

Modelos de crecimiento diamétrico para *Nothofagus dombeyi*

Diameter growth models for *Nothofagus dombeyi*

LUIS MARIO CHAUCHARD, RENATO SBRANCIA, ALBERTO RABINO,
MARCELO GONZALEZ PEÑALBA, LEONARDO MARESCA

Universidad Nacional del Comahue, Administración de Parques Nacionales,
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Av. San Martín 188 (8370),
San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina. Fono/fax: 54 2972 428 527.

Correo Electrónico: chauchard@smandes.neuquen.com.ar / forestal@smandes.com.ar

SUMMARY

Models of diameter growth for *Nothofagus dombeyi* were developed and the selected model used for this study was non-linear and known as Bertalanffy-Richards. It was fitted from three main data sources: permanent plots (with only two measurements each), stem analysis and tree cores. The data was divided into social strata and then, for each stratum, the model was fitted according to the variables: diameter annual increment (id) and diameter at breast height (dap). The fitting, and both biological and statistical analysis, was carried out taking two different data sets into account: an independent data set, provided by permanent sample plots; and a growth series, provided by tree increment cores and stem analysis.

Models with different uses were obtained through both data sets. With the independent data, we obtained models that allowed us to predict the diameter annual increment in a short time and, with the growth series, we obtained models of a high biological significance.

In this sense, the biological significance of the parameters from each model was discussed when they were fitted. An interpretation of the dynamic growth of the species studied has been undertaken through the biological models under different competence status.

Key words: growth dynamics, Bertalanffy-Richards, diameter model, *Nothofagus*.

RESUMEN

Se desarrollaron varios modelos de crecimiento diamétrico para la especie *Nothofagus dombeyi*. La función seleccionada para el estudio es no lineal, usualmente denominada Bertalanffy-Richards. La misma se ajustó a partir de tres fuentes de datos: parcelas permanentes, análisis fustales y tarugos de incremento. Estos datos fueron segregados por estrato social y luego para cada uno se ajustó la citada función con las variables incremento diamétrico (id)-diámetro a la altura del pecho (dap). Los ajustes y análisis se realizaron a partir de dos grupos de datos. Por un lado se utilizaron datos independientes que provenían principalmente de las parcelas permanentes, mientras que por otro se emplearon series temporales dadas por los tarugos y los análisis fustales.

Con ambos grupos se obtuvieron modelos con aplicaciones diferentes. Con el grupo de datos independientes se obtuvieron modelos de interés para la predicción del incremento diamétrico en el corto plazo, mientras que con las series de crecimiento se lograron modelos de una alta significancia biológica.

A través de estos modelos biológicos se interpretó la dinámica de crecimiento de las especies estudiadas bajo diferentes situaciones de competencia.

Palabras claves: dinámica del crecimiento, Bertalanffy-Richards, modelo diamétrico, *Nothofagus*.

INTRODUCCION

Los modelos de crecimiento asisten a los investigadores y silvicultores de muchas maneras. Algunos importantes usos incluyen la habilidad para predecir el rendimiento futuro y para explorar opciones silviculturales (Vanclay, 1994), aunque también pueden ser utilizados para describir e interpretar fenómenos biológicos. Estos modelos pueden agruparse en dos grandes tipos, aquellos que predicen a nivel de rodal y los que lo hacen a nivel de árbol.

El estudio realizado se ha basado en un modelo que expresa el crecimiento individual, es decir, a nivel de árbol. Es del tipo de los modelos teóricos o biológicos, que tienen como característica importante el hecho de que están asociados con una hipótesis sobre la causa o función del fenómeno descrito por la variable de respuesta (Vanclay, 1994).

Sin perder de vista el rumbo trazado hacia la obtención, a través de la modelización, de las herramientas para establecer el efecto sobre el crecimiento y la producción de los bosques de *Nothofagus* de las diferentes alternativas silviculturales, se ha intentado aprovechar la utilidad de los modelos teóricos para describir las características biológicas asociadas al fenómeno del crecimiento de las especies. En el presente artículo se entregan los resultados de modelar una de las especies que componen los bosques puros y mixtos de norpatagonia, Argentina.

El estudio persigue el objetivo específico de ajustar una familia de funciones de crecimiento diamétrico y a través de ella interpretar aspectos de la dinámica de la competencia de la especie *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. coihue.

Para intentar interpretar la dinámica de crecimiento de *N. dombeyi* se ha optado por modelar el crecimiento diamétrico. Las razones fueron las siguientes:

- Está directa y fuertemente relacionado con el tamaño del árbol: área basal, volumen y tamaño de la copa.
- Es una variable de fácil y exacta medición.
- Es la variable que está siendo empleada en el desarrollo de los diagramas de manejo de la densidad para bosques mixtos de *Nothofagus* de Argentina (Chauchard *et al.*, 1996, 1999; Sbrancia *et al.*, 1998).

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio. El estudio abarca tres zonas que integran unidades de ordenación forestal dentro de la Reserva Nacional del Parque Nacional Lanín, en la provincia del Neuquén. Todos los bosques en estudio se localizan en la Cuenca de los Lagos Lácar-Nonthué en una latitud sur promedio de 40° 08', cubriendo una superficie de aproximadamente 1.500 ha.

Estos rodales pertenecen a los tipos forestales puros y mixtos de *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. -raulí-, *N. obliqua* (Mirb.) Oerst -roble pellín- y *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst -coihue-, localizados altitudinalmente entre los 600 y 1.100 m s.n.m.

Fuente y análisis de los datos

Se trabajó con tres fuentes de datos:

- a) Datos obtenidos en Parcelas Permanentes (PP).
- b) Datos obtenidos en tarugos o virutas de incremento -árboles en pie (TI).
- c) Datos obtenidos en rodelas de árboles apeados (RO).

a) *Datos de parcelas permanentes.* Las parcelas fueron instaladas desde 1988 hasta 1997. La mayoría son de forma circular, 90 de 500 m² y seis de 1.000 m² y cuatro son de forma cuadrada con un tamaño de 900 m². Las parcelas de 500 m² se localizan en un diseño sistemático, ya que corresponden a las instaladas para la realización del inventario del bosque, mientras que las restantes fueron instaladas selectivamente. Las parcelas tuvieron dos mediciones.

El seguimiento de las parcelas es a nivel de individuo, es decir, que cada árbol dentro de ellas fue identificado con un número. A cada árbol se le determinó la especie, se le midió el diámetro a la altura del pecho (dap), con cinta o huincha diamétrica a la altura de 1,30 metros desde el suelo y se pintó con un anillo la circunferencia y finalmente se le clasificó el estrato social empleando la clasificación tradicional para especies heliófilas (Spurr y Barnes, 1980; Donoso, 1993).

La clasificación de los árboles por estratos de competencia, originalmente basada con exclusividad en la proporción de copa que recibe luz solar directa, fue ampliada al incorporar las variables tamaño relativo y la densidad foliar de la copa. La

clasificación finalmente utilizada fue la siguiente: *Arbol Dominante*: árbol cuya copa recibe luz solar directa en sus partes superior y laterales y el tamaño relativo de la misma es grande. Copa compacta. *Arbol Codominante*: árbol con las mismas características que el anterior pero el tamaño relativo de su copa es menor, copa compacta. *Arbol Intermedio*: árbol cuya copa recibe luz directa en su parte superior y su copa es relativamente pequeña y comprimida lateralmente, copa compacta a medio compacta. *Arbol Suprimido*: árbol cuya copa no recibe luz directa, es pequeña y de baja densidad foliar, copa transparente.

b) *Datos de tarugos de incremento*. En las parcelas localizadas en la red sistemática se barrenó un árbol de cada especie, intentando alcanzar la médula del mismo. La muestra se obtuvo a la altura del pecho empleando el barreno de Pressler. De cada individuo barrenado se tomaron los siguientes datos: especie; dap: medido con cinta o huincha diamétrica y la clasificación del estrato social según los criterios antes mencionados.

Los tarugos extraídos fueron acondicionados para proceder a la lectura de anillos. El programa usado para el conteo y medición de anillos fue el COFECHA-Dating and Measurement Quality Control, versión 2.04P, H.D.

Se utilizaron 50 tarugos de *N. dombeyi*.

c) *Datos de árboles apeados*. Se seleccionaron los árboles de acuerdo a su dap y estrato social. Previamente a su volteo, se les midieron sus dap y se les pintaron las circunferencias correspondientes. Una vez apeados, se trozaron a la altura de 1,30 m y se les extrajeron una torta o rodela; éstas eran llevadas a una carpintería donde se cepillaron y lijaron para su lectura. Luego se procedió a trazarle a cada rodela dos diámetros en cruz en cuyas direcciones se midieron: espesor de corteza y diámetros para períodos de 10 años. Los datos se volcaron en una planilla diseñada a tal efecto, que posteriormente se completaba calculando los incrementos periódicos y anuales en diámetro y área basal o sección.

Se contó con siete rodelas de *N. dombeyi*. El tamaño final de la base de datos, provenientes de las tres fuentes, fue de 384 datos.

Determinación de los crecimientos. Si bien la información que a la fecha se ha obtenido es importante, los datos básicos empleados para esta etapa

consisten en incrementos del dap (id) en función del dap y de la edad, y por ende, de los diámetros alcanzados a distintas edades. La edad considerada es la que posee el árbol a la altura del pecho, variable empleada para evitar las incidencias que poseen una serie de factores que actúan en edades tempranas del árbol; además los crecimientos en diámetro, como se ha expuesto, se miden por convención a la altura de 1,30 m, lo que significa que cuando el dap = 0, el árbol ya tiene una edad determinada.

Los análisis se realizaron por estratos sociales y para las diferentes fuentes de datos. Se prestó especial atención a los datos correspondientes a los estratos dominante y codominante, dado que ambos en conjunto conforman un estrato de particular interés en la estructura del rodal, al diferenciarse significativamente del resto de los estratos. De acuerdo a estudios realizados por Chauchard *et al.* (1996), estos estratos dominantes representan aproximadamente el 90% de la cobertura y crecimiento de los rodales naturales estudiados.

Para el estudio del crecimiento los datos se agruparon en clases diamétricas de 5 y 10 cm, y para cada clase se promediaron los incrementos corrientes diametrales. Con estos valores promedios por clase diamétrica se ajustaron los modelos para cada estrato social.

Las diferentes fuentes de datos fueron agrupadas de la siguiente forma:

- *Series de crecimientos*: provenientes de las mediciones de los tarugos y las rodelas. Estas se diferenciaron en: *completas*, cuando se tenía localizada la médula y era posible determinar las edades; e *incompletas*, cuando no se localizó la médula, por lo cual no era posible relacionar los crecimientos con las edades.
- *Datos independientes*: todos aquellos que poseían independencia entre sí. Todas las muestras provenientes de PP, VI o RO aportaron datos independientes, que consistieron en la medición del único período de crecimiento de las PP y a los últimos períodos de 10 años de los VI y los RO.

En primer lugar se estudiaron los comportamientos de los datos, de acuerdo al estrato social al que pertenecían; así se agruparon los datos de crecimiento según pertenecieran a árboles dominantes, codominantes, intermedios o suprimidos. Este

análisis se realizó independientemente para cada grupo de datos. Por el lado de las series de crecimiento, se consideró toda la serie, asignándole el estrato que poseía al momento de tomar la muestra. Finalmente se realizaron los gráficos individuales, es decir, cada serie de crecimiento completa por separado. Estos gráficos dieron la primera impresión respecto a la posibilidad de juntar grupos de datos, ensayándose el agrupamiento de los estratos dominante y codominante dada la supremacía en la cobertura del dosel de estos estratos para las estructuras naturales estudiadas.

Realizados los análisis gráficos, se pasó al ajuste de una serie de funciones de crecimiento para cada estrato de los dos grupos de datos. Se ajustaron tres funciones compatibles:

- i) Una función que expresa el incremento diamétrico anual en relación al dap del árbol;
- ii) Otra de rendimiento en dap en relación al tiempo.
- iii) Y otra de incremento diamétrico anual en relación al tiempo. Para la estimación de los parámetros se emplearon técnicas de regresión lineal y no lineal.

Obtenidos estos tres modelos, fácilmente se transforma la variable diámetro en área basal y se pueden obtener las curvas de crecimiento en dicha variable y con el auxilio de una tabla de volumen local se pueden aproximar las respectivas curvas de crecimiento en volumen.

Modelo de crecimiento y rendimiento empleado. Para expresar el crecimiento diamétrico de *N. dombeyi* se ha elegido la función no lineal usualmente conocida como de Bertalanffy-Richards. La elección de dicha función para el estudio del crecimiento de los bosques naturales de *Nothofagus* se basó en que ha demostrado ser muy flexible (Richards, 1959; Osumi, 1983; Zeide, 1989; Vanclay, 1994) para adaptarse a diversos fenómenos, especialmente al crecimiento sigmoide de árboles y rodales.

El incremento o tasa de crecimiento de un organismo es la diferencia entre la síntesis (anabolismo) y la degradación (catabolismo) de los materiales que constituyen la biomasa, más una cantidad de factores variables que influyen en el crecimiento (Vázquez, 1988; Chauchard, 1991). La función elegida pertenece a las llamadas biológicas y en una de sus expresiones diferenciales se

resumen ambos procesos del crecimiento; los mismos se expresan en una ecuación general del tipo:

$$\frac{dy}{dt} = ay^m - by \quad (1)$$

donde: dy/dt = crecimiento instantáneo.
 a, b = constantes de anabolismo y catabolismo, respectivamente.
 y = tamaño del organismo o población (en el presente estudio es el dap).
 m = constante de alometría. Para $0 < m < 1 \Rightarrow a, b > 0$; para $m > 1 \Rightarrow a, b < 0$.

La ecuación (1) pertenece a la clase de ecuaciones diferenciales conocidas como del tipo Bernoulli, de cuya solución matemática se transforma en la función de rendimiento respectiva, la cual, derivada, permite obtener la correspondiente ecuación de crecimiento en función del tiempo.

La función de rendimiento en dap, obtenida entonces por transformación de una función del tipo (1) ajustada estadísticamente, es de la forma siguiente:

$$Dap = D[1 - \exp(-kt)]^{1/1-m} \quad (2)$$

donde: dap = diámetro a la altura del pecho.
 D = parámetro que representa la asíntota de la función (dap asíntótico).
 t = edad o tiempo.
 k, m = parámetros de la ecuación. Siendo $0 < m < 1$.

La curva generada por la función de rendimiento (2) es sigmoideal con una asíntota superior (D) y una inflexión dependiente del parámetro m .

La forma derivada de la función (2) es la siguiente:

$$\frac{dd}{dt} = \frac{k}{1-m} D \cdot [1 - \exp(-k.t)]^{(1/1-m)-1} \cdot \exp(-k.t.) \quad (3)$$

donde: dd/dt = crecimiento instantáneo en dap (crecimiento corriente anual en cm) al tiempo t .

Emplear la función diferencial (1) es importante porque no se requiere de la variable edad para iniciar el estudio, pero permite, finalmente, obtener la evolución del crecimiento de la variable dependiente en función del tiempo. Cuando se trabaja con bosques naturales en los cuales la determinación de la edad es una tarea dificultosa y costosa, estas funciones se transforman en una llave para comenzar la investigación de la dinámica del individuo o de la población.

Características biológicas de la ecuación. Aparte de la significancia biológica y matemática que otorgan los parámetros mismos de las funciones, existen numerosas relaciones matemáticas entre ellos, que brindan un cuadro completo hacia la comprensión del fenómeno que se está estudiando. Como se mencionó, la solución de la ecuación de crecimiento (1) permite su transformación en una ecuación de rendimiento (2). De manera que entre los parámetros de ambas ecuaciones existen relaciones matemáticas que posibilitan la transformación de una a otra. Estas relaciones pueden sintetizarse en las siguientes:

$$D = (a/b)^{1/1-m} \quad (4)$$

$k = b(1-m)$ es un parámetro relacionado con la tasa de crecimiento; la interpretación aceptada es que representa una medida de la tasa de crecimiento con que se aproxima a la asíntota. A mayor valor del parámetro, antes se produce la aproximación de la función a la asíntota.

$M =$ es el parámetro relacionado con el punto de inflexión de la función.

Donde: a y b : representan a los parámetros de la ecuación (1).

D : diámetro asíntótico.

De la ecuación (4) es posible despejar el parámetro b :

$$b = a D^{(m-1)} \quad (5)$$

Reemplazando la expresión (5) en la ecuación (1) y operando algebraicamente la función de crecimiento queda de la siguiente manera:

$$\frac{dd}{dt} = a (dap^m - dapD^{m-1}) \quad (6)$$

Donde la variable y de la ecuación (1) ha sido reemplazada por el diámetro a la altura del pecho (dap).

La función (4) es la que se utilizó para realizar los ajustes estadísticos dado que hace explícita la relación entre el crecimiento y la asíntota de la función (D) (Vázquez, 1988; Chauchard, 1991).

Parámetros de vida: relación entre los parámetros de la función (Richards, 1959; Vázquez, 1988):

$\frac{D \cdot k}{2m + 2}$ = MCA: media del crecimiento absoluto [cm/año].

$\frac{2m + 2}{k}$ = TV: tiempo de vida; más exactamente es el tiempo requerido para aproximarse al diámetro asíntótico (años).

$D \cdot m^{1/1-m}$ = DPI: es el valor que alcanza el diámetro en el punto de inflexión (cm); es decir que, en este punto se alcanza el máximo crecimiento corriente anual. Si se despeja DPI/D de esta ecuación, se obtiene la proporción del diámetro máximo que se alcanza en el punto de inflexión y puede servir de comparación entre distintas funciones.

$\frac{k}{m}$ = CRPI: es la tasa de crecimiento relativo en el punto de inflexión (%).

$\frac{1}{k} \cdot \ln(1-m)$ = TPI: tiempo o momento en que ocurre el punto máximo del crecimiento absoluto y por ende de los parámetros: DPI, MCA y CRPI.

El procedimiento general para el desarrollo de los modelos se realizó de esta manera: se ajustó la función (6) a los pares de datos $id-dap$, luego se resolvió matemáticamente para obtener la función de rendimiento (2) y asegurar la compatibilidad entre ellas. Una vez resuelta la ecuación (2) se derivó matemáticamente en la correspondiente función de crecimiento instantáneo (3).

Evaluación estadística de los modelos ajustados. El modelo (6) es intrínsecamente no lineal, pues el

parámetro m no permite la linearización. Para evaluar la bondad del ajuste no lineal se utilizaron los siguientes estadísticos: i) Suma de Cuadrados Residuales (SCR); ii) Error Estándar de la Estimación (EEE) y iii) Error Absoluto Medio (EAM). Además se evaluó el grado de adecuación gráfica entre la curva ajustada y los datos observados.

Puesto que los estadísticos de la regresión no lineal condicionada no han sido totalmente desarrollados, se ha empleado un procedimiento propuesto por Uribe (1987) y utilizado por Vázquez (1988) y Chauchard (1991), que consiste en: una vez estimado por regresión no lineal el parámetro m , responsable de la no linealidad del modelo, se vuelve a correr el mismo, pero ahora empleando la regresión lineal múltiple y el parámetro m como constante; de esta forma se obtiene nuevamente una estimación del resto de los parámetros y los estadísticos bajo el método de los mínimos cuadrados. Entonces, para esta segunda etapa del ajuste se realizó la evaluación con los estadísticos tradicionales del procedimiento de mínimos cuadrados: Coeficiente de Determinación (R^2); Prueba de F de Snedecor para la regresión, Prueba de t de Student para los parámetros, Error Estándar de la Estimación y la bondad gráfica incluyendo la dispersión de los residuales.

Uribe (1987) argumenta que el valor del coeficiente de determinación R^2 , para la regresión múltiple condicionada como es el caso de la función (6), es inferior o a lo sumo igual al obtenido para una análisis de regresión no condicionada.

Finalmente, el ajuste era aceptado si además de cumplir con los evaluadores estadísticos antes mencionados, la significancia biológica de los parámetros obtenidos era aceptable para describir la dinámica de la especie. El hecho de tener el mejor ajuste estadístico no fue una condición suficiente para la aceptación del mismo.

El programa estadístico utilizado fue el *Statgraphics Plus v. 3.1*.

Para la asignación de los valores de partida a los parámetros de la regresión no lineal, se indagaron estudios anteriores en otras especies de *Nothofagus* (Chauchard, 1991; Peri y Martínez, 1997), pero para el caso especial del diámetro máximo o asintótico (D) se estudiaron las distribuciones diamétricas de las especies y estratos en las parcelas de los inventarios de rodales sin intervenciones. En estas distribuciones se puede aproximar cuáles son los diámetros máximos que naturalmente un árbol en un determinado estrato de

competencia puede alcanzar. Este estudio de las distribuciones de frecuencias naturales facilitó el proceso de ajuste a través de las dos alternativas. Una de estas alternativas de ajuste se denomina método de la asíntota conocida, puesto que el valor de la asíntota, aproximada en su valor con las frecuencias diamétricas naturales, entra como una constante en el modelo (6). El otro camino de ajuste empleado se puede denominar método de la asíntota libre, ya que es un parámetro más de ajuste en la ecuación (6) y a través de las frecuencias diamétricas se puede aproximar el valor de partida del parámetro para el ajuste no lineal.

RESULTADOS Y DISCUSION

Desde la experiencia práctica de esta investigación, se ha notado que la clasificación de los estratos de competencia de los árboles genera cierta incertidumbre, incorporando una fuente de variación a la cuantificación del incremento diamétrico de cada estrato. Posiblemente los estratos intermedio y suprimido sean los más propensos a errores en la clasificación, principalmente en fases juveniles y adultas. Es posible clasificar renovales en un claro como suprimidos por el simple hecho de que ocupaban el estrato del sotobosque, sin analizar los tamaños y densidades de sus copas o su posición competitiva. Otra situación particular es la constituida por los árboles de gran porte ($dap > 50$ cm), que muchas veces son clasificados como intermedios o suprimidos; efectivamente ello es posible cuando su copa ha sido afectada por algún agente como viento o nieve, restándole volumen foliar y por ende capacidad de crecimiento. Pero se considera poco probable que en condiciones normales árboles de estas dimensiones no ocupen los estratos dominantes del rodal.

Luego del análisis de los gráficos de dispersión de los pares de datos $id-dap$, se decidió trabajar conjuntamente los estratos sociales dominante y codominante y tratar en forma independiente los estratos intermedio y suprimido. La razón de juntar los primeros fue que las tendencias eran muy cercanas y en algunos puntos se cruzaban. Respecto de los estratos intermedio y suprimido, por definición subyacía la idea de que las disponibilidades de recursos que tenían ambos (principalmente luz) debían reflejar ritmos de crecimientos diferenciales.

Conocidas las distribuciones diamétricas, se pudo inferir cuáles son los rangos de diámetros máximos promedios que se pueden alcanzar en la zona, resolviendo lo siguiente: para *N. dombeyi*, estrato superior: 120-130 cm; estrato intermedio: 50-60 cm y estrato suprimido: 40-45 cm. Ello permitió aproximar el valor del parámetro asintótico D para el ajuste estadístico de las funciones respectivas.

Sin lugar a dudas, y a la luz del proceso de ajuste, las técnicas no lineales para el desarrollo de modelos de más de dos parámetros se complican. La principal razón es que, para diferentes asignaciones de valores iniciales a los parámetros de la función, se puede arribar a soluciones diferentes y con validez estadística. Ello requiere el trabajo de ir probando ajustes con diferentes valores iniciales, aunque uno crea que se ha arribado a una solución aceptable, con el fin de intentar asegurar que se ha obtenido un mínimo global en vez de un mínimo local. Otra de las razones, que se discutirá más adelante, es la interrelación entre los parámetros, que para el proceso que se intenta describir tiene diferentes implicancias biológicas. Por otro lado, y en términos generales, las funciones con dos o más parámetros adquieren tal flexibilidad, que debe tenerse la precaución de controlar que la obtención de buenos resultados estadísticos del ajuste no atentan contra la coherencia biológica del fenómeno estudiado.

Los resultados de los ajustes se darán según el grupo de datos que se empleó, ya sea proveniente de datos independientes o de las series de crecimientos.

El único parámetro que se ha manejado arbitrariamente ha sido D, valor asintótico de la función (método de la asíntota conocida), sobre todo con el grupo de datos independientes. El manejo de este parámetro ha tenido varias implicancias. La primera es que se ha querido rebatir la hipótesis de asíntota común para un sitio dado cuando se estudia el crecimiento de árboles y no del rodal. Otra es el hecho de que D está íntimamente relacionado con los otros parámetros de la función, principalmente con m, que es el parámetro que determina el punto de inflexión de las funciones y sumamente relevante para la descripción de la dinámica individual.

Para la búsqueda de los mejores ajustes, como se expuso, se hizo correr la función (6) tanto con el parámetro D libre como fijo; en este último caso haciéndolo variar entre valores biológica-

mente factibles para el estrato considerado e intuitivos a través de las distribuciones diamétricas respectivas. Aquí empezaron a diferenciarse los resultados obtenidos de los dos grupos de datos empleados.

Consideraciones de los modelos ajustados con los datos independientes. Para el ajuste de la función (6) empleando el grupo de datos independientes, primero se dejaron los tres parámetros a, D y m libres, obteniéndose valores de diámetros asintóticos entre 80 cm y 180 cm para los diferentes estratos; luego se realizaron los ajustes fijando el parámetro D en función de estas aproximaciones y la información aportada por las distribuciones diamétricas. Los resultados finales de los ajustes no lineales se entregan en el cuadro 1.

Los ajustes de la función (6) han sido satisfactorios, siendo el estrato suprimido el que mostró peor ajuste ($R^2=84\%$), aunque su EEE resultó similar a la del estrato superior (cuadro 2). En general, los valores de los parámetros obtenidos entre los ajustes no lineal y lineal múltiple fueron muy parecidos, a excepción del parámetro D del estrato superior, cuyos valores fueron 170 y 195 cm, respectivamente (cuadros 1 y 2).

En las figuras 1a, 1b y 1c se observa que las nubes de puntos de los estratos dominantes e intermedios tienen tendencias claras, no así el estrato suprimido. A pesar de ello se manifiestan claramente los distintos niveles de incrementos de cada estrato.

Los parámetros de vida o biológicos para *N. dombeyi* se expresan en el cuadro 3; en éste se puede apreciar que los tiempos para alcanzar los diámetros asintóticos superan los 435 años, demostrando que los modelos ajustados con datos independientes son inadecuados para interpretar este aspecto del fenómeno de crecimiento.

El grupo de datos independientes consiste en incrementos diametrales corrientes (actuales) de árboles de todos los tamaños, para los cuales las historias de cada uno de ellos pueden haber sido muy diferentes; entonces, con una función promedio que une datos independientes de un estrato determinado, se provoca la aceptación implícita que tal sería la evolución de un árbol que nunca a lo largo de su vida cambia de estrato social. Condición ésta que se espera poco probable de ocurrir en un bosque natural, a excepción de algunos árboles dominantes o suprimidos.

CUADRO 1

Parámetros y estadísticos obtenidos con el grupo de datos independientes, por regresión no lineal de la función (6), y con el parámetro m libre.

EAM: Error Absoluto Medio, EEE: Error Estándar de la Estimación; SCR: Suma de Cuadrados Residual.

Parameters and statistics obtained from independent data by non-linear fitting of equation (6), with parameter m as free. **EAM**: Mean Absolute Error; **EEE**: Standard Error of Estimation; **SCR**: Sum of Residual Squares.

Estrato	Parámetro a	Parámetro D	Parámetro m
Superior	0,468224	170,00	0,164639
Intermedio	0,301164	108,65	0,119463
Oprimido	0,196166	49,00	0,060802
Estrato	EAM [cm]*	EEE [cm]*	SCR [cm ²]*
Superior	0,0563	0,0766	0,0469
Intermedio	0,0073	0,0139	0,00039
Oprimido	0,0450	0,0617	0,0343

(*): corresponden a desvíos de valores de incrementos en cm/año.

CUADRO 2

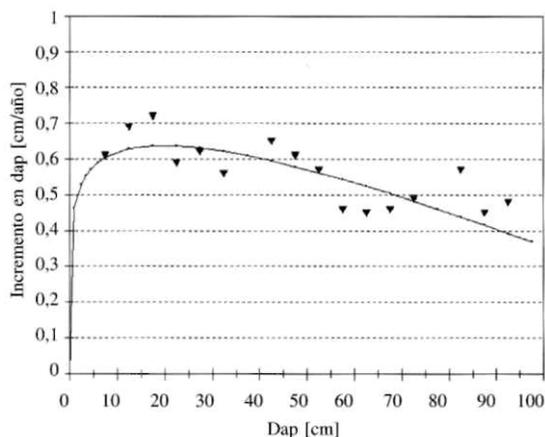
Parámetros y estadísticos obtenidos con el grupo de datos independientes, por regresión lineal múltiple de la función (6), con el parámetro m constante para cada estrato social. R²: Coeficiente de Determinación;

Prueba F: Análisis de la Varianza.

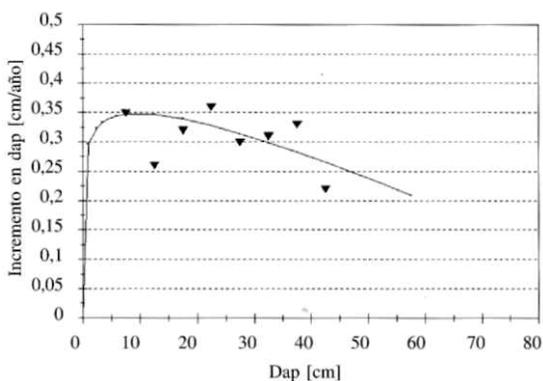
Parameters and statistics obtained from the independent data set by multiple linear fitting of equation (6), with parameter m as a constant for each social stratum. **R²**: Coefficient of Determination; Prueba F: Snedecor F ratio, Analysis of Variance.

Estrato	Parámetro a	Parámetro D	Parámetro m
Superior	0,444798	195,00	0,164639
Intermedio	0,301165	108,65	0,119463
Oprimido	0,189703	51,90	0,060802
Estrato	R ² [%]	EEE [cm]	Prueba F
Superior	98,5	0,0721	300**
Intermedio	99,9	0,0113	1.784**
Oprimido	83,9	0,0616	27**

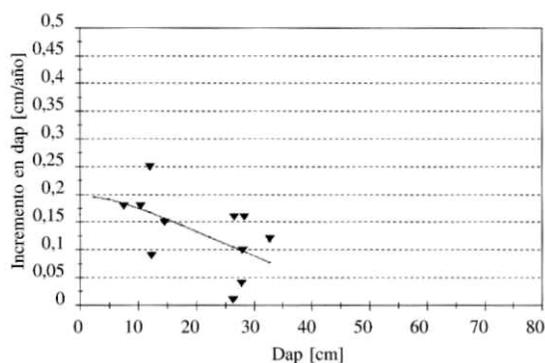
(**): valor altamente significativo para una probabilidad del 99% (p < 0,01).



a



b



c

Figura 1: Función (6) ajustada a los valores de incremento diamétrico anual obtenida a partir del grupo de datos independientes, para diferentes estratos sociales a) estrato superior; b) estrato intermedio y c) estrato oprimido.

The fitting function (6) for annual diameter increment obtained from independent data, for different social strata a) upper stratum, b) intermediate stratum and, c) suppress stratum

Pero sin duda que una función de este tipo permite predecir cuál será el incremento corriente anual de un árbol de determinado estrato social, cualquiera sea su tamaño, y allí radica su utilidad principal, más que en intentar describir su historia.

Por supuesto que la intención inicial fue desarrollar para *N. dombeyi* un grupo de modelos tal como lo realizado con *N. nervosa* (Chauchard, 1991), en el cual se ha logrado que todos los parámetros de las funciones posean significancia biológica; pero ello no se ha podido desarrollar plenamente con datos independientes de *N. dombeyi*. Sin embargo, hay una consideración que no se había tenido en cuenta en un principio, referida a la posibilidad de aplicación de las funciones construidas a partir de datos independientes. Efectivamente, al querer realizar la comprobación de la habilidad de predecir el incremento diamétrico en algunas de las parcelas permanentes del estudio, se ha encontrado que el valor de la asíntota de la función era determinante. Si la función se ajustaba con un valor elevado de la asíntota permitía su aplicación para todo tamaño de árbol, si el valor de la asíntota se ajustaba a los valores naturales promedios no se podía predecir el incremento de aquellos árboles cuyos diámetros se aproximaban o superaban el diámetro asíntótico. Ello ha permitido, entonces, replantear el objetivo de estos modelos ajustados con datos independientes, siendo el de predecir el incremento diamétrico corriente de árboles de diferentes estratos de competencia.

Un aspecto biológico que se puede analizar de los resultados derivados de estos modelos son los tiempos de culminación del crecimiento para los diferentes estratos sociales de *N. dombeyi*. Se estimó una culminación temprana, a los 14 años, del incremento corriente del estrato suprimido y algo más retrasadas y similares entre sí, para los estratos intermedio y superior, de 30 y 34 años, respectivamente (cuadro 3). Las culminaciones tan tempranas de estas especies señalan el carácter intolerante de las especies; ello se puede apreciar especialmente con los árboles suprimidos cuyas prematuras culminaciones (cuadro 3) indican la poca capacidad de crecer bajo sombra. Un árbol suprimido de *N. dombeyi* culmina su incremento corriente en diámetro a los 14 años a la altura del pecho, que representa un 42% de la edad de culminación del resto de los estratos. Se puede considerar lógico el resultado de que los estratos dominante e intermedio de *N. dombeyi* presenten cul-

CUADRO 3

Parámetros de la función de rendimiento (2) para el grupo de datos independientes de *N. dombeyi* y los parámetros biológicos relacionados. Máx ICA: Máximo Incremento Corriente Anual en Diámetro.

Parameters of the function (2) for the *N. dombeyi* group independent data and related biological parameters. Max. ICA: Maximum Diameter Current Annual Increment

Estrato	m	D	k	MCA [cm/año]	TV [años]	DPI [cm]	CRPI [%]	Máx. ICA [cm/año]	TPI [años]
Superior	0,164639	170	0,00535917	0,39	435	19,6	3,3	0,638	34
Intermedio	0,119463	109	0,00427321	0,21	524	9,7	3,6	0,348	30
Oprimido	0,0608023	49	0,00476379	0,11	445	2,5	7,8	0,194	13

Minaciones a edades similares, ya que al ser individuos heliófilos creciendo en estratos que reciben luz solar directa, la diferencia radica en que el menor tamaño de copa de los árboles intermedios provoca un menor ritmo de crecimiento, pero no una diferencia en el momento de la culminación.

El orden de culminación del incremento en diámetro está en armonía con los requerimientos de las especies por la luz (Klepac, 1983). En virtud de los resultados y en relación con los *Nothofagus*, que crecen en formaciones mixtas, se establece el temperamento más intolerante de *N. dombeyi* respecto *N. nervosa*, cuyas culminaciones se determinaron a los 56 años para el estrato superior y a los 38 años para el estrato inferior (Chauchard, 1991). Cabe la aclaración de que en el citado estudio de *N. nervosa* los estratos intermedio y suprimido se analizaron conjuntamente. También Donoso (1993) cita la mayor tolerancia de *N. nervosa* respecto de *N. dombeyi*.

Pero como se dijo, los valores anteriormente discutidos de los parámetros son para individuos que no cambian su estrato social, ya que si lo hicieran, cosa probable en bosques naturales, se podrían dar culminaciones múltiples, dados por el ocasional aumento o descenso de los incrementos originados por la repentina liberación o paulatina opresión.

Consideraciones de los modelos ajustados con las Series de Crecimiento. Los modelos ajustados con los grupos de datos constituidos por series reales de crecimiento permiten realizar apreciaciones biológicas desde otro enfoque.

Los ajustes de las series de crecimiento con la función (6) han tenido buenos estadísticos. Se

observan buenas bondades gráficas de los ajustes (Fig. 2). También se observaron pocas diferencias entre los parámetros ajustados con asíntota libre (cuadro 4) y los obtenidos con la asíntota conocida (cuadro 5). En virtud de ello los coeficientes de determinación son iguales o superiores al 94% y los errores estándares menores a 0,11 cm/año de incremento diamétrico. Además, a través de los diferentes parámetros biológicos se han podido realizar importantes inferencias sobre la dinámica de *N. dombeyi*.

Con los parámetros de la función de rendimiento (2) se derivó la correspondiente de incremento diamétrico en función del tiempo. Finalmente los parámetros de las funciones (2) y (3) ajustadas se pueden observar en los cuadros 4, 5 y 6.

Los resultados obtenidos con los modelos de *N. dombeyi*, ajustados con las series de crecimiento, permiten revelar la dinámica promedio de los árboles en el área estudiada, para períodos de hasta 100 años; ésta constituye la edad máxima de las fuentes de datos que han limitado los estudios a las mismas. A pesar de ello se han podido realizar inferencias interesantes sobre la biología de *N. dombeyi*.

El significado biológico de estos modelos es diferente al obtenido con datos independientes, pues justamente la interdependencia de los datos permite describir la dinámica para los valores promedios del conjunto de árboles estudiados, que en la actualidad pertenecen al mismo estrato social. Y respecto a este punto hay una serie de consideraciones importantes. Primero, como ya se expuso, el hecho de que un árbol pertenezca hoy a un determinado estrato de competencia no significa que sea al que haya pertenecido a lo largo de su

CUADRO 4

Parámetros y estadísticos obtenidos por regresión no lineal de la función (6) a partir de los promedios de las series de crecimientos y con el parámetro m libre.

Parameters and statistics obtained by non-linear fitting of equation (6) from the average real growth series and with parameter m as free

Estrato	Parámetro a	Parámetro D	Parámetro m
Superior	0,432448	100,00	0,32454
Intermedio	0,311295	65,00	0,228006
Oprimido	0,276584	48,13	0,214579
Estrato	EMA [cm]*	EEE [cm]*	SCR [cm ²]*
Superior	0,0810	0,1191	0,0685
Intermedio	0,0383	0,0505	0,0178
Oprimido	0,0380	0,0651	0,0170

(*). corresponden a desvíos de valores de incrementos en cm/año.

CUADRO 5

Parámetros y estadísticos obtenidos por regresión lineal múltiple de la función (6) a partir de los promedios de las series de crecimientos, con el parámetro m fijo para cada estrato social de *N. dombeyi*.

Parameters and statistics obtained by linear fitting of equation (6) of the average real growth series, with parameter m as a constant for each *N. dombeyi* social stratum.

Estrato	Parámetro a	Parámetro D	Parámetro m
Superior	0,398427	114,79	0,32454
Intermedio	0,290369	74,25	0,228006
Oprimido	0,276596	48,13	0,214544
Estrato	R^2 [%]	EEE [cm]	SCR [cm]
Superior	97,5	0,1076	0,0695
Intermedio	9,4	0,0458	0,0147
Oprimido	98,2	0,0582	0,01695

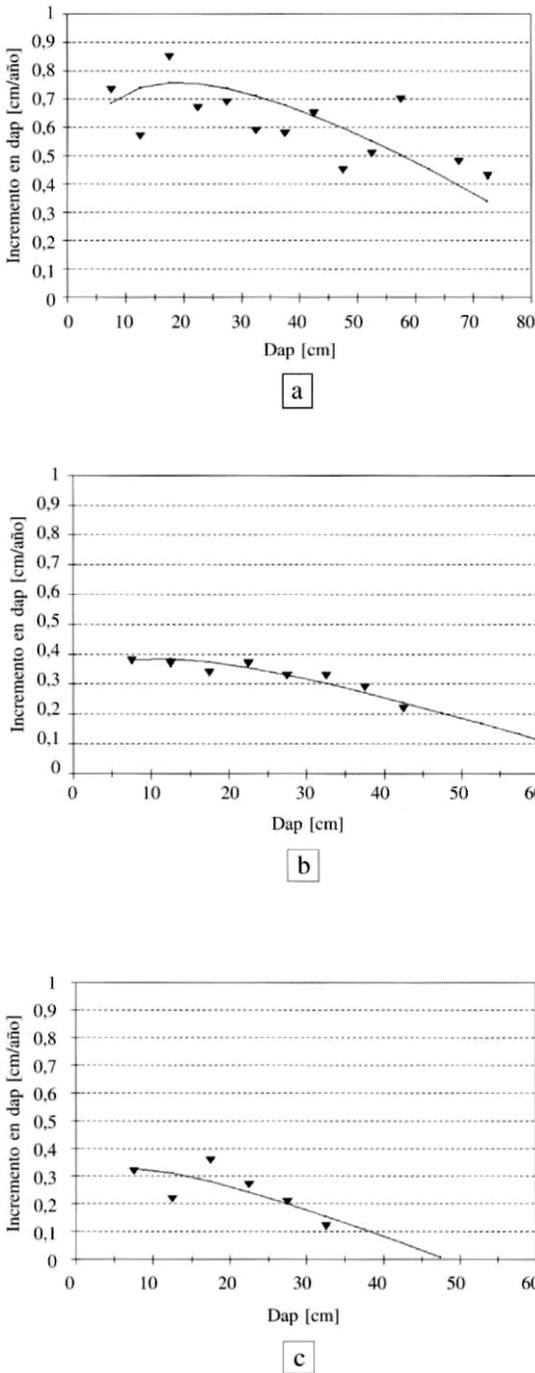


Figura 2. Función (6) ajustada a los datos de incrementos diamétricos promedios obtenidos de las series de crecimiento, para diferentes estratos sociales a) estrato superior; b) estrato intermedio y c) estrato suprimido. The fitting function (6) from the growth series using average diameter increments by diameter classes for different social strata a) upper stratum, b) intermediate stratum and c) suppress stratum

vida; en este sentido la importante diferencia con los modelos desarrollados a partir de datos independientes, es que ahora se podría llegar a inferir cuáles fueron sus estados de competencia anteriores. Segundo, si las series pertenecen a árboles de muy diferentes tamaños se podría estar relacionando crecimientos de árboles de diferentes estratos al promediar, por ejemplo, el crecimiento actual de una planta oprimida de 20 cm, con el de otra que actualmente es oprimida con un dap de 35 cm, pero que cuando tenía 20 cm podría no haberlo sido. Esta última consideración limita el estudio a los árboles de mayor edad, es decir, si se espera que los árboles en estratos intermedios alcancen diámetros máximos de 60 cm, los análisis de las dinámicas deben basarse en árboles de al menos diámetros de 45-50 cm.

Las muestras utilizadas de *N. dombeyi* presentan mayoritariamente edades de entre 70 y 100 años; considerando que pueden llegar a edades de entre 250-300 años, las posibilidades de extrapolación para inferir la dinámica por encima de estas edades dependerán de lo adecuado de los valores de los parámetros de las funciones.

Se pueden notar en los cuadros 3 y 6 que los parámetros asintóticos de los modelos son sensiblemente diferentes según con qué grupo de datos se hayan obtenido, a excepción del estrato suprimido, cuyos valores son coincidentes (48 cm). Sin embargo, los puntos de inflexión contrariamente se mantuvieron sensiblemente similares para los estratos superior e intermedio, mientras que el estrato suprimido presenta un retardo de 10 años en las series de crecimientos respecto del grupo de datos independientes (cuadros 3 y 6).

Esta diferencia nos indica que la historia promedio de los árboles suprimidos estudiados es más cercana a la de los intermedios, ya que sus parámetros biológicos se asemejan.

A pesar de los intentos de obtener modelos que se pudieran extrapolar hasta la edad de madurez, la falta de muestras mayores de 100 años no ha permitido salvar una inconsistencia de las funciones más allá de esta edad. La misma consiste en la igualación de los crecimientos corrientes anuales entre estratos diferentes, a edades mayores a las estudiadas y todavía biológicamente aceptables (>140 años y <300 años). Esta inconsistencia ya fue detectada por Chauchard (1991), en el caso de emplear la hipótesis de asíntota común para describir el crecimiento de árboles de diferentes es-

CUADRO 6

Parámetros de la función de rendimiento (2) para series de crecimientos de cada estrato de *N. dombeyi* y los parámetros biológicos relacionados. Máx ICA: Máximo Incremento Corriente Anual en Diámetro.

Parameters of function (2) from the real growth series for *N. dombeyi* social strata and related biological parameters.

Max. ICA: Maximum Diameter Current Annual Increment.

Estrato	m	D	k	MCA [cm/año]	TV [años]	DPI [cm]	CRPI [%]	Máx. ICA [cm/año]	TPI [años]
Superior	0,32454	100,00	0.01302008	0,49	203	18,9	4,0	0,758	30
Intermedio	0,228006	74,25	0,008061	0,24	305	10,9	3,5	0,387	32
Suprimido	0,214579	48,13	0,01036473	0,21	234	6,8	4,8	0,327	23

tratos sociales. Tal inconsistencia sería remediable ampliando la muestra con árboles de edades mayores a las disponibles.

Consideraciones generales. Si bien el parámetro D representa matemáticamente una asíntota, es decir un valor al que la función se aproximará pero que no alcanzará, en un primer momento primó el sentido de que el valor final sea próximo a valores factibles de alcanzar en la naturaleza de estos bosques. Con el grupo de datos independientes de *N. dombeyi* ello trajo aparejado, además de peores estadísticos, un desplazamiento del valor del parámetro m, produciendo en todos los casos un retardo del momento de inflexión de la curva de crecimiento. El efecto se puede observar en la figura 3, que se ha tomado como ejemplo: para el estrato superior de *N. dombeyi* se ha hecho variar el parámetro D entre un valor natural de 130 cm, dado por la distribución diamétrica, y otro extremo que se podría llamar no natural de 190 cm. A medida que aumenta D, se produce un descenso de m, en un principio bruscamente y luego ya más suavemente, y lo mismo ocurre con la suma de cuadrados (SC) que a partir del valor de 160 cm tiende a estabilizarse. Esto ocasiona que a mayores valores de D, anterior es la culminación del crecimiento corriente anual y mejores estadísticos se obtienen, pero el aumento de D no es proporcional al descenso de m y de la suma de cuadrados residuales. Tal situación significa que, para obtener un buen ajuste, se debe poseer en la función un parámetro estadísticamente aceptable pero biológicamente inapropiado.

La cuestión a resolver es, ¿se puede sacrificar la significancia biológica del parámetro asíntótico D, en pos de lograr un buen ajuste estadístico de la función dentro del rango de datos? En otras palabras, ello significa perder unas de las cualidades de los modelos teóricos, que es la posibilidad de extrapolación fuera de los rangos de datos, ya que tal parámetro adopta un valor que, bajo las condiciones de crecimiento explicadas por el modelo, es biológicamente inalcanzable (aproximable bajo el concepto de asíntota). Hay autores que trabajando con *Nothofagus pumilio* (Peri y Martínez, 1997), con o sin conocimiento de la causa, han asignando valores a D que, si bien se pueden encontrar naturalmente, no es posible hacerlo para las condiciones de crecimiento que la función describe. Mientras que por otro lado, en un trabajo con *Nothofagus nervosa* (Chauchard, 1991), se ha defendido el empleo de valores naturales de D, acordes con los patrones de crecimiento de las funciones. Ambos trabajos han utilizado datos de características diferentes; mientras que el primero empleó series de crecimiento el segundo lo hizo con datos independientes, y han arribado a resultados satisfactorios en términos generales. En el presente estudio, con datos independientes se ha considerado que es viable violar la significancia del parámetro D, a cambio de que el patrón de crecimiento sea biológicamente razonable y la función se comporte aceptablemente dentro del rango de datos; y entendiendo que estas funciones serán más prácticas para predecir los incrementos corrientes actuales para períodos cortos (hasta decenales), en vez de describir evoluciones de largo plazo.

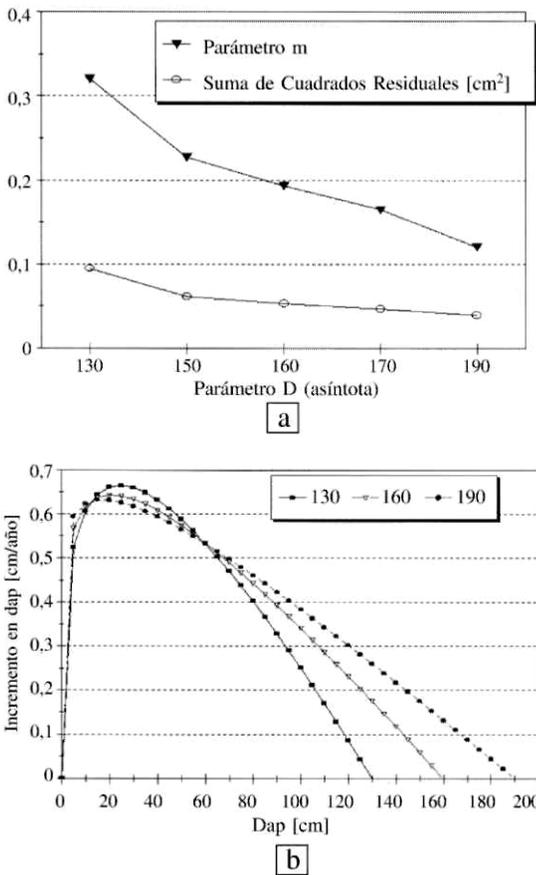


Figura 3: a) Relación entre los parámetros D y m, y las correspondientes sumas de cuadrados de los residuos (SCR) para árboles del estrato superior, b) Diferentes curvas de crecimiento obtenidas de la función (6) para diferentes valores de D fijados arbitrariamente

a) Relation between D and m parameters and residual sum of squares (SCR) for the upper stratum and b) growth curves for different D values, arbitrarily chosen

Entonces para el grupo de datos independientes de *N. dombeyi* finalmente se lograron ajustes con diámetros asíntóticos no naturales, excepción hecha del estrato suprimido; los valores obtenidos del parámetro D fueron: estrato superior: 170 cm; estrato intermedio: 109 cm y estrato suprimido: 49 cm (cuadro 3).

Analizados los parámetros de vida que se obtuvieron con ambas fuentes de datos, posiblemente lo más llamativo sea la similitud entre los correspondientes a los estratos dominantes e intermedios (cuadro 3 y 6), a pesar de las diferentes significancias que los modelos de ambos grupos tienen en la explicación de la dinámica de las especies.

Se encontraron diferencias entre los valores absolutos promedios de los incrementos de cada estrato (MCA) (cuadros 3 y 6) para los dos grupos de datos; pero estos pueden ser tomados como una referencia, pues dicho promedio considera todo el tiempo de vida (TV) de cada función que, como se ha visto, son variables según la especie y estrato. Dicho de otra forma, promedian para todo el TV los incrementos estimados para todas las clases diamétricas y, por las razones expuestas, se pueden estar promediando incrementos de clases mayores a las que usualmente se pueden encontrar en las zonas de estudio no naturales. Este es el caso de los MCA estimados con los modelos desarrollados a partir de los datos independientes de *N. dombeyi*.

Los valores máximos de incrementos diamétricos anuales han variado con los ajustes de los dos grupos de datos; para los tres estratos sociales los valores obtenidos con los modelos de las series de crecimientos han sido superiores a los obtenidos con el grupo de datos independientes (cuadros 3 y 6). Bajo la hipótesis de que los dominantes constituyen un estrato estable por largos períodos, hasta incluso toda la vida del individuo, se espera que las diferencias encontradas en los valores máximos puedan atribuirse a una variación lógica natural del bosque estudiado. Efectivamente, el número de muestras disponibles para las primeras clases diamétricas (dap < 20 cm), que es donde se producen estos máximos, no es elevado para el grupo de datos independientes, por lo que podría suponerse que las diferencias se deban a variaciones locales de los sitios donde se obtuvieron.

Las diferencias entre los incrementos máximos del estrato intermedio se consideran también atribuibles a variaciones naturales, por lo que al momento de producirse la culminación (en ambos grupos ocurrió al mismo tiempo) el árbol ya se encuentra socialmente definido en un estrato de crecimiento o competencia inferior.

El estrato suprimido termina de caracterizar la dinámica de la competencia; los valores máximos encontrados en las series de crecimiento son levemente inferiores a los máximos del estrato intermedio. Ello se puede interpretar como que la tendencia del desarrollo futuro de árboles juveniles, creciendo en un estrato intermedio, recién se está produciendo en los momentos de ocurrencia de las culminaciones de los incrementos corrientes de la especie. A partir del estado competitivo que posee

un árbol intermedio en este momento se define su tendencia a mantenerse en el mismo o hacia un estado suprimido.

Los estratos superiores e intermedio presentan similitudes entre las culminaciones de los crecimientos corrientes anuales en los dos grupos de datos, cercanas a los 30 años y, como se expuso precedentemente, con niveles de incrementos también similares. Al estar un estrato intermedio recibiendo luz directa, ello es suficiente para mantener un patrón de crecimiento natural y similar al de los árboles dominantes, pero a un ritmo menor.

De acuerdo a los resultados, la hipótesis de que el estrato intermedio es inestable queda en duda, al menos para la primera mitad del ciclo de vida estimado. La similitud para los primeros 120 años de vida de los patrones de crecimiento de ambos grupos de datos confirma que una vez que el individuo alcanzó el canopeo superior como estrato intermedio es capaz de mantenerse en esa condición hasta la madurez o se produzca la liberación. De acuerdo a estudios realizados en estos bosques (Chauchard *et al.*, 1996), el estrato intermedio representa aproximadamente el 10% de la población madura; ahora se puede suponer que estos árboles, en bosques regulares, podrían haber alcanzado esta condición en su juventud y mantenerse así hasta la madurez. La pregunta que queda por responder es ¿hasta qué edad o tamaño un individuo de *N. dombeyi* es capaz de responder a una liberación?

El estrato suprimido es el que presenta mayor diferencia entre los grupos y ello puede estar marcado por la dinámica natural de competencia proceso que estaría siendo descrito por la curva ajustada con las series de crecimiento. Para árboles que crecen en grupos regulares de edades, la diferenciación de estratos es un proceso de competencia que se define en la etapa juvenil. Un individuo que alcanza cierta edad como suprimido puede haber sido como resultado de haber sucumbido en la lucha por los recursos del micrositio que ocupan. La función dada por los datos independientes se podría asimilar para aquellos casos en que el renoval se desarrolla hasta su muerte bajo una fuerte opresión de sus pares, pero si así fuera difícilmente tenga la evolución dada por esta función, ya que la muerte sobrevendría antes de alcanzar los diámetros mayores de este estrato. Por lo tanto las evoluciones dadas por la función (2) de los estratos suprimidos pueden considerarse

como la de un árbol que habiendo perdido la competencia por la luz y espacio en su etapa juvenil alcanza el inicio de la fase de madurez como suprimido.

A la luz de los resultados se vuelve a poner en duda la hipótesis de rendimiento final común para un sitio dado (Pienaar, 1969; Vázquez, 1988) cuando se estudian los crecimientos a nivel individual. Ratificando lo encontrado en *N. nervosa* (Chauchard, 1991), se ha demostrado que los individuos que crecen en un mismo sitio pero bajo diferentes presiones competitivas no alcanzarán las mismas dimensiones finales.

En la dinámica natural del bosque de *Nothofagus* puede ocurrir que un individuo pase por etapas sucesivas de opresión y liberación y que a través del fenómeno de competencia se va cumpliendo la selección natural, que principalmente actúa sobre los individuos que se desarrollan en inferioridad de condiciones. Estos individuos, que poseen el potencial suficiente, pero desarrollan en condiciones desventajosas, nunca alcanzarán las dimensiones de aquellos individuos que aprovechan al máximo los elementos del sitio (Chauchard, 1991).

CONCLUSIONES

- El modelo de Bertalanffy-Richards estudiado posee una gran flexibilidad y se ha adaptado satisfactoriamente a los distintos grupos de datos con los que se ha trabajado. Pero dicha flexibilidad puede ser riesgosa, dado que permitiría obtener ajustes de validez estadística pero de poca consistencia biológica, por lo que se deben extremar las precauciones al momento de analizar los modelos ajustados.
- El conocimiento de los factores biológicos asociados al fenómeno de crecimiento estudiado y de las características matemáticas del modelo utilizado, junto a la numerosa base de datos, ha permitido ajustarlo exitosamente, logrando un adecuado balance entre los resultados estadísticos y biológicos. Sin embargo, han quedado algunas inconsistencias, que se atribuyen a la falta de datos en las primeras clases diamétricas de los árboles suprimidos para el grupo de datos independientes y de series de crecimientos mayores a los 100 años de edad a la altura del pecho.

- Se rechaza la hipótesis de asíntota común cuando se modela el crecimiento de árboles individuales de diferentes estratos sociales. El crecimiento de las especies estudiadas está positivamente correlacionado con la posición sociológica que ocupen en el canopy y por ende con el volumen de la copa.
- El tamaño final del árbol y el momento de culminación de su crecimiento corriente anual está fuertemente correlacionado con el estrato de competencia que vaya ocupando en su vida.
- La culminación del crecimiento corriente anual es anterior en árboles suprimidos, respecto de los dominantes, no así la de los intermedios que presentan una época de culminación semejante a la de los dominantes.
- *N. dombeyi* presentaron valores máximos de incrementos medios en diámetro que pueden superar los 0,6 cm/año.
- Los momentos de culminaciones de los incrementos corrientes en diámetro ocurren hasta los 30 años, según el estrato social que ocupen los árboles.
- En masas regulares de *N. dombeyi* la diferenciación del estrato dominante se produce hasta los 10 años (edad al dap) y entre los 10 a 30 años se diferencian los intermedios y suprimidos.
- La especie estudiada define su posición social y su tendencia al desarrollo en la fase juvenil, y pueden mantenerse creciendo en un estrato intermedio hasta la fase de madurez.
- Cuando se ajusten datos independientes del mismo estrato social, sólo pueden emplearse para la predicción del incremento en el corto plazo. Para modelos biológicos como el empleado, se debe sacrificar la significancia biológica del parámetro asíntótico como para que se pueda predecir el incremento en el 95% de los tamaños que pueden ser esperados encontrar en el rodal.

BIBLIOGRAFIA

- CHAUCHARD, L. 1991. Modelos de crecimiento individual del Raulí *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. Actas VI Jornadas Técnicas: Inventario, Modelos de Producción y Crecimiento Forestales. Eldorado, Misiones, 246-276 pp.
- CHAUCHARD, L., R. SBRANCIA, M. GONZALEZ PEÑALBA, L. MARESCA, A. RABINO. 1999. "Aplicación de leyes fundamentales de la densidad a bosques de *Nothofagus*: I. Regla de los -3/2 o ley del autorraleo", *Bosque* 20 (2): 79-94.
- CHAUCHARD, L., M. GONZALEZ PEÑALBA, L. MARESCA, A. RABINO, R. SBRANCIA. 1996. Informe Final Proyecto Dinámica y manejo de bosque de *Nothofagus*. San Matín de los Andes. UNC-INTA-APN. Inédito, 93 p.
- DONOSO, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Ecología forestal*. Santiago de Chile, 1^{ra} ed., Universitaria S.A., 484 p.
- DRAPER, N., H. SMITH. 1981. *Applied regression analysis*. New York, 2^{da} ed., John Wiley & Sons, 673 p.
- KLEPAC, D. 1983. *Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales*. Chapingo, Universidad Autónoma de Chapingo, 365 p.
- OSUMI, S. 1983. Applicabilité de la fonction de Richards a l'analyse de croissance de l'arbre. Les Colloques de l'INRA, (17): 77-86.
- PERI, P., G. MARTINEZ. 1997. Crecimiento diamétrico de *Nothofagus pumilio* para dos condiciones de copa en un sitio de calidad media de Santa Cruz (Argentina). *Revista de Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 5 (2).
- PIENAAR, L. 1969. "Towards the development of forest management tables", *Forestry in South Africa* (10): 15-19.
- RICHARDS, F. 1959. "A flexible growth function for empirical use", *J. of Exp. Bot.*, 10 (29): 290-300.
- SBRANCIA, R., A. RABINO, S. GOICOECHEA. 1998. Plan de ordenación forestal: cantones Trompúl, Abanico y Pil Pil. San Martín de los Andes. Universidad Nacional del Comahue. Inédito, 51 p.
- SPURR, S., B. BARNES. 1980. *Ecología Forestal. México*, 3^{ra} ed., John Wiley & Sons, 90 p.
- URIBE, G. A. 1987. "Cómputo de la regresión lineal múltiple y de la regresión no lineal", *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*, 3 (1 y 2): 124-179.
- VANCLAY, J. 1994. "Synthesis-growth models for tropical forests: a synthesis of models and methods", *Forest Science*, 41 (1): 7-42.
- VAZQUEZ, V. 1988. "Crecimiento de un bosque de Guadalupe explotado en el litoral pacífico colombiano: estudio del crecimiento diamétrico (I)". *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*, junio: 35-62 p.
- ZEIDE, B. 1989. "Accuracy of equations describing diameter growth", *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1283-1286.