

NÚMERO 284

JUAN M. TORRES ROJO

ARTURO G. VALLES GÁNDARA

**Crecimiento poblacional de rodales puros y
mezclados de coníferas y latifólicas**

NOVIEMBRE 2003



CIDE

www.cide.edu

Resumen

El estudio consistió en analizar el efecto combinado de las variables de estado densidad, calidad de sitio y mezcla de especies, en el crecimiento poblacional en volumen de rodales naturales irregulares, puros o mezclados de coníferas y latifoliadas. La prueba estadística de estos efectos se realizó a través de un modelo logístico segmentado en el que se prueban las tendencias de los parámetros poblacionales, tasa intrínseca de crecimiento y capacidad de carga, en función de las variables de estado. Los resultados muestran que el crecimiento poblacional descrito con base en el tamaño de la población sigue un patrón similar al definido por la relación de Langsaeter, mostrando una curva con tres segmentos, uno de crecimiento, un segmento de estabilidad y otro de decrecimiento. Adicionalmente muestra que la altura de la curva, su forma y los límites de crecimiento que están definidos por los parámetros poblacionales presentan una estrecha relación con las variables de estado. Para finalizar se presentan algunas recomendaciones sobre la aplicación de estos resultados al manejo de rodales naturales irregulares en San Dimas, Durango.

PALABRAS CLAVE: Predicción de crecimiento, relación de Langsaeter, especies mezcladas, función logística.

Abstract

This paper analyzes the combined effect of different state variables such as density, site quality and species mixture over the population's volume growth in pure and mixed hardwood and softwood uneven-aged stands. The test of these effects was made by using a segmented logistic model where the trends of population parameters such as intrinsic rate of growth and carrying capacity are described as a function of state variables. Results show that population growth described as a function of population size follows a trend similar to the one described by Langsaeter with three segments, one showing growth, another one showing stability and a third one showing decreasing growth. In addition, they show that the form and scale of the trend keep a close relationship with the state variables. Finally, some recommendations are presented about the application of the result on the management of uneven-aged stands growing in San Dimas, Durango.

KEY WORDS: Growth prediction, Langsaeter curve, species mixture, logistic function.

Introducción

La dinámica de un bosque se puede analizar desde varios niveles, siendo el nivel poblacional el más común. La mayoría de los estudios sobre la dinámica de crecimiento se han enfocado a identificar el efecto de las variables que definen la población en forma única sobre el crecimiento. A estas variables se les da el nombre de variables de estado, dentro de las cuales se encuentran la densidad, edad, calidad del sitio, estructura y mezcla de especies.

El efecto de las variables de estado sobre el crecimiento de una población ha sido ampliamente documentado en textos clásicos (Smith, 1962; Assmann, 1970; Oliver y Larson, 1990) ya sea en rodales con una o varias edades, de una o más especies o con y sin manejo. Sin embargo son pocos los trabajos que muestran el efecto de un mayor número de variables de estado dentro de un modelo que integre el efecto simultáneo de estas variables y que además brinde información para el manejo de bosques. La mayor parte de los trabajos a la fecha desarrollados, son modelos de carácter predictivo en donde se aprovecha el principio teórico del efecto esperado de la variable de estado. Sin embargo la mayoría de ellos definen la relación entre el crecimiento y estas variables a través de modelos lineales (MacKinney y Chaiken, 1939; Schumacher, 1939), lo que da por resultado que no se puedan derivar políticas de manejo directamente de estos modelos.

Tradicionalmente se sabe que el rendimiento futuro de un rodal está estrechamente relacionado con el volumen actual, debido fundamentalmente a que los cambios estructurales ocurren de manera lenta. Este principio fue utilizado por Clutter (1963) y posteriormente extendido por Sullivan y Clutter (1972) para estimar el crecimiento acumulado en función de las variables iniciales (edad, densidad y sitio) y la edad futura o edad de proyección. Sin embargo, la relación entre el crecimiento de un rodal (el cambio en el rendimiento) y su volumen actual es una relación más complicada, ya que implica una no linealidad en varias dimensiones (Oliver y Larson, 1990). A pesar de ello ofrece una mayor cantidad de elementos no solo para explicar el efecto real de las variables de estado, sino para definir criterios de manejo de una población en forma inmediata. Esta relación es frecuentemente referida como "*Relación de Lagsaeter*" (Langsaeter, 1941; Smith, 1962) y a pesar de que tal relación ha sido estudiada por varios autores los análisis usualmente solo involucran una o máximo dos variables de estado. De estos estudios destaca el resultado de que el crecimiento de un rodal no está estrechamente ligado al volumen actual (Pienaar y Turnbull, 1973), consecuentemente la densidad no define una sola condición de crecimiento y hace que la relación de Langsaeter definida únicamente en términos de densidad (volumen actual)

conduzca a conclusiones erróneas acerca de la dinámica de crecimiento (Assmann, 1970; Oliver y Murray, 1983). Es por ello que algunos autores vinculan la existencia de dicha relación con las condiciones de sitio y la mezcla de especies en casos muy particulares (Oliver y Larson, 1990).

Este tipo de relaciones entre el crecimiento y algunas variables de estado son muy populares en la literatura, ignorando que existen condiciones de estructura, de mezcla de especies y de sitio que determinan el máximo crecimiento. De aquí que el análisis de la dinámica de crecimiento en tales modelos resulta inexacto sobre todo cuando han sido ignoradas las variables de estado que tienen un efecto significativo en el crecimiento, lo cual da por resultado que las recomendaciones de manejo que se derivan de esta relación presenten deficiencias.

El presente artículo tiene por objetivo analizar el efecto de un mayor número de variables de estado en el crecimiento poblacional de coníferas y latifoliadas, puras y mezcladas bajo el enfoque de un modelo clásico del comportamiento esperado del crecimiento (modelo logístico). El análisis involucra el efecto de variables de estado sobre parámetros poblacionales como la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) y la capacidad de carga (K). Tal análisis resulta relevante ya que bajo este contexto es posible derivar directamente del modelo algunas recomendaciones sobre el manejo de la población con objeto de optimizar espacio de crecimiento, reducir mortalidad inminente o bien identificar niveles máximos de cosecha teniendo como base la densidad residual.

El trabajo se dividió de la siguiente manera. La sección dos muestra el desarrollo metodológico, en donde se describen las hipótesis de trabajo y el modelo de análisis para continuar al final de la sección con la descripción de la base de datos y los métodos estadísticos usados. La tercera sección muestra los resultados y discusión, mientras que el último apartado presenta las conclusiones más sobresalientes del trabajo de investigación.

2. Metodología

2.1 Hipótesis

El efecto de las variables de estado en el crecimiento de la población de bosques ha sido ampliamente documentado. A continuación se hace una reseña de los patrones de respuesta esperados en el crecimiento con respecto a las variables de estado analizadas.

Índice de Sitio: Es una variable que tiene un efecto directo sobre el crecimiento poblacional, ya que reduce las restricciones para que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) se manifieste plenamente de acuerdo al potencial genético de la especie. Se espera que la relación entre r y calidad de sitio sea creciente con rendimientos marginales decrecientes (Figura 1a). En una población mezclada, el efecto del sitio depende de la variable con la cual se haya estimado el índice de sitio; si es el caso de que la especie de referencia tiene malas condiciones de crecimiento, esto no quiere decir que el sitio sea malo para toda la población, ya que quizás tales condiciones de sitio puedan ser las ideales para otras especies. Sin embargo, este efecto es debido a la forma de evaluar el índice del sitio pero ello no necesariamente implica diferencias de productividad a nivel poblacional.

Otro efecto del índice de sitio sobre el crecimiento poblacional es al determinar la capacidad de carga (K). Se espera que a mejor calidad de sitio se tenga mayor ocupación del área hasta que los limitantes físicos lo permitan (Fig. 1a). Algo importante de señalar es que la máxima densidad alcanzada bajo condiciones de plena ocupación del sitio es propia de cada especie (o combinación de ellas) y la calidad de sitio no tiene efecto sobre este valor dado que es una relación física ampliamente documentada (Yoda *et al.*, 1961). Sin embargo, la calidad de sitio si determina la máxima densidad alcanzable cuando no hay plena ocupación de la estación de crecimiento debido a limitantes del medio. Los comportamientos antes descritos de las variables r y K con respecto a la calidad de sitio serán hipótesis a probar con base en el modelo de crecimiento desarrollado.

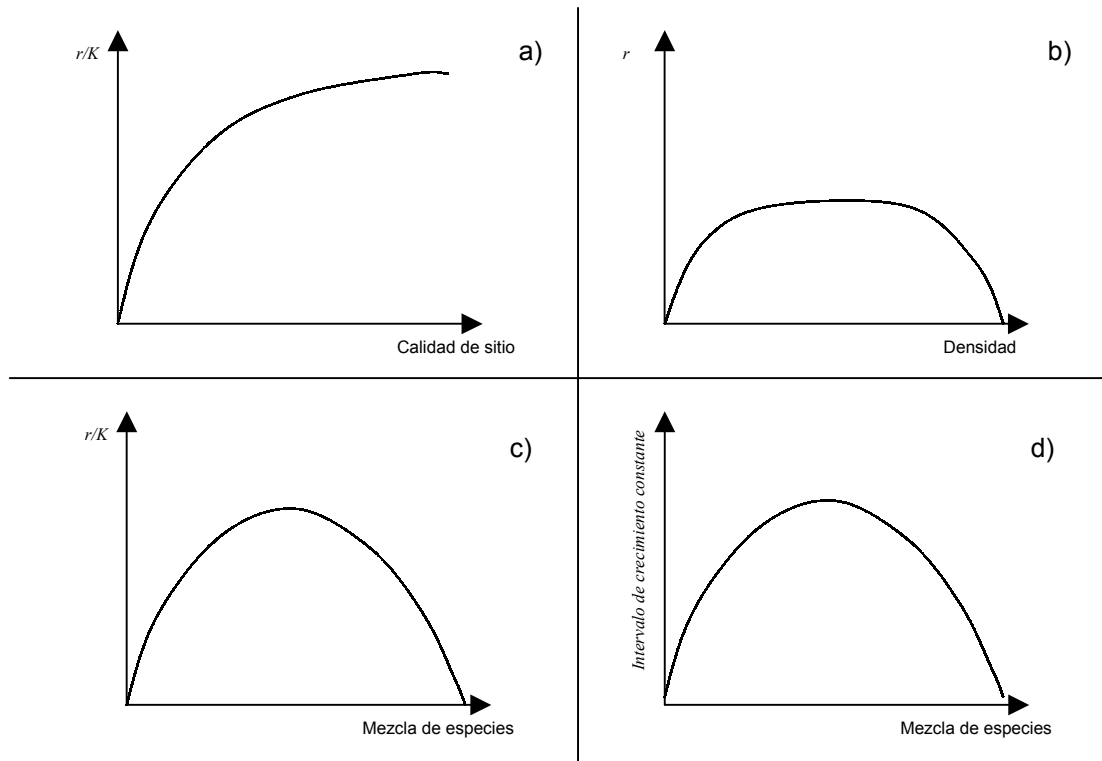
Densidad: La curva de crecimiento descrita por la *Relación de Lagsaeter* muestra la forma en que el crecimiento poblacional es creciente a bajas densidades, tiene una fase de crecimiento constante a densidades intermedias y finalmente es decreciente a altas densidades hasta que se alcanza un crecimiento neto nulo debido a una saturación del sitio (Fig 1b). En poblaciones uni-específicas el intervalo de crecimiento constante es dependiente tanto de la densidad inicial de desarrollo como de la calidad de sitio (Oliver y Larson, 1990). En poblaciones de varias especies este intervalo también depende de la calidad del sitio y la densidad inicial, sin embargo, varios autores (Assmann, 1970; Kramer y Kozlowsky, 1979; Kelty, 1989) han señalado que en algunas condiciones de mezcla de especies el crecimiento es casi constante o incluso creciente sobre un rango de densidades muy amplio, debido fundamentalmente a los diferentes arreglos en estructura y a las combinaciones de nutrientes fijados y utilizados.

Varios de estos comportamientos esperados no han sido probados, de aquí que este comportamiento curvilíneo del crecimiento poblacional con respecto

a la densidad (Relación de Langsaeter) así como las interacciones del sitio y la mezcla de especies sobre esta variable forman parte del conjunto de hipótesis a evaluar.

Mezcla de especies: La mezcla de especies es a la fecha, la variable de estado menos estudiada, principalmente por la interacción con las otras variables así como por la escasez de bases de datos que permitan investigar su dinámica (Larson, 1982). Se ha señalado por varios autores que es de esperarse un efecto de esta variable en la determinación de la r y K . En este trabajo se probará la hipótesis de que estas dos variables tienen un rendimiento marginal decreciente con relación a la mezcla de especies (Fig. 1c). La base de esta hipótesis es que una mayor cantidad de especies podría reflejar una condición de sitio muy buena elevando la r hasta un cierto nivel (Tarrant y Trape, 1971; Harrington y Deal, 1982; Binkley *et al.*, 1984). No obstante, en regiones templadas la presencia de muchas especies puede ser una consecuencia de un disturbio o bien limitantes físicas del sitio, situación que se manifiesta en que la mayoría de las especies, hacen el intento por establecerse sin lograrlo plenamente (Oliver y Larson, 1990). Es por ello que se espera una reducción del crecimiento poblacional con una muy elevada mezcla de especies. Tal comportamiento también podría esperarse en la definición de la capacidad de carga (Fig. 1c), ya que una mayor presencia de especies puede reflejar una mayor densidad total hasta un límite, en donde la amplia diversidad puede afectar y reducir el posible desarrollo de la población. Esta mezcla de comportamientos hace suponer otro efecto de la mezcla de especies sobre el intervalo de densidad donde el crecimiento es casi constante. La hipótesis en este sentido es que a menor cantidad de especies este intervalo es casi nulo y se vuelve más amplio bajo la presencia de una mayor cantidad de especies hasta un límite en el que se reduce por la excesiva diversidad (Fig. 1d).

Figura 1. Comportamiento esperado de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) y la capacidad de carga (K) respecto a las variables de estado.



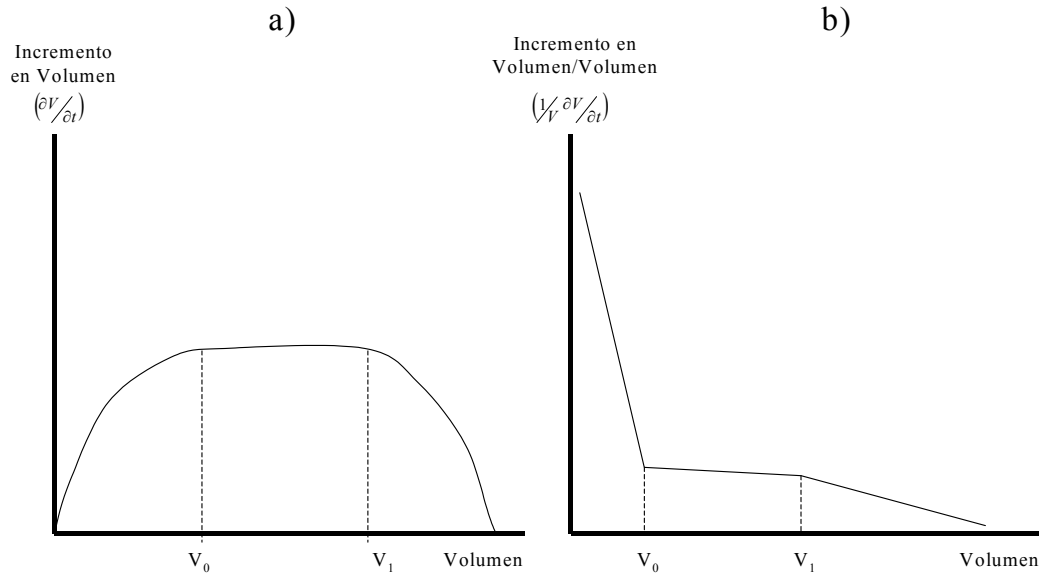
2.2. Descripción del modelo

El modelo seleccionado para probar las hipótesis fue el modelo segmentado con las características semejantes a la *Relación de Lagsaeter* en el cual hay una fase de crecimiento poblacional creciente pero con rendimientos marginales decrecientes, posteriormente se estabiliza el crecimiento y finalmente una fase de crecimiento poblacional con rendimientos decrecientes (Figura 2a). El crecimiento poblacional en cada segmento se modela en forma genérica a partir de la ecuación logística (Lotka, 1925):

$$\frac{dV}{dt} = V[r - bV] \quad (1)$$

Donde el cambio en volumen por unidad de tiempo (crecimiento) depende de la densidad (medida en términos del volumen - V -), una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)

Figura 2. Modelo de crecimiento de Langsaeter y aproximación segmentada



y una tasa (b) definida como la razón (r/K) , donde K es la capacidad de carga de la población. Reacomodando (1) la relación puede expresarse como una línea recta de la forma: $\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r - bV$, donde el elemento de la izquierda

$\left(\frac{1}{V} \frac{dV}{dt}\right)$ se puede definir como una *elasticidad de crecimiento* (ϵ_G)¹. De esta manera, las fases de crecimiento definidas por la relación de Langsaeter se pueden modelar como segmentos de recta (Fig. 2b) donde la ecuación para el i -ésimo segmento esta definida por:

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

En este modelo segmentado los puntos de intersección de los segmentos (V_0 y V_1 en la Fig 2) se vuelven elementos de interés en el ajuste. El primer punto de intersección se localiza en el cruce de los dos primeros segmentos, y esta definido por:

$$V_0 = \frac{(r_2 - r_1)}{(b_2 - b_1)}$$

¹ La expresión $\left(\frac{1}{V} \frac{dV}{dt}\right)$ se puede definir para $t \neq 1$ como $\left(\frac{dV/V}{dt/t}\right)$. Esta expresión no tiene unidades y se

interpreta como la tasa entre un cambio proporcional en volumen por un cambio proporcional en el tiempo, lo cual no es otra cosa más que una elasticidad entre las variables volumen y tiempo.

Por su parte, la segunda intersección está definida por la unión del segundo y tercer segmentos, esto es, $V_1 = \frac{(r_3 - r_2)}{(b_3 - b_2)}$. Observe que esta expresión, al igual que la de V_0 sólo depende de los parámetros de cada segmento. De esta forma, el modelo de ajuste es:

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = \begin{cases} r_1 - b_1 V & \forall V < V_0 \\ r_2 - b_2 V & \forall V_0 \leq V \leq V_1 \\ r_3 - b_3 V & \forall V > V_1 \end{cases} + e \quad (2)$$

Hasta aquí el modelo solo muestra la tendencia de la Relación de Langsaeter pero se ignoran las variables de estado excepto la densidad (medida por el volumen V). Es por ello que cada uno de los parámetros se modela adicionalmente en función de las variables de estado y de acuerdo a las hipótesis a probar. Por ejemplo, una hipótesis a probar es que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) es dependiente de la calidad de sitio y la diversidad de especies. Para ello se probó la significancia de los estimadores de un modelo como el siguiente:

$$r_j = \beta_0 + \beta_1 g_S(S) + \beta_2 g_M(M) + \beta_3 SM$$

donde r_j corresponde a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional en el j -ésimo intervalo, β_i corresponde el i -ésimo parámetro del modelo, S y M son variables aproximadas de las variables de estado calidad de sitio y mezcla de especies, mientras que g_S y g_M son transformaciones de estas variables que permiten identificar la tendencia esperada (Fig. 1). De igual manera se modelaron todos los parámetros del modelo (2), de tal forma que todos ellos estuviesen definidos por las variables de estado.

2.3 Datos

La base de datos proviene de 36 parcelas permanentes con dos remediciones (1982 y 1986) del área experimental Cielito azul, ubicada en el municipio de San Dimas, estado de Durango ($24^\circ 22'$ y $24^\circ 23' N$ y $105^\circ 53'$ y $105^\circ 54' O$). La topografía del área es de ondulada a plana, con una pendiente promedio de 15% y una altitud media de 2,500 msnm. El sustrato se caracteriza por presentar una asociación de cambisol éutrico, predominando suelos limo-arcillosos y limo - arenosos con pH de 5.0 y con aproximadamente 5 cm de espesor de materia orgánica. El clima del área es templado semifrío subhúmedo, con lluvias en verano (800 mm en promedio) y algunas precipitaciones invernales (10.2 mm)

La vegetación arbórea está constituida por estratos con especies de los géneros *Pinus*² y *Quercus*, dominando sobre la mayoría de ellas *Pinus cooperi* Blanco y *Pinus durangensis* Mart., así como diversos géneros de vegetación arbustiva y herbácea. El bosque es de tipo incoetáneo con diámetros entre 5 y 80 cm y varias categorías sin frecuencias. El área basal promedio fluctúa entre 12 y 23 m² ha⁻¹.

El área comprende una superficie de 53 hectáreas. En ella se establecieron entre los años 1966 y 1968, 36 sitios permanentes de investigación silvícola (SPIS), mismos que están divididos en cuatro cuadrantes de 25 x 25 m. Dada la diferencia entre cuadrantes cada uno de ellos es considerado una parcela experimental en la que se lleva registro de ubicación de cada árbol, especie y tipo, así como registro continuo de variables como diámetro normal, diámetro del tocón, grosor de la corteza, condición de daño, altura total, altura del fuste limpio, clase o dominancia, piso, vitalidad, tendencia dinámica y proyección de copa.

Las variables evaluadas en forma directa que se utilizaron para este trabajo son volumen y número de individuos por especie. Se derivaron otras variables como "índice de sitio", evaluado a través de la relación descrita por Valles (1994) y un índice de mezcla de especies. Para este índice se probaron tanto el tradicional índice de Shannon (S) como el índice Herfindal³ (H) utilizado para describir la mezcla y estructura de mercados. A fin de obtener ajustes que minimizaran la desviación en las intersecciones se utilizó un sistema de ecuaciones simultáneas en el cual dos ecuaciones minimizan las desviaciones de las intersecciones de los segmentos y una más minimiza las desviaciones de la función de *elasticidad de crecimiento* $\left(\frac{1}{V} \frac{dV}{dt}\right)$. 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 un valor de uno si el volumen se encuentra en el *i-ésimo* intervalo y cero de otra

² Las especies presentes en toda el área experimental se clasificaron dentro de los siguientes grupos: *Pinus cooperi* Blanco, *P. durangensis* Mart, *P. hartwegii* Lindl, *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., *P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl., *P. teocote* Schltdl. et Cham, *Alnus*, *Arbutus*, *Abies* y *Quercus*.

³ El índice de Shannon (Shannon y Weaver. 1949) se define como $S = -\sum_{i=1}^n S_i \log(S_i)$, mientras que el índice Herfindal (Martin, 1996) se define como $H = \sum_{i=1}^n S_i^2$ donde S_i es la proporción de la *i-ésima* especie en la población.

forma. El sistema fue ajustado a través de un programa escrito bajo el procedimiento MODEL del sistema SAS®.

3. Resultados y discusión

La información de crecimiento del área experimental "Cielito Azul" mostró una tendencia muy similar a la esperada con el modelo segmentado. La variación a lo largo de la tendencia general es muy uniforme, lo que prueba lo adecuado del modelo.

Después de probar varias combinaciones lineales y no lineales de variables de estado, así como alternativas de evaluación de las mismas, el modelo de mejor ajuste fue el siguiente:

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = \left\{ \begin{array}{l} r_1 - b_1 V \\ r_2 - b_2 V \\ r_3 - b_3 V \end{array} \quad \left. \begin{array}{l} \forall V < V_0 \\ \forall V_0 \leq V \leq V_1 \\ \forall V > V_1 \end{array} \right\} + e$$

Donde los parámetros poblacionales (r_i y b_i) están definidos por las siguientes relaciones:

$$\begin{aligned} r_1 &= \alpha_0 + \frac{\alpha_1}{\ln(IS)} \\ r_2 &= \beta_0 + \frac{\beta_1}{\ln(IS)} \\ r_3 &= \delta_0 + \delta_1 \ln(IS) \ln(1/H) \\ b_1 &= \gamma_0 + \gamma_1 \ln(1/H) \ln(1/H) \\ b_2 &= \theta_1 \ln(1/H) + \theta_2 \ln(IS) \ln(1/H) \\ b_3 &= \lambda_0 + \lambda_1 \ln(1/H) + \lambda_2 \ln(1/H) \ln(1/H) \end{aligned}$$

En estos modelos, IS corresponde al índice de sitio y H indica el índice Herfindal, mientras que los demás elementos denotan parámetros del modelo cuyos estadísticos de bondad de ajuste se presentan en el Cuadro 1.

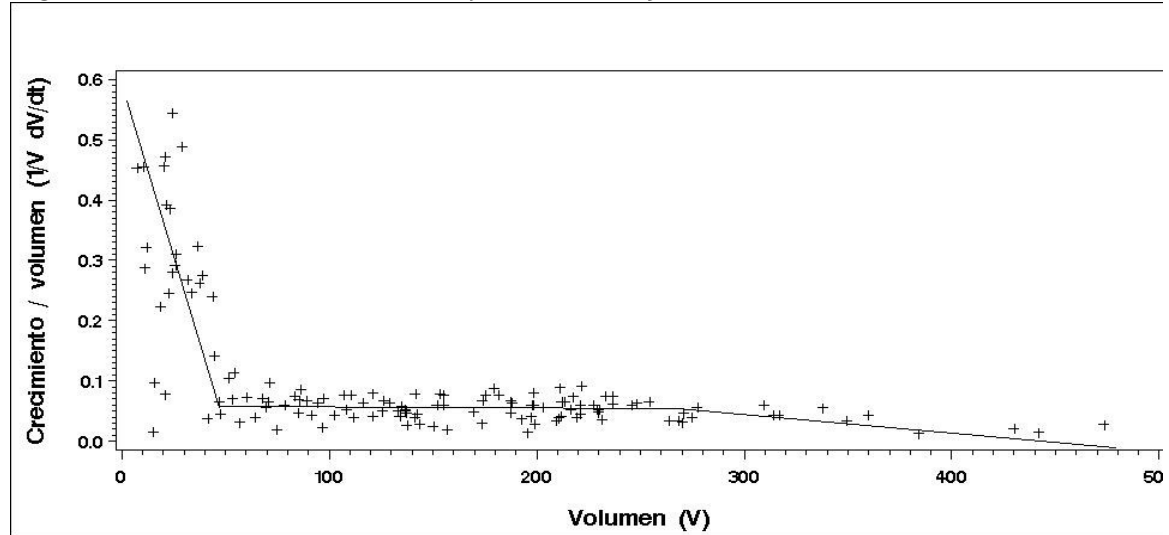
Cuadro 1. Estadísticos de bondad de ajuste del modelo ajustado.

Parámetro	Estimador	Error Estándar Aprox.	Valor de t	Pr > t	Signo esperado
α_0	0.790338	0.0458	17.27	<.0001	+
α_1	-0.2511	0.0273	-9.20	<.0001	-
β_0	0.149643	0.0105	14.27	<.0001	+
β_1	-0.24828	0.0257	-9.67	<.0001	-
δ_0	0.142282	0.0465	3.06	0.0028	+
δ_1	-0.01301	0.00522	-2.49	0.0142	-
γ_0	0.033409	0.00330	10.13	<.0001	+
γ_1	0.00011	0.000019	5.68	<.0001	+
θ_1	-0.00035	0.000072	-4.91	<.0001	-
θ_2	0.000047	9.172E-6	5.10	<.0001	+
λ_0	0.000432	0.000135	3.21	0.0018	+
λ_1	-0.00042	0.000096	-4.34	<.0001	-
λ_2	0.000155	0.000031	5.03	<.0001	+
R^2		0.7894			
Cuadrado Medio del Error		0.00340			
Convergencia		0.001			
Núm. de observaciones		134			

El modelo seleccionado presentó un buen ajuste a juzgar por el nivel de convergencia, el valor de R^2 ajustada (calculada para cada ecuación), la varianza del modelo y la tendencia normal de los errores⁴. Este ajuste es superior al obtenido en varios de los trabajos desarrollados para modelar el crecimiento en volumen (Oliver y Larson, 1990).

⁴ Dado que en estas estimaciones un problema fundamental es la presencia de varianzas no constantes en los errores, se realizó una prueba de Glesjer (Glesjer, 1969) para identificar heteroscedasticidad. En todos los casos (modelos con residuales a diferentes potencias) la prueba detectó varianza constante.

Figura 3. Distribución de datos y líneas de ajuste



Con respecto a la estructura del modelo cabe señalar lo siguiente:

i) La pendiente del segundo segmento del modelo (b_2) no fue significativa cuando se modeló como un sólo parámetro. Este resultado queda de manifiesto al observar la Figura 3, donde es evidente la baja relación entre densidad y crecimiento poblacional en el segundo segmento de la curva. Sin embargo, cuando (b_2) se hizo variar con respecto a las variables de estado (sitio y mezcla), el ajuste del modelo aumentó y los parámetros asociados al modelo predictivo (b_2) se hicieron significativos.

ii) En todos los casos el desempeño del índice Herfindal fue superior al índice de Shannon. Esto puede ser debido a que el primero tiene dos propiedades importantes. Por principio, su valor fluctúa entre cero (número infinito de especies) y uno (una sola especie) y aumenta en la medida en que aumenta la varianza de proporciones en la población ya que $H = n\sigma^2 + \frac{1}{n}$ donde σ^2 es la varianza de las proporciones de especies (S_i). En contraste, el índice de Shannon tiene un límite inferior para una especie (valor de cero) pero no tiene un límite superior, además de que su relación con la varianza de las proporciones de las especies no es muy directa. Adicionalmente, el inverso de H (transformación usada en los ajustes) representa el número de especies que tendría la población si éstas tuvieran la misma representación en la población, por lo que claramente refleja con mayor aproximación un número estándar de especies.

iii) Las intersecciones de cada segmento rindieron valores muy cercanos a los esperados en la inspección gráfica. Adicionalmente, son valores dependientes de la magnitud de las variables de estado, por lo que es posible analizar el efecto de estas variables en la elasticidad de crecimiento.

4. Efecto de las variables de estado

4.1 Densidad

La densidad, representada en términos del volumen poblacional muestra un efecto similar al de la Relación de Langsaeter tal y como se muestra en la figura 4. Se observa que el intervalo de densidad con crecimiento constante aumenta conforme existen más especies y es consistente con lo indicado por Oliver y Larson (1990). El límite inferior de este intervalo (V_0) no está definido por la intersección de los primeros dos segmentos, sino por un valor ligeramente menor a aquel que define el máximo crecimiento para la i -ésima sección donde se verifica el máximo crecimiento. Usualmente, este valor se localiza entre el segundo y tercer segmento y esta definido por $\left(\frac{r_i}{2b_i}\right)$ donde el i -ésimo subíndice muestra la sección donde se verifica el máximo crecimiento. Su ubicación en el segundo o tercer segmento depende del número de especies. Para poblaciones con menos de tres especies este intervalo se ubica en el último segmento, mientras que a partir de cuatro especies, éste se presenta en el segundo segmento.

4.2 Calidad de Sitio

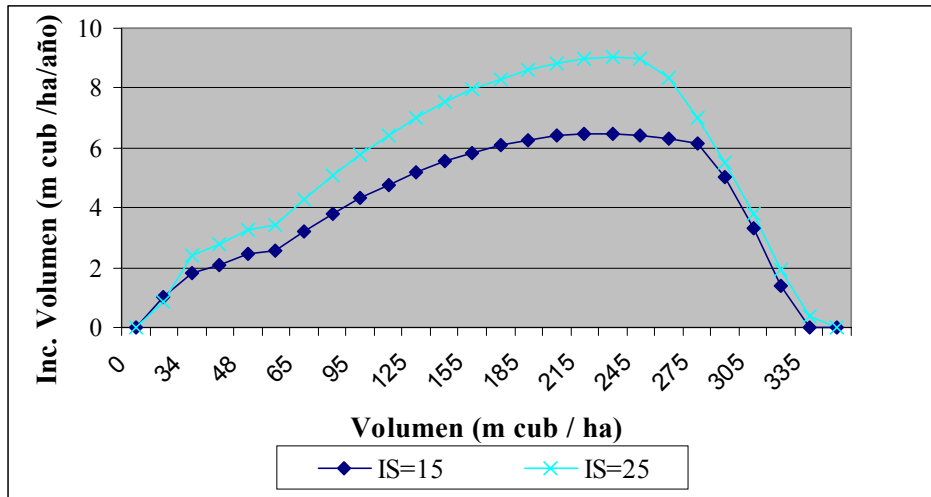
La calidad de sitio presentó el efecto esperado sobre la tasa intrínseca de crecimiento poblacional en dos de los tres segmentos de densidad. Los ajustes muestran que durante los dos primeros segmentos esta tasa crece (con rendimientos marginales decrecientes) conforme aumenta el *índice de sitio* (IS) hasta lograr un máximo definido por las características de la población, lo cual comprueba la hipótesis planteada en la sección anterior. Esto se puede comprobar al verificar la alta significancia de los estimadores en los modelos asintóticos definidos para r_1 y r_2 . Por su parte, para el tercer segmento se espera una tasa de crecimiento poblacional en volumen (\hat{V}) decreciente. Para este caso el modelo de predicción de r_3 resultó dependiente tanto de la calidad del sitio como de la proporción de especies con un efecto mezclado entre estas dos variables. Se observó que al mantener el número de especies constante, r_3 varía en forma inversa de acuerdo a la calidad del sitio ($\delta_1 < 0$), lo que deduce que a mayor calidad de sitio la tasa de crecimiento poblacional en

volumen (V) decrecerá a una proporción menor y *viceversa*. Este resultado parecería contrario a la hipótesis de varios autores (Leary, 1987) en la que se indica que a mayor calidad de sitio la población logra un mayor crecimiento (observe la figura 3 en el que este efecto se puede lograr con el modelo ajustado -figura 3-). Sin embargo, una vez logrado el máximo, la tasa de crecimiento poblacional decrece a una tasa mayor que aquella para las calidades de sitio inferiores.

Este resultado esperado no muestra la interacción entre el sitio y el número de especies ni las limitaciones de usar al índice de sitio como indicador de la productividad de la población. Considerando estas limitaciones es de esperar que un menor índice de sitio no necesariamente indique una mayor productividad de la población, por lo que el efecto de la calidad de sitio sobre la tasa de crecimiento poblacional en el último segmento de densidad deba ser muy débil y dependa en mayor medida de la mezcla de especies. Este efecto combinado es el que muestra la relación definida para r_3 , donde la mayor interacción se produce por cambios en el número de especies. Por su parte, la figura 4 muestra que para una sola especie se obtiene la tendencia hipotética gracias al efecto simultáneo entre r_i y b_i , pero que el efecto real de la calidad de sitio en esta última sección es el de reducir el valor de r_3 .

Respecto a la capacidad de carga el ajuste mostró que sólo en el segundo segmento, la calidad del sitio tiene alguna interacción sobre la capacidad de carga (K). El estimador de θ_2 resultó ser positivo, lo cual muestra que a mayor calidad del sitio menor es el valor de K estimado para el segundo segmento, lo que da por resultado que este segmento sea de menor tamaño. De aquí que el resultado final es que a mayor calidad de sitio menor resulta ser el intervalo de crecimiento constante, lo que comprueba la hipótesis de dinámica de crecimiento establecida por Oliver y Larson (1990) y que se muestra en la Figura 4 con una simulación del modelo ejemplificada para dos especies y diferentes índices de sitio.

Figura 4. Efecto de la calidad de sitio sobre el crecimiento poblacional.



5. Mezcla de especies

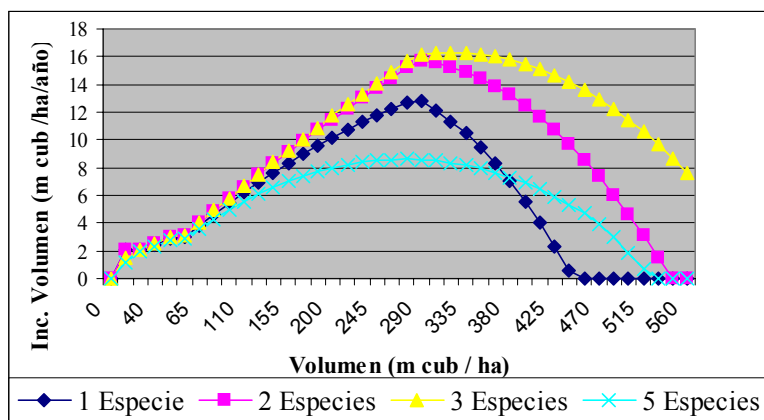
El efecto de la mezcla de especies en los parámetros poblaciones r y K resultó ser revelador. Para el caso de r , sólo se registró efecto en el tercer segmento de densidad en el que hay una evidente relación directa entre la mezcla de especies y r_3 , aunque no se pudo comprobar alguna relación no lineal como la planteada en la hipótesis. Esta tendencia probablemente indica que a altas densidades y con mayor número de especies se tenga por resultado un mejor uso tanto del espacio físico como de los recursos del sitio, lo que trae como consecuencia un aumento en el valor de r_3 . Es de esperarse que este efecto tenga un límite tal y como fue planteado en la hipótesis, sin embargo el probarlo requiere de una mayor cantidad de datos para el intervalo de muy alta densidad.

El efecto del número de especies sobre la capacidad de carga se presentó para todos los segmentos de densidad. Para el primer segmento el modelo muestra que conforme aumenta el número de especies aumenta el valor de b_1 con lo que se espera una pronta culminación de esta etapa (en términos de densidad) dado que el valor de K_1 se reduce. Observe que este aumento es marginalmente decreciente, lo que muestra que el efecto del número de especies tiene un límite. Para el segundo segmento de densidad un mayor número de especies representa un menor valor de b_2 hasta dos o tres especies (de acuerdo a la calidad de sitio). A partir de este número de especie el valor de b_2 aumenta. Este comportamiento prueba la hipótesis de que un mayor número de especies da como resultado un mayor crecimiento poblacional

hasta un cierto límite, a partir del cual un mayor número de especies reduce el crecimiento de la población. En términos del efecto conjunto con la densidad de este parámetro poblacional es responsable del efecto de que el intervalo de crecimiento poblacional constante se ubique en el segundo o tercer segmento. Observe que para muchas especies K_2 es grande haciendo que sea más probable que el intervalo de crecimiento constante se ubique dentro de su rango y logrando igualmente que aumente el intervalo de crecimiento casi constante, tal y como se puede apreciar en la Figura 5.

Finalmente, el efecto del número de especies en b_3 muestra una relación inversa y se reduce en forma decreciente. Esto da por resultado una mayor capacidad de carga a medida que aumenta el número de especies hasta un límite, arriba del cual la capacidad de carga de la población es menor (Figura 4)

Figura 5. Efecto del número de especies sobre el crecimiento poblacional.



Los resultados indicados en la discusión sobre crecimiento poblacional, pueden ser aplicados directamente al manejo de bosques en el área de estudio. Ello evitaría recurrir al desarrollo de sofisticados modelos de predicción del crecimiento y de modelos de optimización de la corta mediante el empleo de técnicas de programación dinámica (Amidon and Akin, 1968; Brodie *et al.*, 1978), programación no lineal (Roise, 1986), métodos numéricos especiales (Valsta, 1990) e incluso redes neuronales (Chung and Roise, 1993). Estas herramientas emplean sofisticados algoritmos cuyo uso es factible dados los actuales adelantos tecnológicos y computacionales, sin embargo, dichos instrumentos no siempre están disponibles para toda la gama de condiciones de bosque y usuarios de tecnología en el manejo forestal. Mientras que con

los resultados derivados de este estudio se puede identificar la densidad residual para cada condición de sitio y mezcla de especies que asegure el máximo crecimiento de la población, objetivo fundamental del manejador de bosques.

Conclusiones

Este estudio ha mostrado a través de un modelo con fuertes bases biológicas, el efecto combinado de variables de estado en el crecimiento en volumen de poblaciones de rodales naturales irregulares puros y mezclados de coníferas y latifoliadas. Algunos de estos efectos han sido demostrados por varios autores, sin embargo en la mayoría de los casos los análisis se han concretado a estudiar poblaciones regulares, uni-específicas, sin considerar las interacciones entre variables de estado (Leary, 1987) y muchas veces usando los resultados de tablas de rendimiento. Sin embargo en este análisis se ha podido identificar el efecto de las variables de estado de un rodal sobre parámetros poblacionales como la tasa intrínseca de crecimiento y capacidad de carga, mismos que afectan directamente la tasa de crecimiento poblacional. Con base en lo anterior, las conclusiones más sobresalientes del estudio son:

La estimación del crecimiento resulta más eficiente mediante el uso de variables de elasticidad de crecimiento y no a través del uso del crecimiento como variable de respuesta.

El crecimiento en volumen de rodales irregulares mezclados y puros de coníferas y latifoliadas sigue el patrón definido por la relación de Langsaeter. La calidad del sitio tiene el efecto de incrementar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y aumentar ligeramente la capacidad de carga. El aumento en la tasa intrínseca de crecimiento es marginalmente decreciente para la etapa en que el crecimiento poblacional va en aumento o es constante. Sin embargo, contrario a lo esperado, a mayor índice de sitio la tasa intrínseca de crecimiento decrece marginalmente más lento. Por otro lado, dada una cantidad de especies, los rodales ubicados en sitios de mayor productividad tienden a tener una culminación de su máximo crecimiento en niveles de densidad menores que aquellos ubicados en localidades de menor calidad de sitio. De igual forma, a mejor calidad del sitio el intervalo de crecimiento casi constante definido por la relación de Langsaeter tiende a ser más corto.

La calidad de sitio evaluada a través del índice de sitio presenta limitantes para evaluar el crecimiento poblacional en poblaciones mezcladas ya que esta variable está regularmente asociada a una especie, misma que podría no ser la dominante en algunas poblaciones o incluso podría estar ausente, dando por resultado estimaciones sesgadas de la productividad del sitio. El análisis refleja que esta variable está relacionada en forma inversa con el número de especies, ya que a mayor número de especies regularmente se observan

menores índices de sitio, sin embargo muchos de estos sitios están asociados a localidades de mayor productividad.

El número de especies evaluado con el inverso del índice Herfindal mostró mayor relación con el crecimiento que el tradicional índice de Shannon. El análisis mostró que el número de especies tiene poca relación con la tasa intrínseca de crecimiento, sin embargo tiene una estrecha relación con la capacidad de carga. Un mayor número de especies esta relacionado con una mayor productividad de la población hasta un límite máximo, después del cual cantidades adicionales de especies reducen la productividad del sitio. Por su parte, a mayor número de especies mayor es el intervalo de crecimiento casi constante de la población, efecto que ha sido especulado por varios autores.

Estos resultados tienen aplicación directa en el manejo forestal tanto para definir reglas de corta como para conducir la mezcla y densidad de la población a fin de lograr la mayor productividad del bosque. Sin embargo, es necesaria una mayor investigación para relacionar los diferentes niveles de densidad con estructuras que brinden no solo la mayor productividad, sino también la mejor calidad de arbolado.

Bibliografía

- Amidon, E.L., G.S. Akin. 1968. Dynamic programming to determine optimal levels of growing stock. *Forest Science*, 14:287-291.
- Assmann, E. 1970. *Principles of forest yield study*. Pergamon Press, New York, 506 p.
- Binkley, D., J.D. Lousier and K. Cromack, Jr. 1984. Ecosystem effects of *Sitka alder* in a Douglas-fir plantation, *Forest Science* 30:26-35.
- Brodie, J.D., D.M. Adams and C. Kao. 1978. Analysis of economic impacts on thinning and rotation for Douglas-fir using dynamic programming. *Forest Science*, 24:513-522.
- Chung, J. And J.P. Roise. 1993. Analysis of stand level management using neural network. In *Proceedings international symposium on system analysis and*
- Clutter, J.L. 1963. Compatible growth and yield models for loblolly pine. *Forest Science* 9:354-371.
- Gleisjer, H. 1969. *A new test for heteroscedasticity*. J. Amm Stat. Assoc. 64:316-323.
- Harrington, C.A. and R.L. Deal. 1982. Sitka alder, a candidate for mixed stands, *Canadian Journal of Forestry Research* 12:108-111.
- Kelty, M.J. 1989. Productivity of New England hemlock-hardwood stands as affected by species composition and canopy structure, *Forest Ecology and Management* 28:237-257.
- Kramer, P.J. and T.T. Kozlowsky. 1979. *Physiology of woody plants*, Academic Press, New York, 811 p.
- Larson, B.C. 1982. *Development and growth of even-aged and multi-aged mixed stands of Douglas fir and grand fir on the east slope of the Washington Cascades*. Ph.D. Diss. University of Washington, Seattle, 219 p.
- Langsaeter, A. 1941. *Omtynning I analdret granfurvsok Maddel, Norsite Skogfor soksvenson*, 8:131-216.
- Leary, R.A. 1987. Some factors that will affect the next generation of forest growth models. In: A.R. Ek, S.R. Shirley and T. Burk (Eds.), *Forest growth Modelling and Prediction*, Proc. IUFRO conference, August 23-27, 1987 Minneapolis, Minnesota. USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. NC-120, pp. 22-32.
- Lexer, M.J., Lexer W. and Hasenaver H. 2000. *The use of forest models for biodiversity assessments at the stand level*. Invest. Agr. Sist. Recur. For. Fuera de serie no. 1 297-316 p.
- Lotka, A.J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- MacKinney, A.L. y Chaiken, L.E. 1939. Volume, yield and growth of loblolly pine in the mid-Atlantic coastal region. U.S. *Forest Service*, Appalachian Forest Exp. Stn., Technical Note 33, 30p.
- Martin, S. 1996. *Advanced industrial economics*. Blackwell Pub. Inc. 660 p.
- Oliver, C.D. and B.C. Larson. 1990. *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, U.S.A., *Canadian Journal of Forestry Research* 13:126-136.

Pienaar, L.V. and K.J. Turnbull. 1973. The Chapman-Richards generalization of von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands, *Forest Science* 19:1-22.

Roise, J.P. 1986. A nonlinear programming approach to stand optimization. *Forest Science*, 32:735-748.

Schumacher, F.X. 1939. A new growth curve and its application to timber-yield studies. *Journal of Forestry*, 37:819-820.

Shannon, C.E. and W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.

Smith, D.M. 1962. *The practice of Silviculture*. 7th Ed. Wiley, New York, 578 p.

Sullivan, A.D. and J.L. Clutter. 1972. A simultaneous growth and yield model for loblolly pine, *Forest Science* 18:76-82.

Tarrant, R.F. and J.M. Trappe. 1971. The role of *Alnus* in improving the forest environment, *Plant Soil (Special volume)*: 335-348.

Valsta, L.T. 1990. A comparison of numerical methods for optimizing even-aged stand management. *Canadian Journal of Forest Research*, 20:961-969.

Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa and K. Hozumi. 1963. Intraespecific competition among higher plants:II. Selfthinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions, *Journal of Biology of Osaka city University* 8:161-178.

Novedades

DIVISIÓN DE ADMINISTRACIÓN PÚBLICA

- Rivera Urrutia, Eugenio, *Teorías de la regulación. Un análisis desde la perspectiva de las políticas públicas*. AP-133
- Del Castillo, Arturo y Manuel Alejandro Guerrero, *Percepciones de la corrupción en la Ciudad de México ¿ Predisposición al acto corrupto ?* AP-134
- Mariscal, Judith, *Digital Divide in Mexico*. AP-135
- Kossick, Robert & Judith Mariscal, *Citizen Participation in the Digital Age: The Initial Experience of Mexico*. AP-136
- Bracho González, Teresa, *Administración centrada en la escuela*. AP-137
- Rowland, Allison, *Assessing Decentralization: GAT Role for Municipal Government in the Administration of Justice?*. AP-138
- Cabrero, Enrique, Isela Orihuela y Alicia Zicardi, *Ciudades competitivas-ciudades cooperativas: conceptos claves y construcción de un índice para ciudades mexicanas*. AP-139
- Cabrero, Enrique, Claudia Santizo y César Nájera, *Improving Accountability and Transparency in Schools: The Mexican Program of Schools of Quality*. AP-140
- Kossick, Robert M., *La transformación en la prestación de servicios gubernamentales en México: El caso del portal de Tramitanet*. AP-141
- Sour, Laura, Irma Ortega y Sergio San Sebastián, *Política presupuestaria durante la transición a la Democracia en México: 1997-2003*. AP-142

DIVISIÓN DE ECONOMÍA

- Ramírez, José Carlos, *Usos y limitaciones de los procesos estocásticos en el tratamiento de distribuciones de rendimientos con colas gordas*. E-282
- Antón, Arturo, *On the Welfare Implications of the Optimal Monetary Policy*. E-283
- Torres Rojo, Juan M., y Arturo G. Valles Gándara, *Crecimiento poblacional de rodales puros y mezclados de coníferas y latifólicas*. E-284
- Rubalcava Peñafiel, Luis y Graciela Teruel Belismelis, *The Effect of PROGRESA on Demographic Composition*. E-285
- Bazdresch, Carlos, Gustavo A. Del Ángel y Francisco Suárez Dávila, *La nacionalización bancaria. Un enfoque analítico*. E-287
- Mayer, David, *Human Development Traps and Economic Growth*, E-288
- Bazdresch, Carlos, *¿Fue necesaria la nacionalización?* E-289
- Torres Rojo Juan Manuel, Klaus Von Gadow and Frantisek Vilcko, *Evaluation of Thinning Schedules for Beech Forests Using Dynamic Programming*. E-290

Di Giannatale, Sonia, *Moral Hazard and Firm Size: A Dynamic Analysis*. E-291

Di Giannatale, Sonia, *On the Long-Run Component of the Executive Pay-firm Performance Relationship*. E-292

DIVISIÓN DE ESTUDIOS INTERNACIONALES

Mahon, James, *Fiscal Contracts, International Capital and the Quest for a Liberal*. EI-94

Kahhat, Farid, *Democracy as a Collective Problem In the Western Hemisphere: The Case of Peru During the 1990s*. EI-95

Ortiz Mena, Antonio, *Mexico in the Multilateral Trading System*. EI-96

Minushkin, Susan, *De Banqueros a Bolseros: La transformación estructural del sector financiero mexicano*. EI-97

Schiavon, Jorge Alberto, *Cohabitando en el Consejo de Seguridad: México y Estados Unidos ante la Guerra contra Irak*. EI-98

Jones, Adam, *The Politics of United Nations Reform*. EI-99

Kahhat, Farid, *Los estudios de seguridad tras el fin de la Guerra Fría*. EI-100

Jones, Adam, *Straight as a Rule Heteronormativity, Gendercide and non-combatant Male*. EI-101

Kahhat, Farid, *El tema de la corrupción en la literatura en ciencia política*. EI-102

Kahhat, Farid, *Balance of Power, Democracy and Foreign Policy in South America's Southern Cone*. EI-103

DIVISIÓN DE ESTUDIOS JURÍDICOS

Magaloni, Ana Laura y Layda Negrete, *El poder Judicial federal y su política de decidir sin resolver*. EJ-1

Pazos, María Inés, *Derrotabilidad sin indeterminación*. EJ-2

Pásara Pazos, Luis, *Reforma y desafíos de la justicia en Guatemala*. EJ-3

Bergman S., Marcelo, *Confianza y Estado de Derecho*. EJ-4

Bergman S., Marcelo, *Compliance with norms: The Case of Tax Compliance in Latin America*. EJ-5

Pásara, Luis, *Cómo sentencian los jueces en el D. F. en materia penal*, DTEJ-6

DIVISIÓN DE ESTUDIOS POLÍTICOS

Colomer M., Josep, *Taming the Tiger: Voting Rights and Political Instability in Latin America*. EP-154

Colomer M., Josep, *Voting in Latin America: Low Benefits, High Costs*. EP-155

Colomer M., Josep, *Policy Making in Divided Government: A Pivotal Actors Model with Party Discipline*. EP-156

Dion, Michelle, *Mexico's Welfare Regime before and after the Debt Crisis: Organized Labor and the Effects of Globalization*. EP-157

Nacif, Benito, *Instituciones políticas y transición a la democracia en México*. EP-158

Langston, Joy, *Senate Recruitment and Party Organizational Change in Mexico's PRI*. EP-159

Langston, Joy & Alberto Díaz- Cayeros, *The Consequences of Competition: Gubernatorial Nominations in Mexico 1994-2000*. EP-160

Crespo, José Antonio, *México: El fin de la hegemonía partidista*. EP-161

Beltrán Ugarte, Ulises, *The Combined Effect of Advertisement and News Coverage in the Mexican Presidential Campaign of 2000*. EP-162

Negretto, Gabriel, *Minority Presidents and Types of Government in Latin America*. EP-163

DIVISIÓN DE HISTORIA

Pipitone, Ugo, *Caos y Globalización*. H-18

Barrón, Luis, *Un civil en busca del poder: La carrera política de José Vasconcelos 1910-1924*. H-19

Barrón, Luis, *La tercera muerte de la Revolución Mexicana: Historiografía reciente y futuro en el estudio de la revolución*. H-20

García Ayluardo, Clara, *De tesoreros y tesoros. La administración financiera y la intervención de las cofradías novohispanas*. H-21

Medina Peña, Luis, *Porfirio Díaz y la creación del sistema político*. H-22

Sauter J., Michael, *Visions of the Enlightenment: Johann Christoph Woellner and Prussia's Edict on Religion of 1788*. H-23

Sauter J., Michael, *Preachers, Ponytails and Enthusiasm: On the Limits of Publicness in Enlightenment Prussia*. H-24

Bataillon, Gilles, *Guatemala: de L'instauration du terrorisme d'état au réagencement du pouvoir militaire*. H-25

Sauter, Michael J., *Clock Watchers and Stargazers: Berlin's Clock Between Science, State and the Public Sphere at the Eighteenth Century's End*. H-26

Pipitone, Ugo, *Desigualdades. (Segundo capítulo de Caos y Globalización)*. H-27