

CURVAS DINÁMICAS DE CRECIMIENTO EN ALTURA DOMINANTE PARA *Terminalia amazonia* (Gmel.) Excell EN COSTA RICA

DYNAMIC DOMINANT HEIGHT GROWTH CURVES FOR *Terminalia amazonia* (Gmel.) Excell IN COSTA RICA

Héctor M. De los Santos-Posadas¹, Marcelino Montero-Mata² y Markku Kanninen³

¹Forestal. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. 56230. Montecillo, Estado de México. (hmsantos@colpos.mx). ²Dinámica de Plantaciones. Universidad de Helsinki. Finlandia/CATIE, Turrialba, Costa Rica. (mmontero@catie.ac.cr) (mmonterom@costarricense.cr). http://www.costarricense.com/MMONTEROM/. ³Environmental Services and Sustainable Use of Forests. Programme Center for International Forestry Research (CIFOR). (m.kanninen@cifor.org)

RESUMEN

Un conjunto de ecuaciones de altura dominante basadas en los modelos de Chapman-Richards y Hossfeld se ajustaron a datos de plantaciones coetáneas de *Terminalia amazonia* en dos regiones de Costa Rica. Las ecuaciones corresponden a ecuaciones dinámicas o de diferencia algebraica definidas como estructuras de valor medio esperado y ajustadas con modelos de efectos mixtos en niveles múltiples. El mejor ajuste estadístico lo ofrece la estructura polimórfica de Chapman-Richards, pero sobreestima el desarrollo en las edades intermedias (12 a 20 años). La ecuación de polimorfismo asintótico derivada de Hossfeld posee un ajuste similar a Chapman-Richards polimórfico pero representa mejor el patrón de desarrollo, ya que su diseño implica un compromiso entre el polimorfismo de una sola asintota y las curvas anamórficas.

Palabras clave: Anamorfismo, Chapman-Richards, Hossfeld, índice de sitio, modelos mixtos, polimorfismo.

INTRODUCCIÓN

Terminalia amazonia (Gmel.) Excell es una especie con gran potencial de crecimiento en colinas y planicies costeras, en suelos rojos o amarillos, lateríticos profundos, derivados de materiales aluviales o ígneos (Nichols y González, 1992; Flores, 1994; CATIE, 1997). En Costa Rica la especie se localiza de forma natural en la zona Norte, desde Úpala hasta Sarapiquí, y en la zona Sur en toda la región Brunca; se distribuye en el bosque tipo húmedo Premontano, húmedo tropical y muy húmedo tropical. La madera de *T. amazonia* se usa principalmente en productos sólidos de madera y por su alto peso específico (0.6 a 0.7) es una de las especies con mayor potencial para el pago de bonos por secuestro de carbono (Montero y Kanninen, 2005).

Recibido: Octubre, 2004. Aprobado: Abril, 2006.
Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 40: 521-532. 2006.

ABSTRACT

A set of dominant height equations based on the Chapman-Richards and Hossfeld models were fitted to data from even-aged plantations of *Terminalia amazonia* in Costa Rica. The equations were classified as dynamic or algebraic difference equations, defined as expected mean value structures and fitted under a multilevel mixed effect model criterion. The best statistical fit is produced by the polymorphic Chapman-Richards structure, but the model overestimates height development at the intermediate age range (12 to 20 years). The multi-asymptotic polymorphism equation derived from Hossfeld shows fit conditions similar to the polymorphic Chapman-Richards and better represents the growth pattern since the equation design is a compromise between single asymptote polymorphism and anamorphic growth curves.

Key words: Anamorphism, Chapman-Richards, Hossfeld, site index, mixed models, polymorphism.

INTRODUCTION

Terminalia amazonia (Gmel.) Excell is a species with potential for growing on hillsides and coastal plains, in red or yellow soils, deep laterite derived from alluvial or igneous materials (Nichols and González, 1992; Flores, 1994; CATIE, 1997). In Costa Rica the species is localized naturally in the north, from Úpala to Sarapiquí, and in the South, the entire region of Brunca. It is distributed in premontane moist, moist tropical and very wet tropical forests. *T. amazonia* wood is used mainly in solid wood products, and because of its high specific weight (0.6 to 0.7), it is one of the species with greatest potential for carbon sequester payments (Montero and Kanninen, 2005).

Through the program of incentives for reforestation in Costa Rica, *T. amazonia* has been planted on 172 ha in the northern region, 1097 ha in the south, 103 ha in the Central Pacific region, 129 ha in Sarapiquí

A través del programa de incentivos para la reforestación de Costa Rica se han reforestado con *T. amazonia* 172 ha en la zona Norte, 1097 ha en la zona Sur, 103 ha en el Pacífico Central, 129 en Sarapiquí y 341 en la zona Atlántica. La altitud de las plantaciones va del nivel del mar a 1100 m, con temperaturas anuales entre 21 y 24 °C, y precipitaciones anuales entre 2000 y 4500 mm. La especie soporta hasta cuatro meses de sequía (Nichols, 1994).

A pesar de su facilidad de adaptación, su productividad podría mejorarse en gran medida mediante una selección de sitio adecuada. En rodales forestales la calidad de sitio se evalúa generalmente a través del índice de sitio (IS). Para ello es preciso modelar adecuadamente el crecimiento de la altura dominante del rodal. El crecimiento de la altura dominante se generaliza a un tercer factor (IS), que es la altura dominante del rodal a una edad de referencia comúnmente definida como la edad base. Así, conocido un par de edad y altura en un rodal, es posible localizar la curva equiproductiva a la cual pertenece y permiten al silvicultor clasificar y proyectar el crecimiento del rodal (Avery y Burkhart, 1994).

El crecimiento en altura dominante se analiza mediante expresiones de crecimiento derivadas de ecuaciones diferenciales que describen el cambio en la biomasa total acumulada en el tiempo (Pienaar y Turnbull, 1973; Clutter *et al.*, 1983; Davis *et al.*, 2001). Para generar sistemas de predicción consistentes se han diseñado métodos *ad hoc* como el de diferencia algebraica (DA) que asegura consistencia e invarianza, para que la selección de la edad base no afecte las determinaciones de desarrollo en altura ni el cálculo del IS (Bailey y Clutter, 1974; Ramírez *et al.*, 1987). Al modelar el patrón de crecimiento en altura es crucial una adecuada selección de la expresión de crecimiento y, dada su flexibilidad, la formulación de Chapman-Richards se usa con este propósito (Amaro *et al.*, 1998; Cao, 1993). Cieszewski y Bailey (2000) y Cieszewski (2001) describen una filosofía para generar ecuaciones de desarrollo en altura denominada diferencia algebraica generalizada (DAG) que amplía las hipótesis de crecimiento posibles sobre los parámetros de los modelos logrando, además, la invarianza respecto a la edad base y su proyección.

En este artículo se usan estructuras tradicionales de DA y una ecuación derivada con DAG para describir adecuadamente el patrón de crecimiento en altura dominante para plantaciones de *T. amazonia* en Costa Rica a través de modelos de efectos mixtos no lineales (MEMNL). Al estructurar nuestros modelos como MEMNL se contrarresta el efecto de autocorrelación debido a observaciones tomadas en una misma unidad experimental y se logra una mejor

and 341 ha in the Atlantic region. Altitude of the plantations ranges from 0 to 1100 m, with annual mean temperatures between 21 and 24 °C, and annual precipitation between 2000 and 4500 mm. The species can withstand up to four months of drought (Nichols, 1994).

In spite of its ability to adapt, productivity could be improved greatly by selecting suitable sites. In forest stands site quality is evaluated generally through the site index (SI), for which it is necessary to model adequately growth of dominant stand height. Dominant height growth is generalized to a third factor (SI), which is the dominant stand height at a reference age commonly defined as the base age. Thus, if a pair of age and height in a stand is known, it is possible to locate the equiproductive curve to which it belongs, allowing the silviculturist to classify and project stand growth (Avery and Burkhart, 1994).

Growth in dominant height is analyzed by means of growth expressions derived from differential equations that describe the change in total accumulated biomass over time (Pienaar and Turnbull, 1973; Clutter *et al.*, 1983; Davis *et al.*, 2001). To generate systems of consistent prediction, *ad hoc* methods have been designed, such as algebraic difference (AD) that assures consistency and invariance, so that the selection of the base age does not affect the determinations of development in height or calculation of SI (Bailey and Clutter, 1974; Ramírez *et al.*, 1987). When modeling the height growth pattern, a suitable selection of the growth expression is crucial and, given its flexibility, the Chapman-Richards formula is used for this purpose (Amaro *et al.*, 1998; Cao, 1993). Cieszewski and Bailey (2000) and Cieszewski (2001) describe a philosophy for generating height growth equations called generalized algebraic difference (GAD), which increases the possible growth hypotheses on the model parameters, obtaining, in addition, the invariance relative to the base age and its projection.

In this article traditional AD structures and a GAD-derived equation are used to adequately describe the dominant height growth pattern of *T. amazonia* in Costa Rica by means of non-linear mixed effects models (NLMEM). When structuring our models as NLMEM, the effect of auto-correlation is countered due to observations taken in a single experimental unit, and a better description of the growth pattern is achieved (Cieszewski, 2003).

MATERIALS AND METHODS

The information used for this study comprised dominant height averages from 61 plots with at least two repeated

descripción del patrón de crecimiento (Cieszewski, 2003).

MATERIALES Y MÉTODOS

La información utilizada para el presente estudio consistió en los promedios de altura dominante provenientes de 61 parcelas con al menos dos remediciones cada una. Estas parcelas están en la zona Norte (Vertiente del Atlántico) y Sur (Vertiente del Pacífico) de Costa Rica (Figura 1), en diferentes condiciones fisiográficas, edáficas y climáticas. El tamaño de las parcelas varía en cada zona, desde 314 hasta 1215 m²; el manejo es diverso y el espaciamiento más común es 3×3 m. Todas las plantaciones fueron establecidas por organizaciones no gubernamentales. El patrón de desarrollo en altura como series de crecimiento se ilustra en la Figura 2, donde se distinguen los datos de cada zona. Durante la fase inicial de desarrollo de los modelos se descartaron los datos correspondientes a la plantación más antigua. Sin embargo, se consideró que estos puntos actúan como referencia de la potencialidad del desarrollo en altura por lo que se conservan dentro de las bases de datos usadas.

Ecuaciones de altura

Cuatro estructuras basadas en las expresiones de Chapman-Richards y Hossfeld se utilizaron para derivar los modelos de crecimiento en altura para *T. amazonia* (Cuadro 1). Tres de ellas se generaron con DA y el modelo G-i se derivó usando la DAG (Cieszewski, 2001). La estructura de la curva promedio de la cual se derivan estas expresiones corresponde a los siguientes modelos generales:

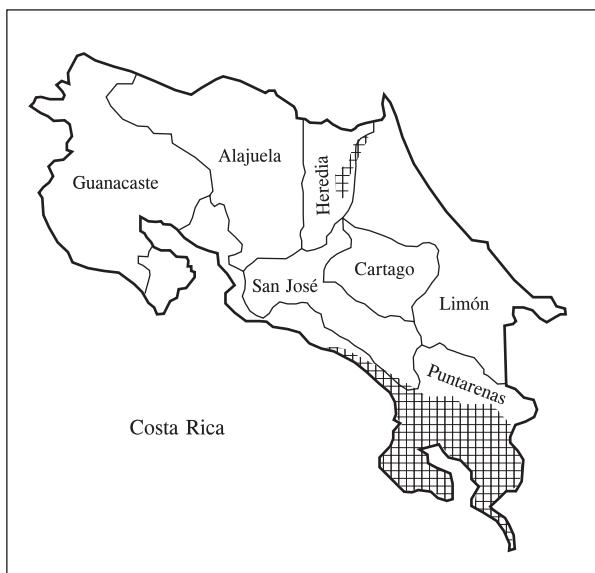


Figura 1. El área con cuadrícula muestra la distribución aproximada de las plantaciones de *Terminalia amazonia* en Costa Rica.

Figure 1. The gridded area shows the approximate distribution of the *Terminalia amazonia* plantations in Costa Rica.

measurements each. These plots are in the North (Atlantic slope) and south (Pacific slope) of Costa Rica (Figure 1), in different physiographic, edaphic and climatic conditions. Size of the plots varies in each zone, from 314 to 1215 m²; management is diverse and the most common spacing is 3×3 m. All of the plantations were established by non-governmental organizations. The height development pattern as growth series is illustrated in Figure 2, in which data from each zone are distinguished. During the initial phase of model development, the data corresponding to the oldest plantation were discarded. However, it was considered that these points act as a reference for height development potential and were thus kept in the data bases used.

Height equations

Four structures based on the Chapman-Richards and Hossfeld expressions were used to derive height growth models for *T. amazonia* (Table 1). Three of them were generated with AD and the G-i model using GAD (Cieszewski, 2001). The average curve structure from which these expressions are derived correspond to the following general models:

Hossfeld model

$$H(A; \theta, \omega, \delta) = \theta \left(1 - \omega e^{-t}\right)^{-1} \quad (1)$$

Chapman-Richards model

$$H(A; \alpha, \beta, \gamma) = \alpha \left(1 - e^{-\beta A}\right)^{\gamma} \quad (2)$$

where $H(A)$ = average dominant height at age A ; A = age in years; $t = \delta \times \ln(A)$; α, β, γ are the parameters to be estimated in the Chapman-Richards model; θ, ω, δ are the parameters to be estimated in the Hossfeld model; and e is the exponential function.

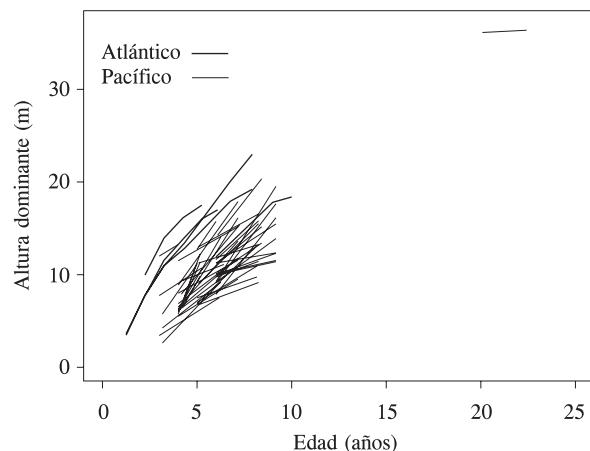


Figura 2. Datos observados de altura en parcelas remeasuredas de *Terminalia amazonia* en Costa Rica.

Figure 2. Observed data on height in re-measured plots of *Terminalia amazonia* in Costa Rica.

Cuadro 1. Estructura y nomenclatura para las ecuaciones dinámicas usadas para ajustar y predecir altura dominante. La notación se adaptó de Cieszewski (2001).

Table 1. Structure and nomenclature for the dynamic equations used to fit and predict dominant height. The notation was adapted from Cieszewski (2001).

Nombre	Forma	Tipo	Fuente
A-i	$H(t, t_0, H_0) = H_0 \frac{1 + \omega e^{-t_0}}{1 + \omega e^{-t}}$	Hossfeld anamórfica (DA)	Cieszewski (2001)
G-ii	$H(t, t_0, H_0) = \frac{1}{2} \frac{(H_0 + R)^2}{H_0 + R + 2e^{\omega} e^{-t}}$	Hosffeld con polimorfismo complejo (DAG)	Cieszewski (2001)
	donde		
	$R = \sqrt{H_0^2 + 4H_0 e^{\omega} e^{-t_0}}$		
CHR-i	$H(A, A_0, H_0) = H_0 \left(\frac{1 - e^{-\beta A}}{1 - e^{-\beta A_0}} \right)^{\gamma}$	Chapman-Richards anamórfica (DA)	Fang y Bailey (2001)
CHR-iii	$H(A, A_0, H_0) = \alpha \left(1 - \left(1 - \left(\frac{H_0}{\alpha} \right)^{\frac{1}{A_0}} \right)^{\frac{A}{A_0}} \right)^{\gamma}$	Chapman-Richards polimórfica (DA)	Amaro <i>et al.</i> (1998)

H y H_0 son la altura dominante y la altura dominante de referencia a la edad A_0 ; A =edad en años; $t = \delta \times \ln(A)$; $t = \delta \times \ln(A_0)$.

Modelo de Hossfeld

$$H(A; \theta, \omega, \delta) = \theta (1 - \omega e^{-t})^{-1} \quad (1)$$

Modelo de Chapman-Richards

$$H(A; \alpha, \beta, \gamma) = \alpha (1 - e^{-\beta A})^{\gamma} \quad (2)$$

donde, $H(A)$; parámetros de crecimiento)=altura dominante promedio a la edad A ; A =edad en años; $t = \delta \times \ln(A)$; α, β, γ son los parámetros a estimar en el modelo Chapman-Richards; θ, ω, δ son los parámetros a estimar en el modelo Hossfeld; y e es la función exponencial.

Uso de ecuaciones dinámicas

Las ecuaciones del Cuadro 1 corresponden a modelos de diferencia algebraica que se ajustan como pares de datos sin traslape en parcelas permanentes y donde las ecuaciones de predicción y proyección (IS) se ajustan simultáneamente para lograr compatibilidad en los parámetros (Borders, 1989). Así, los modelos de DA y DAG representan estructuras de valor medio esperado con $k-1$ parámetros y el ajuste tiende a linearizarse, mejora la convergencia y reduce el sesgo en los parámetros (Ratkowski, 1990). En los modelos la altura de referencia promedio H_0 se redefine como parámetro, y el modelo de diferencia algebraica se convierte en un modelo de valor medio esperado que implican el IS, ya que éste se obtiene al sustituir las condiciones iniciales de edad y altura observadas. La estructura está diseñada para que las predicciones

Use of dynamic equations

Table 1 equations correspond to algebraic difference models that can be fitted as pairs of data with no overlap in permanent plots and where the prediction and projection equations (SI) fit simultaneously to achieve compatibility in the parameters (Borders, 1989). Thus, AD and GAD models represent structures of expected mean values with $k-1$ parameters and the fit tends to become linear, convergence improves and bias in the parameters is reduced (Ratkowski, 1990). In the models the average reference height H_0 is redefined as parameter, and the algebraic difference model is converted into a model of expected mean value, which implies SI since this is obtained when the initial conditions of observed age and height are substituted. The structure is designed so that the predictions (also called projections) of dominant height are invariant with respect to base age and selected SI (Fang and Bailey, 2001).

To adjust the models of Table 1, a NLMEM structure was used with random effects in multiple levels that illustrate the anamorphic structure of Chapman-Richards and can be generalized to the other structures. Under this formulation \hat{H}_0 is the parameter that controls the specific effects of the plantation site and contains fixed and random effects under the structure:

$$H \left(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\beta}, \hat{\gamma}, \hat{\gamma}_N \right)_n = \left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right) \times \left(\frac{1 + e^{-\hat{\beta} A_{klm}}}{1 + e^{-\hat{\beta} A_0}} \right)^{\hat{\gamma} + \hat{\gamma}_N I_N} + \varepsilon_{klmn} \quad (3)$$

(tambien denominadas proyecciones) de altura dominante sean invariantes respecto a la edad base y el IS seleccionado (Fang y Bailey, 2001).

Para ajustar los modelos del Cuadro 1 se usó una estructura MEMNL con efectos aleatorios en niveles múltiples que se ilustra para la estructura anamórfica de Chapman-Richards y que es generalizable a las demás estructuras. Bajo esta formulación \hat{H}_0 es el parámetro que controla los efectos específicos del sitio de plantación y contiene efectos fijos y aleatorios bajo la estructura:

$$H\left(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\beta}, \hat{\gamma}, \hat{\gamma}_N\right)_n = \left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm}\right) \times \begin{cases} \frac{1 + e^{-\hat{\beta} A_{klm}}}{1 + e^{-\hat{\beta} A_0}} & \text{if } \hat{\gamma} + \hat{\gamma}_N I_N \\ & + \varepsilon_{klmn} \end{cases} \quad (3)$$

$$c_k \sim N(0, \phi_1^2) \quad c_{kl} \sim N(0, \phi_2^2) \quad c_{klm} \sim N(0, \phi_3^2) \quad \varepsilon_{klmn} \sim N(0, \sigma^2)$$

donde, \hat{H}_0 es el parámetro que describe el promedio estimado H_0 (o la condición inicial promedio de acuerdo con la formulación de valor medio esperado) y al cual se adicionan los efectos aleatorios asociados para cada serie de datos de una misma parcela; en este caso representa el parámetro mixto del modelo ya que agrupa un efecto global (\hat{H}_0) y los efectos debidos a la estructura de la muestra de los datos; $\hat{\beta}$, $\hat{\gamma}$ y $\hat{\gamma}_N$ son los parámetros globales del modelo, sólo incluyen efectos fijos, $\hat{\gamma}$ representa el parámetro asociado a las plantaciones creciendo en la zona Sur y $\hat{\gamma}_N$ es el parámetro que modifica el ajuste cuando se tienen plantaciones en la zona Norte; I_N es la variable dicotómica igual a 1 asociada a parcelas en la zona Norte, 0 de otra forma; A_{klm} es la edad de la $m^{\text{ésima}}$ parcela dentro del $l^{\text{ésimo}}$ experimento del $k^{\text{ésimo}}$ proyecto.

Para especificar los efectos aleatorios se tomó en cuenta la información dada por cada ONG a cargo de los proyectos específicos de cada plantación. Debido a que los proyectos se hicieron en diferentes años, cada proyecto se tomó como el primer nivel de clasificación dentro de la estructura de los efectos aleatorios. Además en cada proyecto la ONG responsable decidió específicamente sobre las labores silvícolas a realizar. La cantidad de información y la falta de documentación específica sólo permite identificar el nivel de "experimentos" que corresponde a un grupo de parcelas de mediciones tratadas de forma homogénea dentro de cada proyecto de plantación. Además, el nivel de parcela corresponde a las mediciones tomadas a través de la edad del rodal.

De esta forma los efectos aleatorios se definen como:

- c_k efecto aleatorio asociado con el proyecto k con distribución normal caracterizada por el parámetro ϕ_1
- c_{kl} efecto aleatorio asociado con el experimento l con distribución normal caracterizada por el parámetro ϕ_2 dentro del proyecto k

$$c_{klm} \sim N(0, \phi_3^2) \quad \varepsilon_{klmn} \sim N(0, \sigma^2)$$

where \hat{H}_0 is the parameter that describes the estimated average H_0 (or the average initial condition conforming to the formulation of the expected mean value) and to which associated random effects are added for each series of data from the same plot; in this case, it represents the mixed parameter of the model since it groups a global effect (\hat{H}_0) and the effects due to the structure of the data sample; $\hat{\beta}$, $\hat{\gamma}$ and $\hat{\gamma}_N$ are the global parameters of the model, they include only fixed effects, $\hat{\gamma}$ represents the parameter associated with the plantations growing in the South, and $\hat{\gamma}_N$ is the parameter that modifies the fit when there are plantations in the North; I_N is the dichotomic variable equal to 1 associated with plots in the North, 0 otherwise; A_{klm} is the age of the m^{th} plot within the l^{th} experiment of the k^{th} project.

To specify the random effects, information provided by each NGO in charge of specific projects of each plantation was taken into account. Because the projects were conducted in different years, each project was taken as the first level of classification within the structure of random effects. Also, in each NGO project, the director made decisions specifically on the silvicultural practices to be done. The quantity of information and the lack of specific documentation permitted only the identification of the level of "experiments" that corresponded to a group of plots re-measurement treated homogeneously within each plantation project. Also, the plot level corresponds to the measurements taken by stand age.

In this way, the random effects are defined as:

- c_k random effect associated with project k with normal distribution characterized by parameter ϕ_1
- c_{kl} random effect associated with experiment l with normal distribution characterized by parameter ϕ_2 within project k
- c_{klm} random effect associated with plot m with normal distribution characterized by parameter ϕ_3 in experiment l within project k
- ε_{klmn} random error within group in plot m in experiment l in project k , at age n .
- σ^2 estimated value of variance

Under the described structure of random effects, it is possible to control specific variation at the plot level and obtain estimated unbiased values for the global parameters ($\hat{\beta}$, $\hat{\gamma}$ and $\hat{\gamma}_N$) that describe the general shape of the curves. The random effects also allow specific estimation for experimental data. Using the formulation of Pihneiro and Bates (2000), it is possible to include the effects in the non-linear model structure and fit the structure with the Lindstrom and Bates (1990) algorithm, modified for multiple levels. Hall and Bailey (2001) extended this application to non-linear models under multiple levels in *Pinus taeda* plantations, and their methods of specific estimation can be used with the results obtained in this study.

c_{klm} efecto aleatorio asociado con la parcela m con distribución normal caracterizada por el parámetro ϕ_3 en el experimento l dentro del proyecto k

ε_{klmn} error aleatorio dentro de grupo en la parcela m en el experimento l en el proyecto k , a la edad n .

σ^2 valor estimado de la varianza

Bajo la estructura de efectos aleatorios descrita es posible controlar la variación específica a nivel de parcela y obtener valores estimados insesgados para los parámetros globales $(\hat{\beta}, \hat{\gamma} \text{ y } \hat{\gamma}_N)$ que describen la forma general de las curvas. Los efectos aleatorios permiten además estimaciones específicas para los datos experimentales. Usando la formulación de Pinheiro y Bates (2000) es posible incluir los efectos en la estructura no lineal del modelo y ajustar la estructura con el algoritmo de Lindstrom y Bates (1990) modificado para niveles múltiples. Hall y Bailey (2001) extendieron esta aplicación a modelos no lineales bajo niveles múltiples en plantaciones de *Pinus taeda* y sus métodos para estimación específica se pueden usar con los resultados obtenidos en este trabajo.

Los MEMNL, una vez especificados, se ajustan con dos criterios, siendo el de máxima verosimilitud (MV) el más común cuando hay muchas observaciones. Como los modelos usados son no lineales y tienen relativamente pocas observaciones, se prefirió el uso de máxima verosimilitud restringida (MVR) y así compensar posibles pérdidas en grados de libertad, teniendo además una convergencia más rápida y estable comparada con los ajustes obtenidos bajo MV.

La estructura general de la función de verosimilitud para tres niveles de efectos aleatorios usando la notación de Pinheiro y Bates (2000) se puede definir como:

$$\begin{aligned} L(\beta, \Sigma_1, \Sigma_2, \Sigma_3, \sigma^2 | \mathbf{H}_{klm}) = & \prod_{k=1} \int \prod_{l=1} \int \prod_{m=1} \int \\ & \left[\left[\int \mathbf{p}(\mathbf{H}_{klm} | \mathbf{r}_{klm}, \mathbf{r}_{kl}, \mathbf{r}_k, \beta, \sigma^2) \mathbf{p}(\mathbf{r}_{klm} | \Sigma_3, \sigma^2) d\mathbf{r}_{klm} \right] \right. \\ & \left. \mathbf{p}(\mathbf{r}_{lm} | \Sigma_2, \sigma^2) d\mathbf{r}_{lm} \right] \\ & \mathbf{p}(\mathbf{r}_m | \Sigma_1, \sigma^2) d\mathbf{r}_m \end{aligned}$$

Donde la densidad marginal para la altura es $\mathbf{p}(\mathbf{H}_{klm} | \mathbf{r}_{klm}, \mathbf{r}_{kl}, \mathbf{r}_k, \beta, \sigma^2)$ y la densidad marginal para los efectos aleatorios por nivel se puede generalizar como:

$$\mathbf{p}(\mathbf{r}_i | \Sigma_i, \sigma^2) d\mathbf{r}_i = \frac{\exp(-\mathbf{r}_i^T \Sigma_i^{-1} \mathbf{r}_i)}{(2\pi)^{q/2} \sqrt{|\Sigma_i|}}$$

En la notación de nuestro modelo anamórfico de Chapman-Richards se tiene un vector de efectos fijos de la forma $\beta^T = (\hat{H}_0, \hat{\beta}, \hat{\gamma}, \hat{\gamma}_N)^T$ con efectos aleatorios de la forma $\Sigma_i = \phi_i$ y $\mathbf{r}_i = c_i$ para cada nivel i .

El ajuste y construcción de los modelos se realizaron con el software libre R (<http://www.r-project.org>) y los comandos *nls* para mínimos cuadrados no lineales y la librería *nlme* para el ajuste de los modelos de altura MEMNL de niveles múltiples.

The NLMEM, once specified, are fit with two criteria; maximum likelihood (ML) is the most common when there are many observations. As the models used are not linear and have relatively few observations, it was preferred to use restricted maximum likelihood (RML) and thus compensate possible losses in degrees of freedom, having, in addition, a faster, more stable convergence compared with the fits obtained under ML.

The general structure of the likelihood function for three levels of random effects, using the Pinheiro and Bates (2000) notation, can be defined as:

$$\begin{aligned} L(\beta, \Sigma_1, \Sigma_2, \Sigma_3, \sigma^2 | \mathbf{H}_{klm}) = & \prod_{k=1} \int \prod_{l=1} \int \prod_{m=1} \int \\ & \left[\left[\int \mathbf{p}(\mathbf{H}_{klm} | \mathbf{r}_{klm}, \mathbf{r}_{kl}, \mathbf{r}_k, \beta, \sigma^2) \mathbf{p}(\mathbf{r}_{klm} | \Sigma_3, \sigma^2) d\mathbf{r}_{klm} \right] \right. \\ & \left. \mathbf{p}(\mathbf{r}_{lm} | \Sigma_2, \sigma^2) d\mathbf{r}_{lm} \right] \\ & \mathbf{p}(\mathbf{r}_m | \Sigma_1, \sigma^2) d\mathbf{r}_m \end{aligned}$$

Where the marginal density for height is $\mathbf{p}(\mathbf{H}_{klm} | \mathbf{r}_{klm}, \mathbf{r}_{kl}, \mathbf{r}_k, \beta, \sigma^2)$ and marginal density for the random effects by level can be generated as:

$$\mathbf{p}(\mathbf{r}_i | \Sigma_i, \sigma^2) d\mathbf{r}_i = \frac{\exp(-\mathbf{r}_i^T \Sigma_i^{-1} \mathbf{r}_i)}{(2\pi)^{q/2} \sqrt{|\Sigma_i|}}$$

In the notation of our anamorphic Chapman-Richards model, we have a vector of fixed effects in the form of $\beta^T = (\hat{H}_0, \hat{\beta}, \hat{\gamma}, \hat{\gamma}_N)^T$ with random effects in the form $\Sigma_i = \phi_i$ and $\mathbf{r}_i = c_i$ for each level i .

Fit and construction of the models was performed with R freeware (<http://www.r-project.org>) and the *nls* commands for nonlinear least squares and the *nlme* library for fitting the multiple-level NLMEM height models.

As a convention, the reference age $A_0=25$ was defined for all of the models. This convention comes from testing the maximum age of each plot as the reference age A_0 (for example, if there are three ages, 6, 7 and 11, 11 is used as A_0 for the specific plot). By defining $A_0=25$, convergence and good behavior of the residuals is guaranteed. This is because when the fit is tied to an extreme point beyond the observed data, greater flexibility is given to the global parameters and the specific parameters are referenced to a value greater than \hat{H}_0 . The selection of A_0 within the age range of the data forces the model to the condition $\hat{H}_0 = H_i$ when $A_0 = A_i$, affecting the structure of residuals and convergence of the model. This type of convention does not affect the invariance or unbiased characteristics of the parameters (Ciesewski, 2003). During fit, the strategy of maximum age for A_0 enabled the global parameters for CHR-iii to be complete estimable (polymorphic model of an asymptote), but the estimated value of the asymptote (approximately 26 m) makes height projection inestimable for stands with heights above this value. By defining the asymptote as $\alpha=40$ and $A_0=25$, better fit was achieved, and it is more realistic, according to the

Como convención se definió la edad de referencia $A_0=25$ para todos los modelos. Esta convención viene de probar como edad de referencia A_0 la edad máxima de cada parcela (e.g. si se tienen tres edades 6, 9 y 11, se usa 11 como A_0 para la parcela específica). Al definir $A_0=25$ se garantizó la convergencia y el buen comportamiento de los residuales. Esto se debe a que al amarrar el ajuste a un punto extremo más allá de los datos observados, se da mayor flexibilidad a los parámetros globales y los parámetros específicos se referencian a un valor mayor de \hat{H}_0 . La selección de A_0 dentro del rango de edad de los datos fuerza al modelo a la condición $\hat{H}_0 = H_i$ cuando $A_0=A_i$, afectando la estructura de los residuales y la convergencia del modelo. Este tipo de convenciones no afectan las características de invarianza e insesgamiento de los parámetros (Cieszowski, 2003). Durante el ajuste la estrategia de la edad máxima para A_0 permitió la completa estimabilidad de los parámetros globales para CHR-iii (modelo polimórfico de una asíntota), pero su valor estimado de la asíntota (aproximadamente 26 m) hace inestimables la proyección de altura para rodales con alturas mayores de este valor. Al definir la asíntota $\alpha=40$ y la $A_0=25$ se logró mejorar el ajuste y es más realista de acuerdo con los valores reportados para la especie por Nichols y González (1992) en Costa Rica.

Para evaluar el efecto debido a la zona Sur (Pacífico) o Norte (Atlántico), los modelos generales se modificaron de forma tal que en los parámetros globales tomaran en cuenta este efecto. Así se tienen las siguientes modificaciones en los efectos fijos para los modelos G-i, A-i y CHR-iii:

El modelo G-ii toma la forma:

$$H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\omega}, \hat{\omega}_N, \hat{\delta})_n = \frac{1}{2} \frac{(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} + R)^2}{(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm}) + R + 2 \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) e^{-t}} + \varepsilon_{klmn} \quad (4)$$

donde:

$$R = \sqrt{\left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right)^2 + 4 \left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right)} \\ \times \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) e^{-t_0}$$

$$t = \hat{\delta} \times \ln(A_{klm}) \text{ y } t_0 = \hat{\delta} \times \ln(A_0)$$

El modelo A-i queda como:

$$H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\omega}, \hat{\delta}, \hat{\delta}_N)_n = \left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right) \\ \times \frac{1 + \hat{\omega} e^{-t_0}}{1 + \hat{\omega} e^{-t}} + \varepsilon_{klmn} \quad (5)$$

$$\text{donde } t = (\hat{\delta} + \hat{\delta}_N I_N) \times \ln(A_{klm}) \text{ y } t_0 = (\hat{\delta} + \hat{\delta}_N I_N) \times \ln(A_0)$$

values reported for the species by Nichols and González (1992) in Costa Rica.

To evaluate the effect due to the South (Pacific) or North (Atlantic) zone, the general models are modified in such a way that this effect is taken into account in the global parameters. Thus, we have the following modifications in the fixed effects for models G-I, A-I and CHR-iii:

Model G-ii takes the form:

$$H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\omega}, \hat{\omega}_N, \hat{\delta})_n = \frac{1}{2} \frac{(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} + R)^2}{(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm}) + R + 2 \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) e^{-t}} + \varepsilon_{klmn} \quad (4)$$

where:

$$R = \sqrt{\left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right)^2 + 4 \left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right)} \\ \times \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) e^{-t_0}$$

$$t = \hat{\delta} \times \ln(A_{klm}) \text{ y } t_0 = \hat{\delta} \times \ln(A_0)$$

Model A-i is:

$$H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\omega}, \hat{\delta}, \hat{\delta}_N)_n = \left(\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm} \right) \\ \times \frac{1 + \hat{\omega} e^{-t_0}}{1 + \hat{\omega} e^{-t}} + \varepsilon_{klmn} \quad (5)$$

$$\text{where } t = (\hat{\delta} + \hat{\delta}_N I_N) \times \ln(A_{klm}) \text{ and } t_0 = (\hat{\delta} + \hat{\delta}_N I_N) \times \ln(A_0)$$

In the same way, the polymorphic model CHR-iii is formulated as:

$$H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\alpha}, \hat{\gamma}, \hat{\gamma}_N)_n = \hat{\alpha} \left(1 - \left(1 - \left(\frac{\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm}}{\hat{\alpha}} \right)^{\frac{1}{\hat{\gamma} + \hat{\gamma}_N I_N}} \right)^{\frac{A_{klm}}{A_0}} \right)^{\hat{\gamma} + \hat{\gamma}_N I_N} + \varepsilon_{klmn} \quad (6)$$

The structure of the random effects is the same as for model (3).

RESULTS

During the process of adjustment, an attempt was made to reduce the number of random effects included

De igual manera el modelo polimórfico CHR-iii se formula como:

$$H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\alpha}, \hat{\gamma}, \hat{\gamma}_N)_n \\ = \hat{\alpha} \left(1 - \left(1 - \left(\frac{\hat{H}_0 + c_k + c_{kl} + c_{klm}}{\hat{\alpha}} \right)^{\frac{1}{\hat{\gamma} + \hat{\gamma}_N I_N}} \right)^{\frac{A_{klm}}{A_0}} \right)^{\hat{\gamma} + \hat{\gamma}_N I_N} + \varepsilon_{klmn} \quad (6)$$

La estructura de los efectos aleatorios es la misma que para el modelo (3).

RESULTADOS

Durante el proceso de ajuste se buscó reducir la cantidad de los efectos aleatorios incluidos en cada modelo; sin embargo, todos los niveles especificados fueron necesarios para lograr condiciones de ajuste aceptable ya que la omisión de alguno de ellos resulta en una pérdida de ajuste estadísticamente significativa. Todos los efectos fijos incluidos son estadísticamente significativos (Cuadro 2) por lo que ignorar la variabilidad debida a la región causaría errores en las predicciones de las alturas. Para ilustrar este hecho se grafican las curvas de índice de sitio para el modelo (4) por zonas Atlántico (Norte) y Pacífico (Sur) y las curvas generadas ignorando este efecto (Figura 3). Es posible ver como el modelo general produce patrones similares a los de la región del Pacífico, pero en el Atlántico alcanza su crecimiento asintótico de manera más rápida. En las gráficas del incremento corriente anual en altura (ICA) y el incremento medio anual (IMA) por índice de sitio (Figura 4) se aprecia que los sitios de la región Atlántico (Figura 4(b)) tienen un mayor ICA que los de la región Pacífico (Figura 4(a)) y su valor máximo se da a edades más tempranas. El turno técnico en altura (ICA=IMA) es casi idéntico entre índices de sitio equivalentes por región. El mismo comportamiento es verificable para los otros modelos a través de su primer derivada, que para el modelo (4) es:

$$ICA = \frac{d}{dA_{klm}} \left[H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\omega}, \hat{\delta}, \hat{\delta}_N)_n \right] \\ = \frac{1}{2} \frac{(\hat{H}_0 + R)^2 \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) \hat{\delta} e^{-t}}{(\hat{H}_0 + R + 2 \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) e^{-t})^2 A_{klm}} \quad (7)$$

in each model; however, all of the specified levels were necessary to achieve acceptable conditions of fit since the omission of one of them results in a loss of fit that is statistically significant. All of the fixed effects included are statistically significant (Table 2), so that ignoring the variability due to the region would cause errors in the height predictions. To illustrate this, site index curves for model (4) are graphed for the Atlantic (North) and Pacific (South) zones, to be compared with the curves generated when this effect is ignored (Figure 3). It is possible to see how the general model produces patterns similar to those of the Pacific region, but in the Atlantic asymptotic growth is reached more quickly. In the graphs of current annual height increment (CAI) and mean annual increment (MAI) by site index (Figure 4), it can be seen that the sites of the Atlantic region (Figure 4(b)) have a higher CAI than those of the Pacific region (Figure 4(a)), and their maximum value occurs at earlier ages. The technical height rotation (CAI=MAI) is almost identical among equivalent site indexes by region. The same behavior is verifiable for the other models by their first derivative, which for model (4) is:

$$ICA = \frac{d}{dA_{klm}} \left[H(A_{klm}, A_0; \hat{H}_0, \hat{\omega}, \hat{\delta}, \hat{\delta}_N)_n \right] \\ = \frac{1}{2} \frac{(\hat{H}_0 + R)^2 \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) \hat{\delta} e^{-t}}{(\hat{H}_0 + R + 2 \exp(\hat{\omega} + \hat{\omega}_N I_N) e^{-t})^2 A_{klm}} \quad (7)$$

The culmination of CAI varies with SI, as is expected in polymorphic curves.

It is important to underline that grouping the specific variability due to the sample unit in one of the parameters makes it possible that those that do not contain random effects (considered global) have better properties and more faithfully reproduce growth patterns. This criterion and its NLMEM equivalent is used by Cieszewski *et al.* (2000), who use ordinary least squares and indicator variables to estimate the specific parameters linked to \hat{H}_0 and does not restrict the specific parameters to the normal distribution. In our case, this approach would have consumed a major quantity of degrees of freedom, but the advantage of NLMEM in multiple levels is that it requires only three parameters to take this variability into account.

The logarithm of restricted maximum likelihood (or Log RML), taken as one of the criteria of total model fit suggests that the G-ii structure produces the best fit among the models used since it has the value

Cuadro 2. Parámetros estimados para los efectos fijos e intervalos de confianza al 95% para los efectos aleatorios.
Table 2. Estimated parameters for fixed effects and confidence intervals at 95% for random effects.

Modelo	Parámetro	Estimado	Error estándar	t calculada	Valor de rechazo
3 CHR-i	H_0	21.934	2.453	8.941	<0.001
	β	14.205	2.680	5.300	<0.001
	γ	1.456	0.298	4.882	<0.001
	γ_N	0.582	0.243	2.393	0.019
4 G-ii	H_0	23.909	2.346	10.187	<0.001
	δ	1.627	0.215	7.562	<0.001
	ϖ	6.394	0.202	31.580	<0.001
	ϖ_N	-0.840	0.263	-3.188	0.002
5 A-i	H_0	21.226	2.344	9.053	<0.001
	ϖ	0.245	0.061	3.962	0.002
	δ	2.023	0.477	4.233	0.001
	δ_N	-0.665	0.301	-2.208	0.030
6 CHR-iii	H_0	35.060	0.842	41.601	<0.001
	α	40	-	-	-
	γ	1.619	0.121	13.287	<0.001
	γ_N	-0.609	0.143	-4.240	0.001
Modelo	Nivel	Parámetro	Inferior	Estimado	Superior
(3) CHR-i	Proyecto	ϕ_1	1.148	2.882	7.236
	Experimento	ϕ_2	2.832	4.176	6.159
	Parcela	ϕ_3	1.036	1.916	3.542
	Entre grupos	σ	1.209	1.451	1.742
(4) G-ii	Proyecto	ϕ_1	0.904	2.275	5.722
	Experimento	ϕ_2	2.301	3.386	4.981
	Parcela	ϕ_3	0.866	1.607	2.981
	Entre grupos	σ	1.202	1.434	1.711
(5) A-i	Proyecto	ϕ_1	1.026	2.700	7.103
	Experimento	ϕ_2	2.640	4.007	6.080
	Parcela	ϕ_3	0.931	1.910	3.917
	Entre grupos	σ	1.353	1.614	1.926
(6) CHR-iii	Proyecto	ϕ_1	0.561	1.397	3.473
	Experimento	ϕ_2	1.027	1.713	2.857
	Parcela	ϕ_3	0.549	1.059	2.043
	Entre grupos	σ	1.223	1.492	1.821

La culminación del ICA varía con el IS como es de esperarse en curvas polimórficas.

Es importante resaltar que al agrupar la variabilidad específica debida a la unidad muestral en uno de los parámetros, se permite que aquellos que no contienen efectos aleatorios (considerados globales) tengan mejores propiedades y reproduzcan más fielmente los patrones de crecimiento. Este criterio y su equivalente al MEMNL es usado por Cieszewski *et al.*, (2000), quienes se valen de mínimos cuadrados ordinarios y de variables indicadoras para estimar los parámetros específicos ligados a H_0 y no restringiendo los parámetros específicos a la distribución normal. En nuestro caso dicho enfoque hubiera consumido una cantidad importante de grados de libertad, pero la ventaja del MEMNL en niveles múltiples

closest to zero (Table 3). Given that models with different structures are compared, the most suitable criteria should be those that compensate for the differences in degrees of freedom. To this end, the Bayesian information criterion (BIC) and the Akaike information criterion (AIC) are also calculated for each adjusted model. When using these criteria, it is suggested that the best fit is that produced by the polymorphic CHR-iii (lowest value of BIC and AIC). It should be noted that the α parameter was defined as a constant to achieve convergence and, therefore, it has one degree of freedom less than the other models (Table 3). In this case α represents the ceiling for the polymorphic form, since our data indicate that the minimum possible ceiling, with the existing data, is 36 m.

es que sólo requiere tres parámetros para tomar en cuenta dicha variabilidad.

El logaritmo de máxima verosimilitud restringida (o Log MVR), tomado como uno de los criterios de ajuste total del modelo, sugiere que la estructura G-ii produce el mejor ajuste entre los modelos usados ya que tiene el valor más cercano a cero (Cuadro 3). Dado que se comparan modelos con estructuras diferentes los criterios más adecuados deben ser aquellos que compensan por las diferencias en los grados de libertad. Para ello se calculó también el criterio bayesiano de información (CBI) y criterio de información de Akaike (CIA) en cada modelo ajustado. Al usar estos criterios se sugiere que el mejor ajuste es el producido por el CHR-iii polimórfico (menor valor de CIB y CIA). Debe notarse que el parámetro α se definió como una constante para lograr convergencia y, por tanto, tiene un grado de libertad menos que los otros modelos (Cuadro 3). En este caso α representa el techo para la forma polimórfica ya que nuestros datos indican que el techo mínimo posible con los datos existentes es 36 m.

Sin embargo, al comparar la proyección de las curvas por región, CHR-iii sugiere un incremento constante después de la edad 10 (Figura 5). Esto hace pensar que el ajuste de CHR-iii tiende a sobreestimar el desarrollo en altura ya que los datos muestran un patrón más similar al de G-ii con varias asíntotas. Así, G-ii representa curvas de polimorfismo asintótico que son un compromiso entre límite de producción y variación de crecimiento, lo que hace más precisas las estimaciones a edades jóvenes comparadas con los modelos anamórficos A-i y CHR-i, cuyo ajuste y estimaciones son casi idénticas. Los datos de la parcela más antigua sugieren que la tendencia

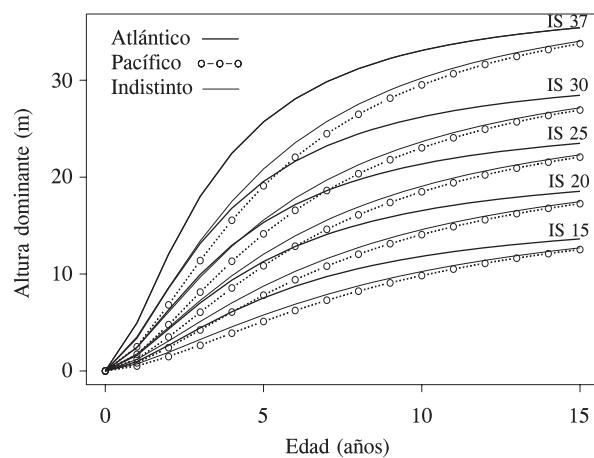


Figura 3. Curvas de índice de sitio para el Pacífico y Atlántico y el ajuste en el cual se ignora a la zona como fuente de variabilidad (etiquetado como indistinto) con una edad base de 25 años.

Figure 3. Site index curves for the Pacific and Atlantic zones and the fit in which zone is ignored as a source of variability (labeled ‘indistinct’) with a base age of 25 years.

However, comparing the projection of the curves by region, CHR-iii suggests a constant increase after age 10 (Figure 5). This leads us to believe that the CHR-iii fit tends to overestimate height development, since the data show a pattern more similar to that of G-ii with several asymptotes. Thus, G-ii represents curves of asymptotic polymorphism that are a compromise between production limit and growth variation, making the estimations at young ages more precise compared with the anamorphic models A-i and CHR-i, whose fit and estimations are almost identical. The data from the oldest plot suggest that the asymptotic trend described by both models is plausible in the context of the data.

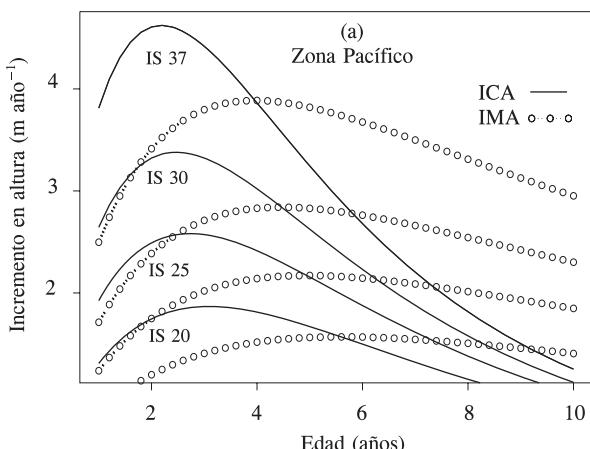
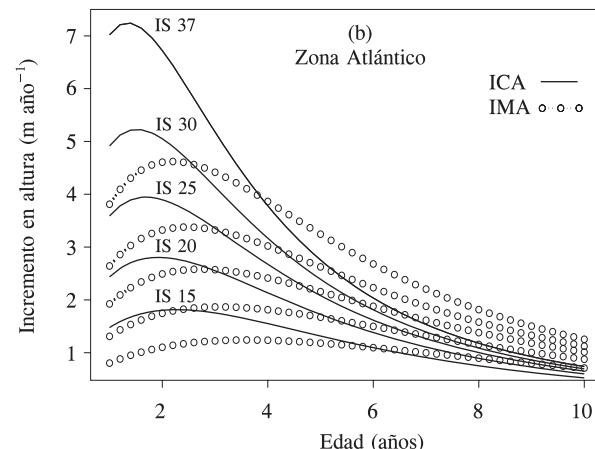


Figura 4. Incremento corriente anual (ICA) e incremento medio anual (IMA) para el modelo G-i en la Zona Pacífico (a) y Atlántico (b).

Figure 4. Current annual increment (CAI) and mean annual increment (MAI) for the G-i model in the Pacific (a) and Atlantic (b) zones.



asintótica descrita por ambos modelos es plausible en el contexto de los datos.

CONCLUSIONES

Los resultados sugieren que para modelar adecuadamente el crecimiento en altura dominante se requiere una cuidadosa identificación de las fuentes de variación de los datos, sobre todo para modelos cuyo resultados buscan ser extrapolables a todo el país. Sin una identificación correcta de la variación debida a las zonas de plantación se tendría un modelo único que podría ser preciso para la Zona del Pacífico, pero no para el Atlántico (Figura 3).

Al aislar e identificar la variabilidad aleatoria a través de la implementación de un MEMNL se logran mejores valores estimados de los efectos fijos, que describen el comportamiento global de los modelos. Los ajustes iniciales de los modelos mediante mínimos cuadrados identificaban marginalmente los efectos debidos a la región y tendían a exagerar el crecimiento en edades mayores de 15 años.

Otra ventaja de la estructura de un MEMNL es obtener estimaciones específicas de sitio si se cuenta con información *a priori* de la variable de interés. Esta fue una de las primeras ventajas de los MEMNL para lograr estimaciones específicas de sitio, sobre todo para rodales pequeños y dispersos.

El modelo G-i presentó las mejores condiciones de ajuste y un comportamiento lógico cuando las curvas de proyección se comparan con los datos. En el modelo G-ii se combina más de una hipótesis de crecimiento de forma simultánea y eso añade flexibilidad a los patrones de crecimiento descritos. Es probable que otras especies tropicales describan patrones del tipo GADA. La aplicación de los MEM lineales y no lineales es una

Cuadro 3. Condiciones de ajuste general para los modelos ajustados.

Table 3. General fit conditions for fitted models.

Modelo	G.L.	CIA	CIB	logMVR
3 (CHR-i)	8	534.0545	555.8025	-259.0272
4 (G-i)	8	524.6538	546.4017	-254.3269
5 (A-i)	8	534.3242	556.0722	-259.1621
6 (CHR-iii)	7	524.4345	543.5262	-255.2172

Log MVR es logaritmo de máxima verosimilitud restringida; CIA criterio de información de Akaike; CBI criterio bayesiano de información.

CONCLUSIONS

The results suggest that modeling dominant height growth adequately requires careful identification of the sources of variation of the data, especially for models whose results seek to be extrapolative for the entire country. Without correct identification of the variation due to plantation zones, a single model would result, valid for the Pacific zone, but not for the Atlantic (Figure 3).

By isolating and identifying random variability using a NLMEM, better estimated values of fixed effect are achieved, which describe global behavior of the models. The initial fits of the models with least squares marginally identified the effects due to the region and tended to exaggerate growth of trees older than 15 years.

Another advantage of the structure of a NLMEM is that specific estimations of the site can be obtained if *a priori* information of the variable of interest is available. This was one of the first advantages of the NLMEMs for specific estimations of the site, especially for small and disperse stands.

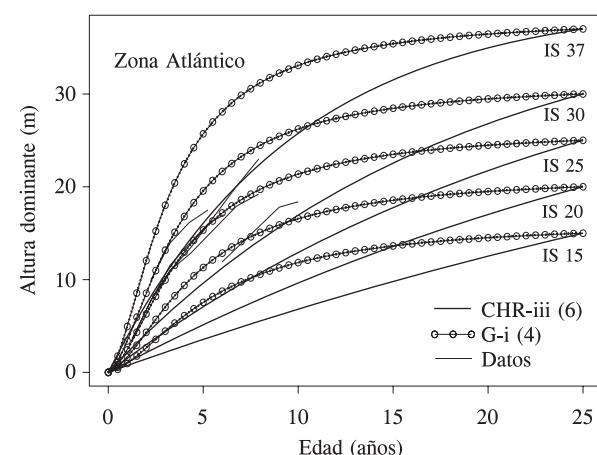
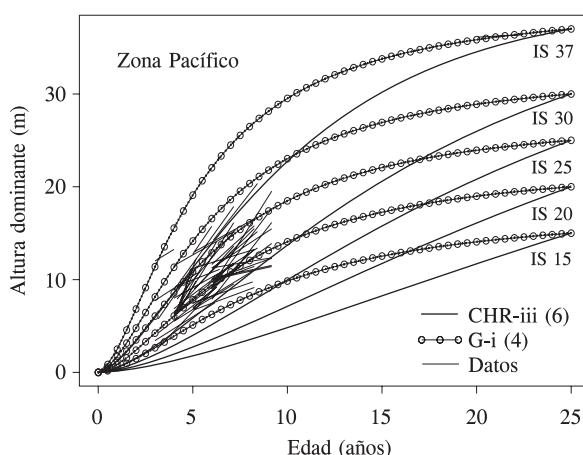


Figura 5. Curvas de índice de sitio para modelos G-i y CHR-iii para la Zona Norte (Atlántico) y La Zona Sur (Pacífico) con una edad base de 25 años.

Figure 5. Site index curves for G-i and CHR-iii models for the North (Atlantic) and South (Pacific) zones with a base age of 25 years.

norma de análisis para datos en mediciones repetidas como es el caso de las parcelas de incremento maderable. Su uso como técnica de ajuste se ha generalizado en los últimos años y sus implicaciones para mejorar la calidad de los parámetros estimados se debe tener en cuenta.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sinceros agradecimientos a la Academia de Finlandia por el financiamiento del presente trabajo, a todas las cooperativas reforestadoras de la zona Sur y en especial a Luis Salazar (CoopeAgri R. L.), a German Obando (FUNDECOR) y a Florencia Montagnini (Universidad de Yale) por el suministro de datos de campo, y a Álvaro Vallejo (CATIE) por la revisión del documento.

LITERATURA CITADA

- Amaro, A. D., D. Reed, M. Tome, and I. Themido. 1998. Modelling dominant height growth: Eucalyptus plantations in Portugal. *For. Sci.* 44: 37-46.
- Avery, T. E., and H. E. Burkhart. 1994. *Forest Measurements*. 4th Ed. McGraw-Hill.
- Bailey, R. L., and J. L. Clutter. 1974. Base age invariant polymorphic site cures. *For. Sci.* 51: 345-355.
- Borders, B. E. 1989. Systems of equations in forest stand modeling. *For. Sci.* 32(5): 548-556.
- Cao, Q. V. 1993. Estimating coefficients of base age invariant site index equations. *Can. J. Forest Research.* 23: 2343-2347.
- CATIE. 1997. *Terminalia amazonia (Gmel.) Exclif. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales No. 10*. Turrialba, Costa Rica. 2 p.
- Cieszewski, C. J. 2003. Development of a well-behaved dynamic site-equation based on a modified Hosfeld IV function $Y^3 = ax^m/(c + x^{m-1})$, simplified mixed model, and scant subalpine fir data. *For. Sci.* 49 (4): 539-554.
- Cieszewski, C. J. 2001. Comparing fixed and variable-base-age site equations having single versus multiple asymptotes. *For. Sci.* 48(1): 7-23.
- Cieszewski, C. J., and R. L. Bailey. 2000. Generalized algebraic difference method approach: Theory based derivation of dynamic site equations with polymorphism and variable asymptotes. *For. Sci.* 46(1): 116-126.
- Cieszewski C. J., M. H. Harrison, and S. W. Martin. 2000. Practical methods for estimating non-biased parameters in self-referencing growth and yield models. PMRC technical report. Warnell School of Forest Resources. University of Georgia.
- Clutter, J. L., J. C. Fortson, L. V. Pienaar, G. H. Brister, and R. L. Bailey. 1983. *Timber Management: A Quantitative Approach*. Wiley, New York. 333 p.
- The G-i model had the best conditions of fit and a logical behavior when the projection curves are compared with the data. In the G-ii model more than one growth hypothesis are combined simultaneously and this adds flexibility to the growth patterns described. It is likely that other tropical species describe GADA-type patterns. The application of linear and non-linear MEM is a norm for analysis of data in repeated measurements such as the case of timber growth plots. Their use as a technique of fit has been generalized in recent years and their implications in improving the quality of estimated parameters should be considered.
- End of the English version—
- *
- Davis, L. S. K. N. Johnson, P. S. Bettinger and T. E. Howard. 2001. *Forest Management*. 4th ed. McGraw-Hill series in Forest Resources. 804 p.
- Fang, Z., and R. L. Bailey. 2001. Nonlinear mixed effects modeling for Slash pine dominant height growth following intensive silvicultural treatments. *For. Sci.* 47(3): 287-300.
- Flores, E. 1994. Roble coral. *In: Arboles y semillas del Neotrópico*. San José, Costa Rica. 3(1): 55-86.
- Hall, D. B. and R. L. Bailey. 2001. Modeling and prediction of forest growth variables based on multilevel nonlinear mixed effect models. *For. Sci.* 47(3): 311-321.
- Lindstrom, J. L. and M. B. Bates. 1990. Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. *Biometrics* 46: 673-687.
- Montero M., M. and M. Kanninen. 2005. *Terminalia amazonia; Ecología y Silvicultura*. Infome Técnico 339. CATIE-University of Helsinki-CIFOR. 32 p.
- Nichols, D. 1994. *Terminalia amazonia (Gmel.) Exell*: Development of native species for reforestation and agroforestry. Commonwealth For. Rev. 73(1): 9-13.
- Nichols, D. y E. González. 1992. *Especies Nativas y Exóticas para la Reforestación en la Zona Sur de Costa Rica*. San José, Costa Rica. 84 p.
- Pienaar, L. V., and K. J. Turnbull. 1973. The Chapman-Richards generalization of Von Bertalanfy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. *For. Sci.* 19:2-22.
- Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed Effects Models in S and S-plus*. Springer, New York. 528 p.
- Ramírez-Maldonado, H., R. L. Bailey, and B. E. Borders 1987. Some implications of the algebraic difference approach for developing growth models. *In: Proceedings IUFRO Forest Growth Modeling symposium*. (1): 731-738.
- Ratkowsky, D. A. 1990. *Handbook of Nonlinear Regression Models*. Marcel Decker Inc. 214 p.