-501.
- Pretzsch, H. 2005. Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. *In*: Scherer-Lorenzen, M., Ch. Körner, and E. D. Schulze (eds). Forest Diversity and Functions: Temperate and Boreal Systems. Springer-Verlag, Berlin. pp: 41-63.
- Pretzsch, H., J. Block, J. Dieler, P.H. Dong, U. Kohnle, J. Nagel, H. Spellmann, and A. Zingg. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of

amplia variedad de sitios y mezclas de especies. Una simple recomendación de residual después del aclareo para un rodal con una composición y condición de sitio específica se puede obtener estimando la densidad en la que comienza la meseta de crecimiento constante. Esta densidad garantiza el máximo crecimiento en volumen y, presuntamente, con el mayor valor. Evidentemente, para hacer esta herramienta completamente operativa, puede ser necesario un conjunto completo de guías y procedimientos para optimizar las estructuras residuales, de forma tal que se empaten las estimaciones de volumen de cosecha proporcionadas por el modelo con la estructura y la composición de árboles cosechados en un rodal.

## CONCLUSIONES

Este estudio muestra que el ajuste de la relación crecimiento volumen–densidad puede mejorarse al usar la elasticidad del crecimiento en volumen como superficie de respuesta en lugar del crecimiento en volumen. Además, el uso de un modelo segmentado basado en la curva logística permite una representación más cercana del proceso de crecimiento según es afectado por varias variables de estado del rodal. El modelo resultante proporciona respuestas intuitivas con base en los comportamientos observados y esperados para la relación de crecimiento volumen–densidad en rodales mixtos e incoetáneos.

La aplicación del modelo a rodales mixtos e incoetáneos revela que la curva de crecimiento–densidad de Langsaeter representa una herramienta de manejo potencial para este tipo de rodales, ya que los silvicultores pueden definir no sólo las reglas prácticas de aclareo, sino también la mezcla de especies apropiada para una condición de sitio dada. Esta última característica cobra importancia no sólo al optimizar el espacio de crecimiento, sino también para evaluar los esfuerzos de adaptación ya que proporciona información sobre el efecto de las prácticas forestales para reducir el riesgo y hacer que los rodales sean más resilientes para afrontar pérdidas naturales o calamidades.

—Fin de la versión en Español—





- Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Ann. For. Sci.* 67: 712 p.
- Río del, M., and H. Sterba. 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pirenaica*. *Ann. For. Sci.* 66(5): 502 p.
- Seymour, R. S., and L. S. Kenefic. 2002. Influence of age on growth efficiency of *Tsuga canadensis* and *Picea rubens* trees in mixed-species, multiaged northern conifer stands. *Can. J. For. Res.* 32: 2032-2042.
- Sterba, H. 1987. Estimating potential density from thinning experiments and inventory data. *For. Sci.* 33: 1022-1034.
- Valles G., A. G., J. M. Torres R., A. Velázquez M., y C. Rodríguez F. 1998. Relación de nueve índices de competencia con el crecimiento en diámetro de *Pinus cooperi* Blanco. *Agrociencia* 32: 255-260.
- Zedaker, S. M., H. E. Burkhart, and A. R. Stage. 1987. General principles and patterns of conifer growth and yield. *In*: Walstad, J. D., and P. J. Kuch (eds). *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley, New York. pp: 203-241.
- Zeide, B. 2001. Thinning and growth: A full turnaround. *J. For.* 99: 20-25.
- Zeide, B. 2004. Optimal stand density: a solution. *Can. J. For. Res.* 34: 846-854.