



---

Universidad de Valladolid



**PROGRAMA DE DOCTORADO EN CONSERVACIÓN Y USO  
SOSTENIBLE DE SISTEMAS FORESTALES**

TESIS DOCTORAL:

**Competencia, productividad y cambios a nivel  
de copas en bosques mixtos de pinos  
mediterráneos. Señales a nivel del árbol  
individual**

Presentada por Nicolás Cattaneo para optar al grado de  
Doctor/a por la Universidad de Valladolid

Dirigida por:  
Felipe Bravo Oviedo  
Andrés Bravo Oviedo

# Índice general

<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>4</b>
<b>LISTA DE TABLAS</b>	<b>5</b>
<b>NOTA A LOS LECTORES</b>	<b>6</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>7</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>10</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>13</b>
1.1. Bosques mixtos de pinos mediterráneos	15
1.2. Interacciones entre especies de pinos en ambientes mediterráneos	23
1.3. La eficiencia en el uso del espacio disponible para el crecimiento	26
1.4. Cambios en la estructura de copa	29
<b>2. OBJETIVOS</b>	<b>32</b>
2.1. Objetivo general	32
2.2. Objetivos específicos	32
<b>3. DATOS</b>	<b>35</b>
<b>3.1. Masa mixta de <i>Pinus halepensis</i> y <i>Pinus pinea</i></b>	<b>35</b>
3.1.1. Descripción del sitio y recolección de datos	35
3.1.2. Preparación de datos y cálculo de variables de interés	38
<b>3.2. Tripletes sobre bosques mixtos de <i>Pinus sylvestris</i> y <i>Pinus pinaster</i></b>	<b>39</b>
3.2.1. Diseño	39
3.2.2. Preparación de datos y cálculo de variables de interés	41
3.2.3. T-LiDAR. Digitalización de parcelas y aislamiento de árboles individuales	42
<b>4. METODOLOGÍA</b>	<b>46</b>
<b>4.1. Estudio de las interacciones entre árboles</b>	<b>46</b>
4.1.1. Cuantificación de la competencia	46
4.1.2. Métodos estadísticos	49
<b>4.2. Estudio de la eficiencia de crecimiento</b>	<b>54</b>
4.2.1. Medidas de espacio disponible y cálculo de la proporción de especies por área	54
4.2.1.1. Medida de ocupación a nivel de rodal	54

4.2.1.2. Medidas de ocupación a nivel de árbol individual	55
4.2.1.3. Cálculo de la proporción de especies por área	58
4.2.2. Relación entre las medidas de ocupación	59
4.2.3. Análisis del efecto de la mezcla sobre la eficiencia de crecimiento de árboles individuales	60
<b>4.3. Estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas</b>	<b>63</b>
4.3.1. Construcción de métricas de copa	63
4.3.2. Análisis del efecto de mezcla sobre las copas	68
4.3.2.1. Análisis del efecto de mezcla sobre las métricas de copa	68
4.3.2.2 Análisis del efecto de mezcla sobre la distribución vertical de las copas	69
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>71</b>
<b>5.1. Estudio de las interacciones entre árboles</b>	<b>71</b>
5.1.1. Selección de índices de competencia	71
5.1.2. Competencia simétrica vs competencia asimétrica	72
5.1.3. Efectos de competencia	73
5.1.4. Respuesta a la competencia	74
<b>5.2. Estudio de la eficiencia de crecimiento</b>	<b>76</b>
5.2.1. Análisis de correspondencia entre las medidas de ocupación	76
5.2.2. Análisis del efecto de la mezcla sobre la eficiencia de crecimiento de árboles individuales	78
<b>5.3. Estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas</b>	<b>85</b>
5.3.1. Análisis del efecto de mezcla sobre las métricas de copa	85
5.3.2. Análisis del efecto de mezcla sobre la distribución vertical de las copas	89
<b>6. DISCUSIÓN</b>	<b>94</b>
6.1. Estudio de las interacciones entre árboles	94
6.2. Estudio de la eficiencia de crecimiento	99
6.3. Estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas	105
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>111</b>
<b>CONCLUSIONS</b>	<b>113</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>115</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>116</b>
<b>APÉNDICE 1</b>	<b>128</b>
<b>APÉNDICE 2</b>	<b>129</b>
<b>APÉNDICE 3</b>	<b>133</b>

**APÉNDICE 4**

**136**

**APÉNDICE 5**

**138**



## Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Mapa de distribución de <i>Pinus pinea</i> .	15
<b>Figura 2.</b> Mapa de distribución de <i>Pinus halepensis</i> .	16
<b>Figura 3.</b> Mapa de distribución de <i>Pinus pinaster</i> .	17
<b>Figura 4.</b> Mapa de distribución de <i>Pinus sylvestris</i> .	18
<b>Figura 5.</b> Distribución de masas mixtas de <i>Pinus halepensis</i> y <i>P. pinea</i> en España.	19
<b>Figura 6.</b> Distribución de masas mixtas de <i>Pinus pinaster</i> y <i>P. sylvestris</i> en España.	20
<b>Figura 7.</b> Esquema de la tesis.	34
<b>Figura 8.</b> Parcelas de estudio sobre rodales mixtos de <i>P. halepensis</i> y <i>P. pinea</i> .	37
<b>Figura 9.</b> Representación esquemática. triplete de <i>P. pinaster</i> y <i>P. sylvestris</i> .	40
<b>Figura 10.</b> Nube de puntos (TLS) de una parcela mixta de estudio.	43
<b>FiguraA 11.</b> Ejemplos nubes de puntos de árboles aislados de <i>P. sylvestris</i> y <i>P. pinaster</i> .	45
<b>Figura 12.</b> Representación esquemática de índice de competencia <i>CI</i> .	47
<b>Figura 13.</b> Representación esquemática de índice de competencia <i>KKL</i> .	49
<b>Figura 14.</b> Árboles de <i>P. pinea</i> y <i>P. halepensis</i> a lo largo de la distribución del área basimétrica el 2010 ( <i>g</i> ) y del incremento en área basimétrica para el período 2010-2015 ( <i>ig</i> ).	53
<b>Figura 15.</b> Diagrama de Voronoi ponderado (DVP) y ordinario (DVO).	57
<b>Figura 16.</b> Esquema de trabajo sobre nube de puntos de árbol individual procedente de TLS.	64
<b>Figura 17.</b> Representación gráfica de las métricas de copa construidas para el análisis de la estructura de copas.	67
<b>Figura 18.</b> Efectos aleatorios estimados. Análisis de la respuesta a la competencia.	75
<b>Figura 19.</b> Comparación entre proporciones de especie calculadas con datos de ocupación a nivel de árbol y datos de ocupación a nivel de rodal.	77
<b>Figura 20.</b> Eficiencia de crecimiento de los árboles individuales ( <i>EEC</i> ) en función de su tamaño ( <i>v</i> ).	80
<b>Figura 21.</b> Relaciones alométricas entre el tamaño de los árboles ( <i>v</i> ) y las variables involucradas en el cálculo de la eficiencia de crecimiento ( <i>cpa</i> e <i>iv</i> ).	81
<b>Figura 22.</b> Diagramas de caja de las métricas de copa construidas para evaluar el efecto de la mezcla de especies en <i>P. pinaster</i> y <i>P. sylvestris</i> .	86
<b>Figura 23.</b> Relaciones entre el logaritmo del diámetro a la altura del pecho ( <i>log(d)</i> ) y el logaritmo de cada una de las métricas de copa analizadas.	87
<b>Figura 24.</b> Volumen de copa ( <i>cv</i> ) en función del diámetro a la altura del pecho ( <i>d</i> ) en <i>P. pinaster</i> .	89
<b>Figura 25.</b> Curvas generadas con la función <i>beta</i> de tres parámetros, ajustada sobre los datos de perfil vertical del ancho de copa en árboles de <i>P. pinaster</i> y <i>P. sylvestris</i> .	90
<b>Figura 26.</b> Análisis de senderos para analizar la contribución relativa de diferentes variables sobre el volumen de copa ( <i>cv</i> ) de <i>P. pinaster</i> y <i>P. sylvestris</i> .	93

## Lista de tablas

<b>Tabla 1.</b> Principales variables a nivel de rodal en parcelas mixtas de <i>P. pinea</i> y <i>P. halepensis</i> .	36
<b>Tabla 2.</b> Métricas de copa con sus respectivos acrónimos.	68
<b>Tabla 3.</b> Combinaciones finales de los parámetros $\gamma$ , $\theta$ y $R$ para el índice de competencia $CI$ , y de los parámetros $alt$ y $ang$ del índice $KKL$ .	72
<b>Tabla 4.</b> Parámetros estimados y estadísticos de ajuste de los modelos de crecimiento para el estudio de las interacciones.	72
<b>Tabla 5.</b> Clasificación de los modelos seleccionados para comparar entre efectos de competencia simétrica y asimétrica en función de sus valores de pesos de Akaike ( $w_i$ ).	73
<b>Tabla 6.</b> Clasificación de los modelos seleccionados para analizar diferencias en los efectos de competencia, en función de sus valores de pesos de Akaike ( $w_i$ ).	74
<b>Tabla 7.</b> Estadísticos de las relaciones entre las proporciones de mezcla para <i>P. sylvestris</i> .	76
<b>Tabla 8.</b> Principales variables utilizadas en el análisis de la eficiencia de crecimiento	79
<b>Tabla 9.</b> Resultados del ajuste de los modelos de eficiencia de crecimiento ( $EEC$ ).	82
<b>Tabla 10.</b> Parámetros estimados de las relaciones alométricas $iv \propto v$ y $cpa \propto v$ .	83
<b>Tabla 11.</b> Principales variables utilizadas en el análisis de la estructura de copas.	85
<b>Tabla 12.</b> Modelos utilizados para analizar las métricas de copa.	88
<b>Tabla 13.</b> Modelos evaluados para analizar el efecto de las métricas de copa y de la mezcla sobre los parámetros de las distribuciones $beta$ .	92

## Nota a los lectores

Esta tesis se basa en 1 trabajo original, véase el Apéndice 5, publicado en una revista científica internacional y 2 manuscritos en preparación. El texto está escrito en español, de manera que los decimales están representados por comas. Ciertas palabras en inglés, necesarias para definir acrónimos, se escriben en cursiva. Previo a la presentación del texto se ofrece un Resumen de la tesis, que luego es traducido al inglés (*Abstract*). En el Resumen se resaltan las principales metodologías utilizadas, así como los análisis realizados y sus principales resultados. De la misma manera, las conclusiones finales de la tesis se escriben al final de la tesis tanto en español como en inglés (*Conclusions*).

## Resumen

El mayor potencial de los bosques mixtos como proveedores de servicios ecosistémicos ha orientado la silvicultura actual hacia tipos de manejo más cercanos a lo natural. Esta tendencia trae aparejada la necesidad de desarrollar nuevas herramientas silvícolas para hacer uso de los beneficios de estos sistemas más complejos, de manera que el conocimiento de los efectos originados a partir de las interacciones entre las especies adquiere particular relevancia. De particular interés en el ámbito forestal es el estudio de los efectos de la mezcla de especies sobre el crecimiento y productividad.

El principal objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto de la mezcla de especies de pinos a nivel de árbol individual, sobre tres aspectos relevantes para comprender los efectos observados a nivel rodal: la competencia y su relación con el crecimiento, la productividad de árboles individuales, y la estructura de las copas. Para estudiar el efecto de las interacciones entre especies pinos sobre el crecimiento se utilizó una mezcla compuesta por individuos adultos de *Pinus halepensis* y *Pinus pinea*, que forma parte de un ensayo de claras en donde se existe una amplia gama de escenarios competitivos. El estudio de la influencia de la mezcla de especies sobre la productividad individual y la estructura de las copas se llevó a cabo en un experimento compuesto por parcelas puras y mixtas de *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris* agrupadas en 12 tripletes (36 parcelas).

En ambos dispositivos experimentales se realizaron inventarios pie a pie, registrando diámetros, alturas, especie y posición en el espacio de todos los árboles presentes (n=2250 árboles). Además, en todos los árboles que pudieran ser barrenados (evitando árboles muertos o con el tronco podrido o defectos similares), se tomaron testigos de crecimiento para realizar una reconstrucción de diferentes variables dendrométricas y dasométricas. Para estudiar las copas de los árboles, 5 tripletes (15 parcelas) de *P. pinaster* y *P. sylvestris* fueron escaneados con un escáner laser terrestre (TLS), lo que permitió obtener información en tridimensional a escala milimétrica, compuesta por nubes de puntos de árboles individuales (n=328).

El efecto de las interacciones entre las especies sobre el crecimiento se estudió utilizando todo un rango de modelos de crecimiento dependientes de la distancia e índices de competencia que cuantificaron la competencia simétrica y asimétrica, y que fueron optimizados para encontrar los más adecuados. Los índices de competencia también fueron divididos para expresar la competencia inter- e intraespecífica, y así evaluar si los efectos de

competencia cambiaron de acuerdo a la especie de competidor. Además, se evaluó si las especies involucradas presentaron diferente respuesta a la competencia. Para estudiar el efecto de la mezcla sobre la productividad de los árboles individuales, en primer lugar, se seleccionó una medida verosímil del espacio disponible para cada árbol, evaluando todo un conjunto de medidas, seleccionadas en función de su utilización en estudios pasados de la productividad individual. Con la medida seleccionada, se calculó la Eficiencia en el uso del Espacio disponible para el Crecimiento de cada árbol (*EEC*). El efecto de la mezcla de especies sobre la *EEC* se evaluó utilizando modelos en los que se controló el efecto del tamaño y de la competencia. El estudio de las copas de los árboles se llevó a cabo a partir de diferentes métricas de copa, construidas con las nubes de puntos de árboles individuales. El efecto de la mezcla sobre estas métricas se evaluó utilizando modelos alométricos, en los que se controló el efecto del tamaño de los árboles. Además, el efecto de la mezcla también se evaluó sobre el patrón de distribución vertical de las copas en cada especie. Finalmente, se realizaron análisis de sendero para inspeccionar de qué manera cada una de las especies estudiadas ocupó el espacio en las parcelas de estudio.

El principal modo de competencia identificado en la mezcla de *P. halepensis* y *P. pinea* fue simétrico, lo que puede estar relacionado con las restricciones de agua típicas de ambientes mediterráneos. La competencia inter- e intraespecífica no fue estadísticamente diferente de una medida de la competencia total (sin discriminar por especie), evidenciando una ausencia de efectos de mezcla. Además, las dos especies presentaron respuestas a la competencia similares, lo que indica que ambas hicieron frente a la competencia con mecanismos similares. De todas las medidas de ocupación del espacio evaluadas en la mezcla de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, la más verosímil resultó ser el área de proyección de copa (*cpa*). De esta manera, la productividad de los individuos se calculó como el incremento en volumen en relación al *cpa* de cada árbol ( $EEC = iv/cpa$ ). Tanto el tamaño de los árboles como la competencia tuvieron efectos positivos sobre *EEC*. El efecto de la mezcla de especies sobre *EEC* fue positivo para *P. pinaster* y negativo para *P. sylvestris*. El ajuste de relaciones alométricas sobre las variables involucradas en el cálculo de la *EEC* (*iv* y *cpa*) nos permitió analizar de qué manera la *EEC* en los árboles de cada especie quedó determinada por los efectos del tamaño, la competencia y la mezcla de especies en cada una de estas variables. De todas las métricas de copa construidas, solo el volumen de copa en *P. pinaster* fue sensible a la mezcla de especies, con un efecto global negativo, lo que estuvo relacionado con el efecto de la mezcla sobre la productividad de los individuos. Las

diferencias entre especies en los valores de las métricas nos permitieron analizar de qué manera quedaron definidos distintos rasgos del dosel arbóreo y ensayar posibles explicaciones de los incrementos en la productividad a nivel de rodal. Finalmente, las dos especies siguieron estrategias diferentes para ocupar el espacio en el dosel, con *P. pinaster* dependiendo más de los incrementos en altura y *P. sylvestris* mostrando una tendencia a mantener la profundidad de sus copas por medio un incremento menos marcado de la altura de la base de la copa.

Nuestros resultados señalaron que, en estadios iniciales de determinadas combinaciones de pinos mediterráneos, el ambiente competitivo no difiere significativamente del que ocurre en ambientes monoespecíficos, lo que podría representar una ventaja desde el punto de vista del manejo forestal. Sin embargo, desde el punto de vista de la productividad y el ensamblaje en el dosel, algunas combinaciones de pinos (como la mezcla de *P. pinaster* y *P. sylvestris* de este estudio) pueden originar verdaderos efectos de mezcla, cuya detección y análisis es de vital importancia para el mejor aprovechamiento de estos bosques mixtos.

## Abstract

The greater potential of mixed forests as providers of ecosystem services has oriented current silviculture toward "close to nature" management systems. This trend brings with it the need to develop new silvicultural tools to make use of the benefits of these complex systems so that the knowledge of the effects raised from the interactions between the species acquires particular relevance. Of particular interest in forestry is the study of the species mixture effects on growth and productivity.

The main objective of this thesis was to evaluate the effect of mixing pine species, at the individual-tree level, over three aspects that are relevant to understand the previous effects observed at the stand level: the growth~competition relationships, the productivity of individual trees, and the crown structure. To study the growth~competition relationships, a mature forest of *P. halepensis* and *P. pinea* was used, that is part of a thinning trial where there is a wide range of competitive scenarios. The study of the mixture effects on individual-tree productivity and the crown structure was carried out on an experiment composed of pure and mixed plots of *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris* grouped in 12 triplets (36 plots).

In both experimental sites, full inventories were carried out, recording diameters, heights, species and position in the space of all trees ( $n = 2250$  trees). In addition, increment cores were taken from most trees (avoiding dead trees and trees with rotten trunks or similar defects), in order to reconstruct (backdating) several dendro- and dasometric variables. To study the crown structure, 5 triplets (15 30 meters diameter plots) of *P. pinaster* and *P. sylvestris* were scanned with a terrestrial laser scanner (TLS), which allowed us to obtain 3D information at millimeter scale, composed of individual trees of point clouds ( $n = 328$ ).

The growth~competition relationships were studied by using a suite of distance-dependent individual-tree growth models and competition indices that account for size-symmetric and size-asymmetric competition modes. The competition indices were also optimized to find the most appropriate ones. The competition indices were also split into their inter- and intraspecific form, in order to evaluate if the competition effects changed according to the identity of the competitor tree. Finally, it was evaluated if the trees of *P. pinea* and *P. halepensis* presented a different response to competition. To study the mixture effect on individual-tree productivity, first, a plausible measure of the available growing space for each tree was selected by evaluating a whole set of measures, selected according to their use

in previous studies on individual-tree productivity. With the available growing space measure selected, the growing space efficiency of each tree (*EEC*) was computed. The mixture effect on *EEC* was evaluated using models in which the effect of tree-size and competition were controlled. To study the tree crown structure, different algorithms were developed and applied to the individual-tree point clouds, in order to extract a set of crown metrics. The mixture effect on crown metrics was evaluated using allometric models in which the effect of tree-size was controlled. The effect of the mixture was also evaluated on the crown vertical distribution pattern of each species.

The main mode of competition was symmetric, which could be related to water restrictions typical of the Mediterranean climate. Inter- and intraspecific competition were not statistically different from a measure of total competition (without discriminating competitor by species), evidencing the absence of mixing effects. *P. halepensis* and *P. pinea* trees had similar growth responses to competition, indicating that the two species cope with competition in similar ways. Of all the available growing space measures evaluated in the *P. pinaster* - *P. sylvestris* mixture, the crown projection area (*cpa*) was the more plausible. Then, the productivity of individual trees was computed as the mean periodic annual volume growth in relation to the *cpa* ( $EEC = iv/cpa$ ). Both tree size and competition had positive effects on *EEC*. Mixture effect on *EEC* was positive for *P. pinaster* and negative for *P. sylvestris*. The fit of allometric relationships on the variables involved in the calculation of the *EEC* (i.e. *iv* and *cpa*) allowed us to analyze how the *EEC* in the trees of each species was determined by the effects of size, competition and the species mixture in each of these variables. From all eight crown metrics analyzed, only crown volume in *P. pinaster* was affected by the species mixture, with an overall negative effect, which was related to the mixture effect on individual-tree productivity found in this thesis. Differences in crown metrics between species allowed us to analyze how different features of the tree canopy were defined and to try possible explanations of increases in productivity found at stand level. Finally, the two species followed different strategies to occupy space in the canopy, with *P. pinaster* depend on the increments in tree height and *P. sylvestris* showing a clear tendency to increase their crown length through a deceleration of the crown base recession.

Our results indicate that, on initial stages of certain mediterranean pines combinations, the competitive environment does not differ significantly from that found in monospecific environments, which could represent an advantage from the point of view of forest



management. However, regarding to individual-tree productivity and the canopy assembly, some pine combinations (like the *P. pinaster* – *P. sylvestris* mixture analyzed in this thesis), can generate true mixing effects, whose detection and analysis is of vital importance to better use these mixed forests.

# 1. Introducción

Dado su mayor potencial como proveedores de servicios ecosistémicos (Felton et al. 2016), los bosques mixtos (aquellos compuestos por más de una especie arbórea; Bravo-Oviedo et al. (2014)) han tomado una relevancia particular en el último tiempo, originando nuevos paradigmas de gestión forestal “más cercana a lo natural” (Pretzsch et al. 2017, p. 14) o incluso que mejoren la simple mímica de los procesos naturales (O’Hara 2016).

Históricamente, la silvicultura en los bosques secundarios estuvo orientada a la producción de materias primas (madera, resinas, etc.). Con el fin de estabilizar la producción en el tiempo y de generar productos uniformes, un objetivo básico fue la reducción de la complejidad del manejo, por medio del uso y la generación de rodales regulares, coetáneos y compuestos por una sola especie (Pretzsch et al. 2017). En consecuencia, la mayor parte de las herramientas de manejo forestal fueron desarrolladas sobre (y para) este tipo de bosques. En rodales con más de una especie, la silvicultura tradicional frecuentemente se enfocaba sobre la especie de mayor interés forestal (“especie principal”), considerando a las demás especies como “secundarias” o “acompañantes” y utilizando herramientas desarrolladas en bosques puros (Serrada 2008).

La relación positiva entre productividad forestal y biodiversidad observada en bosques mixtos (Liang et al. 2016a) trae aparejada una mayor complejidad del sistema, debido principalmente a un incremento en el número de interacciones entre las diferentes especies (Larocque et al. 2012), complejidad que puede trasladarse al manejo forestal. Esta situación hace que, en muchos casos, las herramientas desarrolladas para bosques puros y regulares no puedan utilizarse adecuadamente, sin una adaptación previa, sobre bosques mixtos. De esta manera, existe en la actualidad la necesidad de desarrollar nuevas herramientas silvícolas para hacer un uso adecuado de los beneficios vinculados a estos aumentos en la complejidad del sistema (del Río et al. 2015).

El desarrollo de herramientas adecuadas para el manejo de los bosques mixtos se basa fundamentalmente en comprender los patrones que emergen de las interacciones entre las especies. De esta manera, la mayor parte de los estudios en este ámbito se han centrado en analizar las desviaciones en el comportamiento de los bosques mixtos, utilizando como referencia bosques puros de las especies que componen las mezclas analizadas (Pretzsch et al. 2017). Dado la relevancia para la silvicultura y la comprensión del desarrollo de los bosques, el efecto de las interacciones entre las especies normalmente se evalúa sobre el

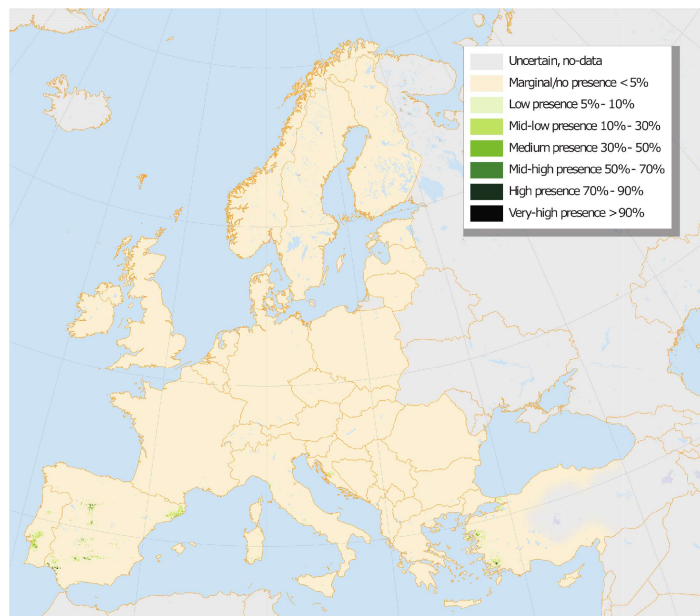
crecimiento y la productividad (Pretzsch 2009, p. 41), tanto a nivel del rodal como a nivel del árbol individual.

La mayor parte de los estudios sobre el efecto de la mezcla de especies se han llevado a cabo a nivel de rodal, focalizándose en el rodal en su conjunto o en cada una de las especies que lo componen (del Río et al. 2015). En ellos, implícitamente se asume que cualquier desviación en el comportamiento del rodal mixto tiene su origen en las interacciones entre las especies (esto es, en diferencias entre la competencia intra- e interespecífica). Aunque la escala de estudio a nivel de rodal es útil para la toma de decisiones y la planificación forestal, ha sido insuficiente para revelar los procesos subyacentes a los efectos de mezcla observados, generando una falta de conocimientos acerca de tales procesos (Coll et al. 2018). Dado que el árbol individual forma la unidad básica en la ecología del bosque, este nivel de estudio resulta uno de los más convenientes para comprender los efectos de la competencia sobre el crecimiento, la productividad y la morfología de los árboles, y su consiguiente manifestación en los patrones observados a nivel del rodal en bosques mixtos (Pretzsch et al. 2017, p. 273). Existe además un nivel organización intermedio, el de la estructura del bosque, de cuyo comportamiento también pueden depender los patrones observados al nivel del rodal (del Río et al. 2015).

Las interacciones entre los árboles en una masa mixta constituyen el pilar fundamental del que derivan la mayoría de los fenómenos que originan el mayor potencial de los bosques mixtos como proveedores de servicios ecosistémicos. Además, las diferencias de rasgos morfológicos entre diferentes especies pueden inducir fenómenos de complementariedad que, sin modificar los patrones de comportamiento al nivel del árbol individual, pueden originar cambios a nivel de la estructura del rodal, derivando en fenómenos de sobreproductividad (*overyielding*), como lo encontrado por Riofrío et al. (2017b) entre otros. De esta manera, los estudios a nivel de árbol individual pueden arrojar luz sobre los principales aspectos que deberían tenerse en cuenta en el manejo forestal a la hora de generar sistemas productores de mayores servicios y más eficientes en el uso de los recursos disponibles.

## 1.1. Bosques mixtos de pinos mediterráneos

El **pino piñonero** (*Pinus pinea* L.) es una especie cuyo rango de distribución natural es incierto y difícil de establecer, debido principalmente a su uso desde tiempo antiguo, lo que ha ocasionado que se encuentre ampliamente distribuida (Abad Viñas et al. 2016a) (Figura 1). En España, esta especie ocupa 400,000 ha, lo que constituye el 50 % de la superficie total ocupada en el mundo (Serrada et al. 2008). Actualmente, su distribución geográfica incluye toda la cuenca del mediterráneo desde Portugal hasta Siria, aunque es más abundante en el sur-oeste de Europa. Tiende a ocurrir principalmente en zonas costeras, aunque en España y Portugal crece naturalmente a cierta distancia de la costa. La mayor parte de sus formaciones se encuentran por debajo de los 100 m s.n.m., no llegando nunca a superar los 900 m s.n.m. El rango de precipitaciones donde se la encuentra va desde 400-500 mm anuales (Castro 1997).

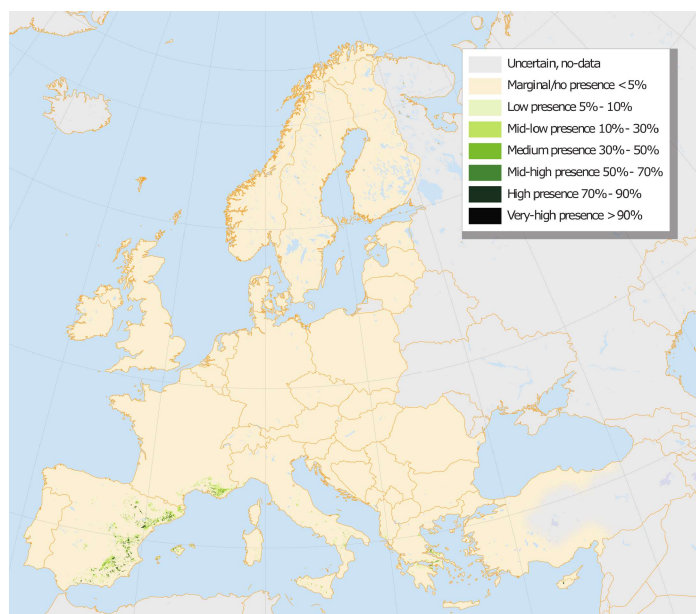


**Figura 1.** Mapa de distribución de *Pinus pinea*, basado en la probabilidad relativa de su presencia. Fuente: Abad Viñas et al. (2016a).

La base del aprovechamiento de la mayoría de los pinares de *P. pinea* es la recolección de sus piñones, de gran valor comercial (Calama y Montero 2005), aunque también destacan su valor ecológico, paisajístico y de conservación de la biodiversidad (Serrada et al. 2008). Es considerada una especie con temperamento de luz, que puede soportar ligeras sombras durante las primeras etapas de crecimiento, pero requiere abundante luz para fructificar en

la madurez. Es una especie frugal, puede soportar periodos de sequías estivales, y llega a tolerar temperaturas mínimas de hasta -14 °C con buenas condiciones de humedad (Castro 1997).

Entre los pinos típicamente mediterráneos, el **pino carrasco** (*Pinus halepensis* Mill.) es la especie más abundante y ampliamente distribuida en el entorno circunmediterráneo, llegando a cubrir 6,8 millones de hectáreas en estos ambientes (Figura 2). En España, la superficie de masas naturales supera las 800 mil hectáreas, y su uso sostenido en repoblaciones de carácter protector ha supuesto un incremento de la superficie cubierta por esta especie de unas 500 mil hectáreas (Serrada et al. 2008). En la península ibérica, presenta su mayor amplitud climática, y su óptimo de distribución se encuentra por debajo de los 800 m s.n.m. Soporta precipitaciones menores a los 400 mm y temperaturas medias del mes más frío de hasta -3 °C (Castro 1997).

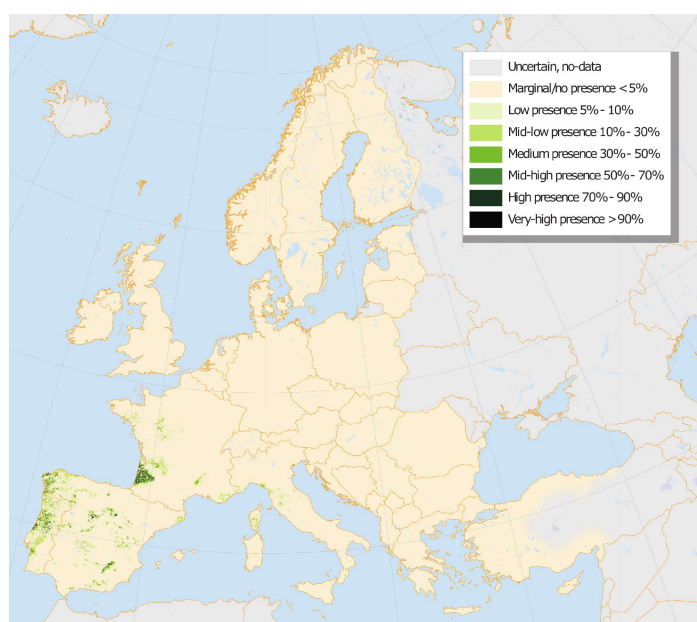


**Figura 2.** Mapa de distribución de *Pinus halepensis*, basado en la probabilidad relativa de su presencia. Fuente: Mauri et al. (2016).

*P. halepensis* es una especie pionera típica y poco longeva, extremadamente frugal. Normalmente, es una especie que carece de interés comercial debido al tamaño, forma y calidad de su madera (Mauri et al. 2016). Sin embargo, dado que puede crecer en condiciones ambientales severas, es la principal especie utilizada para la recuperación de zonas áridas y semiáridas en el Mediterráneo (Serrada et al. 2008). Además, es una especie

capaz de recuperar rápidamente la cobertura boscosa luego de incendios, debido a su capacidad de regenerar profusamente a partir del banco de semillas aéreo, en situaciones dando lugar a una regeneración excesiva (Ruano et al. 2013).

El **pino negral** (*Pinus pinaster* Ait.) es un árbol de tamaño medio muy extendido por la cuenca del Mediterráneo, de la cual es nativo (Figura 3). La mayor parte de la superficie ocupada por esta especie en Europa se encuentra en la Península Ibérica, tanto en rodales puros como en mezclas, abarcando unas 1,7 millones de hectáreas (Serrada 2008). Las poblaciones de pino negral en España se ubican entre los 600 y los 1300 m s.n.m., sobre sitios con clima sub-húmedo y mediterráneo continental. La precipitación media anual de las estaciones donde habita ronda entre 400 y 800 mm (Serrada 2008). Destaca por ser ecológicamente versátil, mostrando un amplio rango de rasgos relacionados con el crecimiento, la resistencia a heladas, la adaptación a las sequías de verano, y muestra una preferencia por los suelos silíceos y arenosos.

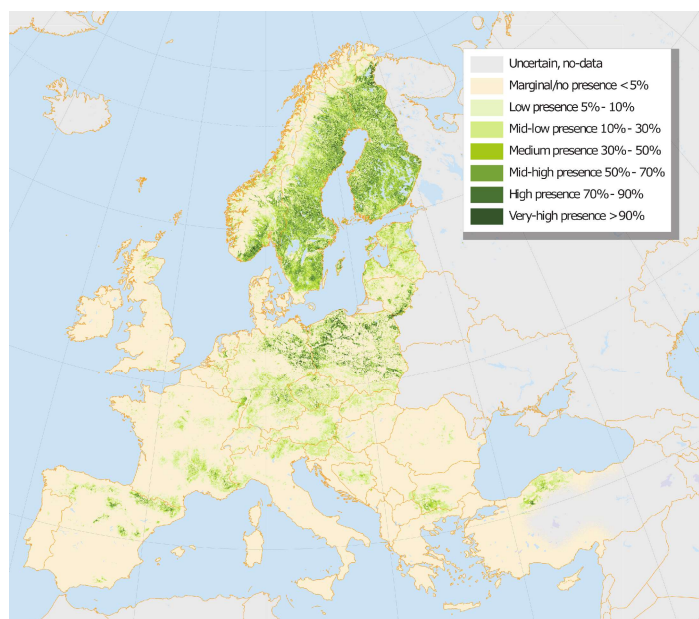


**Figura 3.** Mapa de distribución de *Pinus pinaster* basado en la probabilidad relativa de su presencia. Fuente: Abad Viñas et al. (2016b).

Respecto a su temperamento, es una especie de luz que no tolera la sombra y de rápido crecimiento, lo que le ha valido su uso como especie protectora de suelos, para la reforestación de zonas degradadas y la estabilización de dunas, así como para la utilización en plantaciones intensivas (Abad Viñas et al. 2016b). Presenta un sistema radical profundo,

con raíces secundarias horizontales muy desarrolladas. Su madera es apreciada como madera de construcción, postes y para la fabricación de muebles. Tradicionalmente, el pino negral ha sido utilizado para la extracción de resinas y la obtención de trementina y colofonia.

El **pino albar** (*Pinus sylvestris* L.) es la especie de pino con la distribución más amplia de todas, y se la puede encontrar a lo largo de toda Eurasia (Figura 4). Las montañas de Sierra Nevada al sur de España (37° N) constituyen el límite sur de la distribución natural de esta especie. En Europa la superficie ocupada por bosques de pino albar excede los 28 millones de ha, con 1,3 millones de ha aproximadamente en España (Serrada 2008). Aunque la distribución altitudinal de la especie en España se encuentra entre los 800-2000 m s.n.m., normalmente se encuentra en climas de montaña, con una precipitación media anual entre 600 y 1200 mm y precipitaciones de verano mayores a los 100 mm (Serrada 2008).

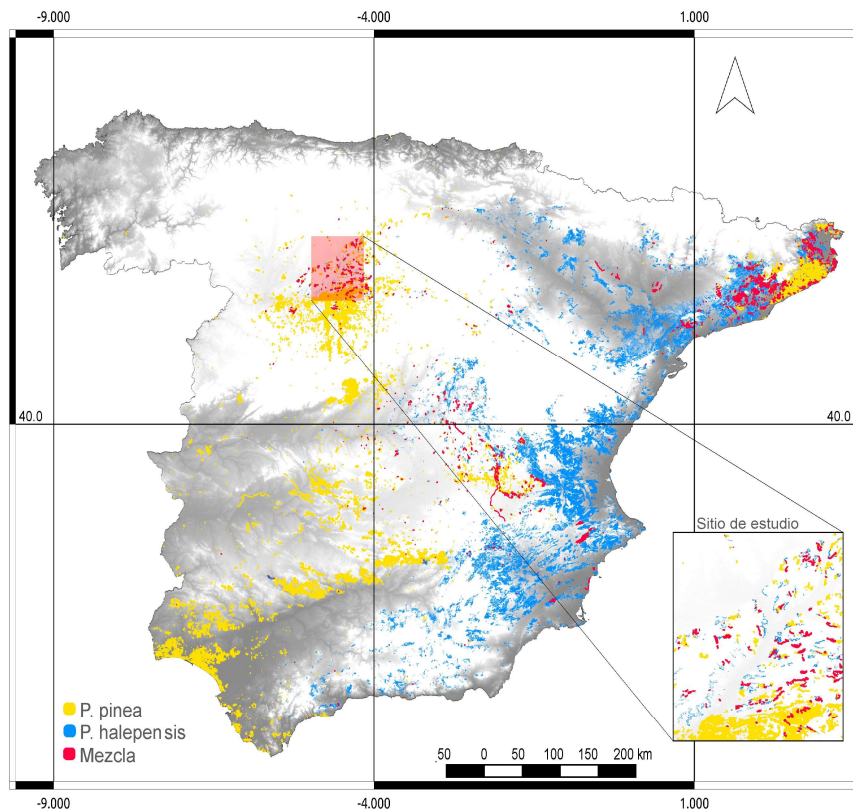


**Figura 4.** Mapa de distribución de *Pinus sylvestris*, basado en la probabilidad relativa de su presencia. Fuente: Durrant et al. (2016).

Al igual que el pino negral, *P. sylvestris* es una especie que demanda mucha luz, pero tolera sitios parcialmente sombreados. Tolerancia relativamente bien las heladas y las sequías, y es capaz de prosperar sobre suelos pobres, por lo que puede encontrarse en una amplia variedad de hábitats. Su sistema radical es profundo, con raíces dominantes oblicuas y raíces secundarias muy largas. Su madera es de un gran valor comercial debido a su buena

relación resistencia/peso, y es una especie cultural y comercialmente importante en varios países europeos, particularmente al norte de Europa.

*P. halepensis* y *P. pinea* forman masas mixtas espontáneas solo en determinadas zonas de la costa adriática y el levante Ibérico, donde las condiciones de humedad restringen en cierta medida el desarrollo del pino piñonero y favorecen el del pino carrasco (Castro 1997; Toromani et al. 2015). En España, se han utilizado mezclas de estas dos especies en repoblaciones orientadas al control de la erosión, la mayoría ubicadas en zonas de arenales costeros (Raventós et al. 2001; de Luis et al. 2009), aunque una superficie importante de esta mezcla también ha sido establecida en zonas del interior peninsular con el mismo rol protector (Serrada et al. 2008) (Figura 5).



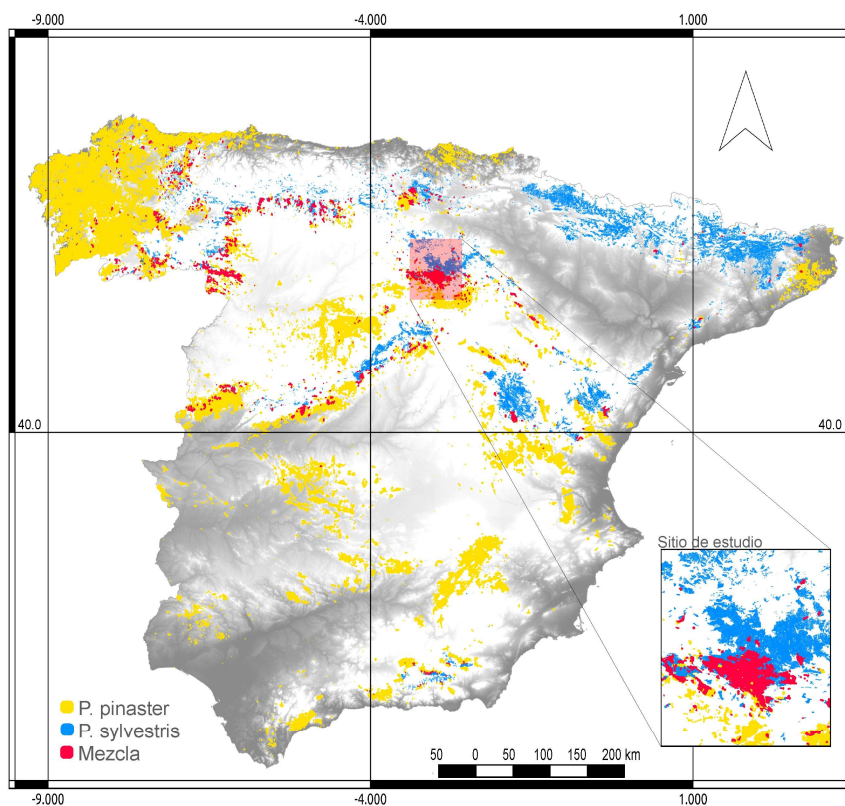
**Figura 5.** Distribución de *Pinus halepensis* (azul) y *P. pinea* (amarillo) en España. En rojo se marcan las masas mixtas de estas dos especies. Zoom en la zona del sitio de estudio. Mapa construido con datos de Alía Miranda et al.(2009).

Existen pocos estudios sobre esta mezcla, y la mayor parte se han llevado a cabo en zonas costeras. Como ejemplo, pueden citarse los estudios de de Luis et al. (2009) y Toromani et al. (2015) sobre la diferente respuesta climática de estas especies en bosques mixtos de la



costa de Alicante (España) y de Albania, respectivamente. El estudio de Ganatsas y Thanasis (2010a) es quizás el único en donde se analizan las diferencias en el crecimiento de las dos especies, y su relación con procesos avanzados de invasión del pino carrasco sobre plantaciones habitadas inicialmente por *P. pinea*, poniendo en evidencia la inestabilidad de la mezcla de *P. pinea* y *P. halepensis* fuera de sus zonas de ocurrencia espontánea.

Por otra parte, *P. pinaster* y *P. sylvestris* son dos de las principales especies forestales en España y crecen formando rodales mixtos tanto de manera natural como producto de repoblaciones forestales (Serrada et al. 2008) (Figura 6). Los pinares mixtos de estas dos especies tienen un gran valor ecológico y socio-económico, además de ser interesantes debido a que *P. sylvestris* se encuentra en el borde de su distribución natural, que es donde las condiciones ecológicas (altas temperaturas, sequías frecuentes) se acercan al límite de tolerancia de la especie, y donde se pronostican los efectos más drásticos del cambio climático (Riofrío et al. 2017a).



**Figura 6.** Distribución de *Pinus pinaster* (amarillo) y *P. sylvestris* (azul). En rojo, se marcan las masas mixtas de estas dos especies. Zoom en la zona del sitio de estudio. Mapa construido con datos de Alía Miranda et al.(2009).

Estudios previos a gran escala con datos del Inventario Forestal Español sobre la mezcla de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, han identificado interacciones positivas, tendentes a originar mayor productividad en las mezclas (Riofrío et al. 2017a). Esta mayor productividad se ha vinculado con rodales más heterogéneos, en los que *P. pinaster* adopta posiciones dominantes y su crecimiento depende más de la estructura del rodal (esto es, de las diferencias entre competencia simétrica y asimétrica) que de la composición específica (competencia intra- vs interespecífica) (Riofrío et al. 2017a, b). Sumado a esto, las dos especies presentan estructuras de copa relativamente similares (Poorter et al. 2012) y escasas diferencias en cuanto a tolerancia al sombra (Sanchez-Gomez et al. 2006; Gaudio et al. 2011) por lo que, descontados los efectos de la estructura del rodal, los efectos de la mezcla a nivel de árbol individual pueden ser bajos y difíciles de detectar.

Según Pretzsch (2009, p. 338), el solapamiento de nichos ecológicos es el primer requisito que permite la coexistencia de las especies en una mezcla. La mezcla puede ocurrir solamente en las zonas donde existe este solapamiento, en términos de disponibilidad de recursos y condiciones ambientales. Por otro lado, el tipo de interacciones (positivas, negativas, neutras) entre las especies de la mezcla determinará el tamaño de la zona de coexistencia y la estabilidad en el tiempo de una mezcla determinada. Por medio de fenómenos de complementación (efectos netos positivos) una mezcla será más estable, pudiendo incluso (aunque no siempre) llegar a aumentar su productividad. En el caso contrario, cuanto más fuertes sean los fenómenos de competencia entre las especies de la mezcla (efectos netos negativos), más inestable será esta en el tiempo (Pretzsch et al. 2017, p. 278).

Los estudios a gran escala han demostrado una relación positiva entre la productividad y la diversidad de especies (Liang et al. 2016a), incluso para bosques de coníferas en ambientes mediterráneos, en donde el incremento en la diversidad de especies mejoró tanto la productividad como el ensamblaje de copas en el dosel (Vilà et al. 2013; Jucker et al. 2015). Sumado a esto, Riofrío et al. (2017b) destacó que la estructura del rodal juega un papel fundamental para explicar los incrementos de la productividad en mezclas de pinos mediterráneos. Estos autores, sin embargo, indican que los cambios por efecto de la mezcla que puedan esperarse a nivel de árbol individual pueden ser reducidos, dadas las similitudes entre las especies de pinos mediterráneos (Poorter et al. 2012).

En esta tesis, se evalúa el efecto de la mezcla de especies sobre tres aspectos relevantes para explicar posibles efectos de mezcla observados a nivel del rodal en mezclas de pinos

mediterráneos: 1) las interacciones entre los árboles de diferentes especies de pinos, entendida como un fenómeno fundamental que da forma a la dinámica de la mayoría de los fenómenos que ocurren en niveles de organización superiores (Pommerening y Sánchez Meador 2018); 2) la productividad de árboles individuales, estudiada como la Eficiencia en el uso del Espacio disponible para el Crecimiento (*EEC*), por su rol para explicar las causas subyacentes a los incrementos de la productividad a nivel del rodal (Pretzsch y Schütze 2009); y 3) los cambios en la morfología de las copas originadas por la mezcla de especies, por el papel fundamental de estas en la estructuración del dosel forestal y su consiguiente efecto en la mayoría de las funciones y servicios del bosque (Pretzsch 2014).

Nuestra principal hipótesis es que, dada la similitud entre las especies estudiadas, las relaciones positivas entre productividad  $\sim$  diversidad encontradas en estudios previos sobre mezclas de pinos mediterráneos estarían relacionadas con efectos de mezcla en niveles de organización superiores (a nivel de estructura del rodal), y que a nivel de árbol individual los efectos de mezcla que pueden esperarse pueden ser pequeños o nulos.

## 1.2. Interacciones entre especies de pinos en ambientes mediterráneos

En sitios donde dos o más especies crecen de manera conjunta, las interacciones potenciales entre ellas pueden ser ventajosas o perjudiciales en comparación con las interacciones que pueden ocurrir en rodales puros (Pretzsch 2009; Larocque et al. 2012). De esta manera, la comprensión de las interacciones interespecíficas es vital a la hora de adaptar las herramientas silvícolas actuales para su uso en bosques mixtos, y para evaluar la productividad y la estabilidad a largo plazo de estos tipos de bosques (Puettmann et al. 2012; Collet et al. 2014). Sin embargo, las relaciones entre las especies forestales son procesos complejos que dependen del contexto (variabilidad espacio-temporal de los recursos y de las condiciones abióticas), lo que hace difícil la generalización de los resultados (Pommerening y Sánchez Meador 2018). La silvicultura por su parte, puede jugar un rol importante modulando estas interacciones.

Los diferentes tipos de interacciones se pueden estudiar utilizando índices de competencia en modelos de crecimiento de árboles individuales (Canham et al. 2004; Forrester et al. 2013) e investigando las diferencias entre la competencia intra- e interespecífica (Forrester 2014). Para un sitio determinado, las especies que coexisten pueden acceder a los recursos disponibles de manera diferente tanto espacial como temporalmente, lo que puede conducir a una complementariedad de nichos ecológicos (Pretzsch et al. 2017). Cuando existe una fuerte complementariedad de nichos, la competencia interespecífica puede ser más baja que la competencia intraespecífica, mientras que lo opuesto puede ocurrir cuando los nichos ecológicos son similares (Pretzsch 2009; del Río et al. 2014).

De acuerdo con la hipótesis de partición de materia causada por limitación (LCMP, acrónimo en inglés de *Limitation-Caused Matter Partitioning*), la reacción del crecimiento a la competencia también puede verse fuertemente influenciada por el factor limitante dominante (Pretzsch y Biber 2010). Este fenómeno se puede explorar analizando las diferencias en la competencia intra- e interespecífica basadas en el modo de competencia (simétrica o asimétrica) (del Río et al. 2014). La competencia asimétrica se produce cuando los individuos más grandes capturan recursos de una manera desproporcionada respecto a su tamaño, volviéndolos inaccesibles para los individuos más pequeños, mientras que la competencia simétrica se produce cuando los individuos utilizan los recursos de manera similar o de una forma proporcional a su tamaño (Schwinning y Weiner 1998). Debido a su

naturaleza direccional, la luz es el principal ejemplo de un recurso que puede ser apropiado por los individuos más grandes, y muchos estudios respaldan la generalización de que la competencia por luz es casi siempre asimétrica; por el contrario, la información disponible sugiere que la competencia por recursos subterráneos es en la mayoría de los casos simétrica (Pretzsch y Biber 2010).

En los análisis de regresión del crecimiento de las plantas en función de la competencia intra- e interespecífica, Goldberg y Werner (1983) afirman que los coeficientes de regresión de los índices de competencia pueden utilizarse para interpretar tanto el *efecto* de competencia de las diferentes especies vecinas sobre una especie objetivo en particular, como la *respuesta* de diferentes especies objetivo a la competencia ejercida por una especie competidora en particular. Estos constituyen dos aspectos diferentes de la habilidad competitiva de las especies. Una especie puede ser buena competidora reprimiendo de manera más fuerte el crecimiento de sus vecinos (tener mayor *efecto* competitivo) o mediante una mayor tolerancia a la competencia (tener menor *respuesta* a la competencia) (Goldberg y Werner 1983). Operacionalmente, las diferencias entre los efectos y las respuestas competitivas se pueden explorar: 1) comparando las diferencias en los coeficientes de competencia específicos de cada especie competidora dentro de un modelo de crecimiento para una especie objetivo en particular (*efectos de competencia*), y 2) analizando los cambios en la pendiente de un índice de competencia dado dentro de un modelo de crecimiento, de acuerdo a la especie para la cual se modela el crecimiento (*respuesta a la competencia*).

Dado que existe evidencia de que, en los estudios de interacciones, las diferencias en el tamaño de los individuos puede ser una medida mucho más relevante que las diferencias entre las especies (Vogt et al. 2010; Kunstler et al. 2016b), previo al análisis de las diferencias entre los efectos de competencia intra- e interespecíficos, sería importante evaluar en qué grado una medida de la competencia total (esto es, sin discriminar a los competidores por especie) puede ser más relevante que una medida de la competencia para cada especie competidora (del Río et al. 2014). Esto podría revelar tanto la presencia de efectos de mezcla como la necesidad de considerar la identidad (especie) de los competidores cuando se modela el crecimiento en ciertos bosques mixtos (Goldberg 1996), lo que puede tener implicaciones significativas en el manejo forestal.

En la búsqueda de efectos de mezcla, la mayoría de los estudios se han enfocado en los *efectos* de la competencia (por ejemplo, del Río et al. (2014) se centran en una sola especie en

la búsqueda de reducciones en la competencia interespecífica). Sin embargo, este tipo de estudios generalmente incluyen información sobre respuestas a la competencia. Dado que los resultados en el largo plazo de la competencia a nivel poblacional pueden estar más influenciados por la tolerancia a la competencia que por los efectos competitivos (Kunstler et al. 2016a), el análisis de la *respuesta* a la competencia puede ser importante para evaluar la estabilidad en la composición de especies (Collet et al. 2014).

*Pinus halepensis* Mill. y *Pinus pinea* L. son dos especies de pinos mediterráneos con requerimientos ecológicos similares pero rasgos adaptativos particulares (Grivet et al. 2013). Algunas diferencias en los requerimientos ecológicos entre estas especies parecen estar relacionados con la demanda de agua y luz, que es ligeramente mayor en *P. pinea* (Puértolas et al. 2005; San-Miguel-Ayanz et al. 2016). Aunque los individuos de *P. pinea* pueden presentar mayor altura que los de *P. halepensis* en la madurez, las diferencias más claras entre estas especies se observan al nivel de las copas. Los árboles de *P. pinea* presentan una copa densa, ancha y aparasolada, mientras que los de *P. halepensis* tiene una copa ampliamente cónica que tiende a abrirse con la edad (Castro 1997; Calama y Montero 2005). Los estudios disponibles, sin embargo, no parecen indicar mayores diferencias en sus sistemas radicales (Calama y Montero 2005; San-Miguel-Ayanz et al. 2016). Un cuarto del área cubierta por la mezcla de estas especies en España (79043,56 ha) proviene de reforestaciones, a menudo ubicadas fuera del área en donde las dos especies ocurren naturalmente (<https://sites.google.com/site/sigforestspecies/home>). Aunque el principal objetivo de estos bosques ha sido el control de la erosión, actualmente están siendo utilizados con múltiples propósitos, tales como el mantenimiento de la biodiversidad, o fines recreacionales y paisajísticos (Calama y Montero 2005). Existe evidencia de que *P. halepensis* tiende a reemplazar y dominar a *P. pinea* cuando esta mezcla se encuentra fuera de su área de ocurrencia natural (Ganatsas y Thanasis 2010). Este hecho, sumado al incremento en la demanda de un manejo forestal orientado a la multifuncionalidad (Cubbage et al. 2007), subrayan la importancia de estudiar las interacciones entre estas especies, con el fin de diseñar herramientas silvícolas apropiadas que puedan mejorar el desempeño de estos bosques mixtos y su mantenimiento a largo plazo.

### 1.3. La eficiencia en el uso del espacio disponible para el crecimiento

Las medidas que relacionan el crecimiento con los recursos disponibles para cada árbol han sido ampliamente utilizadas como medidas del vigor de los árboles (Waring et al. 1981) y para estudiar la Eficiencia en el uso del Espacio disponible para el Crecimiento (*EEC*; *the economy of growing space*, Assmann (1970) p. 119) entre los pies remanentes después de claras en rodales heterogéneos (Webster y Lorimer 2003; Pretzsch y Schütze 2005), o entre árboles de diferentes tamaños (o clases sociales) en distintas edades o condiciones de sitio (Sterba y Amateis 1998; Pretzsch y Schütze 2009; Gspaltl et al. 2012). Cuando se calcula sobre árboles en rodales puros y mixtos, la *EEC* puede ayudar a cuantificar y entender los efectos emergentes de mezcla a nivel de rodal (Pretzsch et al. 2017, p. 316).

Dada la dificultad que existe para cuantificar adecuadamente la totalidad de los recursos disponibles para un árbol, el concepto de “espacio de crecimiento” (*growing space*) ha sido propuesto como un sustituto capaz de abordar su naturaleza multidimensional (Oliver y Larson 1990). En los bosques mixtos, los cambios en la *EEC* pueden ser analizados para evaluar en qué medida las interacciones entre las especies conducen a una mejor (o peor) utilización del espacio disponible.

Aunque la medida más utilizada para representar el espacio de crecimiento a nivel de árbol ha sido el área de proyección de copa (*cpa*) (Assmann 1970), varios autores han propuesto alternativas para considerar distintos aspectos de la ocupación del sitio. O'Hara (1988) propone el área foliar (*LA*) como una medida de ocupación “más tridimensional”; Webster y Lorimer (2003) desarrollan medidas para representar la parte sombreada o iluminada de la copa; Mainwaring y Maguire (2004) proponen el área potencialmente disponible (*APA*) para representar el espacio disponible para los árboles en rodales donde no ocurre la tangencia de copas a la máxima ocupación del sitio (situación común en bosques mediterráneos); Gspaltl et al. (2012) proponen el índice de explotación del área (*AEI*) para representar las variaciones del área foliar para un mismo valor de *APA*. Mainwaring y Maguire (2004) observaron que los valores de *EEC* dependen fuertemente de la medida de ocupación del sitio utilizada para calcularla, y sugieren que las diferencias entre las distintas medidas de eficiencia representan diferentes aspectos de la utilización del sitio.

Uno de los fenómenos más estudiados en bosques mixtos es el aumento de la productividad (crecimiento por hectárea), que se identifica comparando la productividad de una masa mixta frente a la de masas puras de las especies que la constituyen (del Río et al. 2015). De acuerdo con Pretzsch y Schütze (2009), este aumento de la productividad en masas mixtas puede originarse por un incremento del espacio ocupado en la mezcla (mayor densidad), o por una explotación más eficiente del espacio de crecimiento dado en la mezcla comparado con el mismo espacio de crecimiento dado en la masa pura.

El análisis de la *EEC* en masas mixtas frecuentemente se lleva a cabo a nivel de rodal, comparando la productividad de rodales mixtos con la productividad de cada especie en rodales puros utilizados como referencia (Pretzsch y Schütze 2009). Mientras que el crecimiento de las especies en la masa mixta se puede calcular de manera sencilla, determinar el espacio ocupado por cada una de ellas en la mezcla necesita un tratamiento particular. La proporción de especies por área (*prop*) es la medida más utilizada para describir el espacio ocupado por cada especie a nivel de rodal (Dirnberger y Sterba 2014), y se define como la porción del área total disponible que cada especie ocupa en la mezcla, en relación con la máxima ocupación de la especie en masas monoespecíficas. Varios estudios han concluido en señalar al índice de densidad del rodal (*SDI*, Reineke (1933)) como una medida verosímil, capaz de representar adecuadamente la ocupación del sitio por las especies forestales, disminuyendo el sesgo en las estimaciones de los efectos de mezcla (Dirnberger y Sterba 2014; Huber et al. 2014; Dirnberger et al. 2017).

Los efectos de la mezcla sobre árboles individuales a menudo se estudian analizando la relación entre la competencia y el crecimiento (ver por ejemplo, Canham et al. (2004); von Oheimb et al. (2011) o Forrester (2014b)). Sin embargo, desde el punto de vista del gestor forestal, la relación entre el crecimiento y el espacio disponible para cada árbol (esto es, la productividad de los árboles individuales) resulta más relevante (Pretzsch et al. 2017, p. 278). La transición desde el crecimiento hasta la productividad del árbol individual permite, además, evaluar en qué medida los efectos de mezcla sobre la productividad observados a nivel de rodal son producto de modificaciones en los árboles individuales o de propiedades que emergen a partir de cambios en niveles de organización superiores, como la estructura del rodal.

Para escalar la *EEC* desde el nivel del árbol individual al del rodal, una parte de la superficie total del rodal debe ser asignada objetivamente a cada árbol (Pretzsch 2009). Dirnberger et



al. (2017) proponen un marco metodológico para identificar las medidas de ocupación a nivel de árbol individual que mejor se ajusten a las medidas de ocupación a nivel del rodal utilizadas para determinar las proporciones de especies en la mezcla. Esta metodología permite definir objetivamente el espacio disponible para cada árbol individual. Relacionando el crecimiento de cada árbol con esta medida de ocupación, se pueden estudiar los efectos de la mezcla sobre la *EEC* de árboles individuales en los mismos términos en los que se estudia este efecto a nivel del rodal (esto es, crecimiento en función del espacio disponible), resultando en una comparación plausible que permitiría trasladar los resultados desde un nivel (el del árbol) hasta el otro (el del rodal).

Utilizando datos del Inventario Forestal Nacional español (IFN), en rodales mixtos de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, Riofrío et al. (2017a) encontraron efectos positivos de la mezcla de especies sobre la *EEC* a nivel de rodal. En estudios posteriores, Riofrío et al. (2017b) observaron además una mayor heterogeneidad estructural en los rodales mixtos de estas dos especies, y vincularon la mayor productividad de la mezcla con estos cambios estructurales. El estudio a nivel de árbol individual de la *EEC* permitirá entonces mejorar la comprensión de los efectos detectados en estas mezclas, con vistas al diseño de herramientas de gestión adecuadas que permiten su buen aprovechamiento.

## 1.4. Cambios en la estructura de copa

El dosel forestal puede definirse como la sumatoria de los tamaños, formas y posiciones relativas de las copas de los árboles, y es un elemento fundamental de varios aspectos del funcionamiento y la productividad del bosque (Purves et al. 2007). Constituye la interfaz entre la vegetación y la atmósfera, participando activamente en el intercambio gaseoso, determinando la disponibilidad local del agua a través de su transpiración e interceptación (Oliver and Larson 1990), e influyendo en la interceptación y transmisión de la luz (Hardiman et al. 2011).

Dos aspectos relevantes deben tenerse en cuenta a la hora de estudiar la estructura de las copas como elementos determinantes del dosel forestal. El primero es que las dimensiones y la forma de las copas tienden a estar principalmente determinadas por la especie y el tamaño de los árboles (Purves et al. 2007; Poorter et al. 2012; Guisasola et al. 2015). El segundo es el rol de la plasticidad de cada especie en el resultado final de la estructura de copas observada (Barthélémy y Caraglio 2007). La plasticidad de las especies puede entenderse como capacidad de sus individuos para modificar sus características morfológicas (esto es, su alometría) bajo diferentes condiciones ambientales (Sultan 2000). En este sentido, el ambiente (biótico y abiótico) juega un papel fundamental en la expresión de esta plasticidad (Valladares et al. 2007) y la consiguiente estructuración del dosel forestal.

Al ser el principal determinante de la estructuración del dosel, la estructura de la copas juega un papel fundamental para la comprensión del mecanismo de retroalimentación entre la estructura del rodal, las condiciones ambientales y el funcionamiento de los árboles (Pretzsch 2009, p. 226, Fig.7.2). La simple mezcla de especies con diferentes formas de copas puede generar heterogeneidad en el dosel y a su vez un ambiente interespecífico característico. En estas condiciones, las copas de los árboles tenderán a aclimatarse, y el desempeño de las especies puede ir más allá de su comportamiento conocido en rodales puros, generando una nueva estructura en el rodal mixto, con características propias (efecto de mezcla) (Pretzsch 2014). De esta manera, el estudio de los cambios en la estructura de las copas en ambientes interespecíficos juega un papel fundamental en la comprensión de la dinámica de los bosques mixtos.

La mayoría de los cambios alométricos y estructurales que experimentan las copas están orientados a mejorar la captura de luz (Assmann 1970), por medio del re-posicionamiento de las copas (Rouvinen y Kuuluvainen 1997; Brisson 2001; Aakala et al. 2016; Uria-Diez y

Pommerening 2017), la disminución de su rotundidad (Longuetaud et al. 2013), y de variaciones en sus dimensiones, tanto en el plano vertical como horizontal (Purves et al. 2007; Poorter et al. 2012; Waskiewicz et al. 2013; Pretzsch 2014; Jucker et al. 2015). La abrasión mecánica es otro fenómeno capaz de modificar activamente la estructura de las copas, y su intensidad puede depender de la especie a la que pertenezcan los árboles involucrados (Hajek et al. 2015).

En rodales mixtos, el patrón de distribución vertical de los elementos de la copa es otro atributo relevante para inspeccionar posibles causas de complementariedad (Kelty 1992). De acuerdo con Horn (1971), para un sitio determinado, este patrón se encuentra principalmente determinado por las características intrínsecas de cada especie, relacionadas con la tolerancia a la sombra. Especies más intolerantes a la sombra tienden a tener distribuciones de copa sesgadas hacia arriba (esto es, el ancho máximo de sus copas tiende a posicionarse en la parte alta), mientras que especies más tolerantes tienden a posicionar su ancho máximo de copa en posiciones intermedias, con el material vegetal más uniformemente distribuido a lo largo de la copa (Horn 1971). Sin embargo, el ambiente interespecífico puede originar reducciones de la competencia y cambios en el estatus social de los árboles (Garber y Maguire 2005; Riofrío et al. 2017b). Estos cambios pueden generar situaciones de mayor disponibilidad de luz, en donde especies más intolerantes a la sombra tiendan a desarrollar copas más profundas (o más anchas) que las que normalmente desarrollarían en un ambiente mono-específico (Garber y Maguire 2005; Guisasaola et al. 2015), incrementando así las posibilidades de estratificación, las condiciones de luz en el dosel y, finalmente, modificando el crecimiento en el rodal mixto (Pretzsch 2014).

Aunque la identificación de la estructura de las copas como aspecto fundamental de la dinámica de los boques es antigua (Assmann 1970), su cuantificación en bosques maduros ha sido una tarea difícil en el pasado, dado lo laborioso de los métodos de captura de información disponibles y su de imprecisión (Fleck et al. 2011; Bayer et al. 2013). Además, la traducción de las medidas de campo a las 3 dimensiones requería el uso supuestos que muchas veces sobre-simplificaban la realidad (Liang et al. 2016b), o de modelos contruidos con datos procedentes de muestreos destructivos, impracticables a gran escala y de limitada capacidad para capturar detalles estructurales en las copas (Moorthy et al. 2007).

En la actualidad, el escáner laser terrestre (TLS, acrónimo en inglés de *Terrestrial Laser Scanner*) emerge como una herramienta de muestreo no destructivo innovadora, capaz de

obtener datos tridimensionales de los árboles de manera efectiva, rápida, a escala milimétrica y sobre grandes espacios (Dassot et al. 2011; Liang et al. 2016b). La investigación y el desarrollo de la tecnología TLS en el ámbito forestal se encuentra en una fase incipiente y de crecimiento sostenido, y existen experiencias exitosas tanto de su uso en la estimación de parámetros dendrométricos estándar (Bienert et al. 2007), como en la caracterización de la estructura del dosel (Hardiman et al. 2011; Seidel et al. 2015a), la cuantificación de la geometría externa (Fleck et al. 2011; Seidel et al. 2011; Fernández-Sarría et al. 2013; Metz et al. 2013; Ferrarese et al. 2015) e interna de las copas (Bayer et al. 2013; Seidel et al. 2015b), así como esfuerzos recientes orientados a la cuantificación de los diferentes componentes (fotosintéticos y no fotosintéticos) de las copas (Wang et al. 2018). Dada la capacidad de la tecnología TLS para describir adecuadamente la estructura de copas, recientemente ha comenzado a utilizarse para estudiar los cambios a nivel de copas involucrados en la dinámica de los bosques mixtos, orientados principalmente en el análisis de las causas subyacentes a los incrementos en la productividad (Hardiman et al. 2011; Bayer et al. 2013; Martin-Ducup et al. 2016; Barbeito et al. 2017).

Los bosques mixtos de *P. pinaster* y *P. sylvestris* han mostrado incrementos en la productividad (Riofrío et al. 2017a) relacionados con aumentos en la heterogeneidad estructural de las mezclas (Riofrío et al. 2017b). Existen muy pocos estudios sobre la estructura de copas de estas dos especies en rodales maduros. Los estudios a gran escala de Poorter et al. (2012) indican que las dos especies presentan un comportamiento de sus copas (relaciones alométricas) similar y esperado en especies de pinos Mediterráneos, con una plasticidad menor a la observada en frondosas mediterráneas (Fagáceas). Mientras que Porté et al. (2000) señalan que los árboles adultos de *P. pinaster* tienden a formar copas uniformes, con el follaje posicionado en la parte superior de la copa, Mäkelä y Vanninen (2001) indican que la distribución del follaje y la forma de las copas en los árboles de *P. sylvestris* tienden a ser muy regulares. Estas observaciones sugieren una menor tolerancia a la sombra en *P. pinaster* respecto de *P. sylvestris*, a la vez que una mayor variabilidad en *P. pinaster*. Un estudio más detallado de la morfología de copas en estas dos especies, y de sus modificaciones en ambientes interespecíficos, puede ayudar a comprender los procesos a través de los cuales estas masas mixtas son más eficientes.

## 2. Objetivos

### 2.1. Objetivo general

El principal objetivo de esta tesis es estudiar los efectos de la mezcla de especies sobre 3 procesos relevantes que tienen lugar al nivel del árbol individual, y que sirven para analizar los fenómenos que subyacen a los efectos de mezcla descritos para bosques de pinos mediterráneos. Particularmente, se estudió el efecto de la competencia sobre el crecimiento en una masa mixta compuesta por *P. halepensis* y *P. pinea*, y los efectos de la mezcla de especies sobre la productividad individual y la estructura de copas en una masa mixta compuesta por *P. pinaster* y *P. sylvestris* (Figura 7).

### 2.2. Objetivos específicos

#### 1. Estudio de la competencia en mezcla de pinos mediterráneos

El primer objetivo fue el estudio de las interacciones entre los árboles en una masa mixta de *P. halepensis* y *P. pinea*, evaluando el comportamiento de índices de competencia dependientes de la distancia en modelos de crecimiento espacialmente explícitos. Por medio de la utilización de dos índices diferentes, se evaluó si los fenómenos de competencia se encontraron principalmente relacionados con recursos ubicados por encima o por debajo del suelo. Para explorar si las especies presentaron efectos de competencia diferentes (efectos de mezcla), los índices se evaluaron en sus formas intra- en interespecíficas. Por último, se evaluó si la respuesta a la competencia fue similar entre las dos especies, cuando sus crecimientos se modelaron de manera conjunta y se relacionó con un mismo índice de competencia.

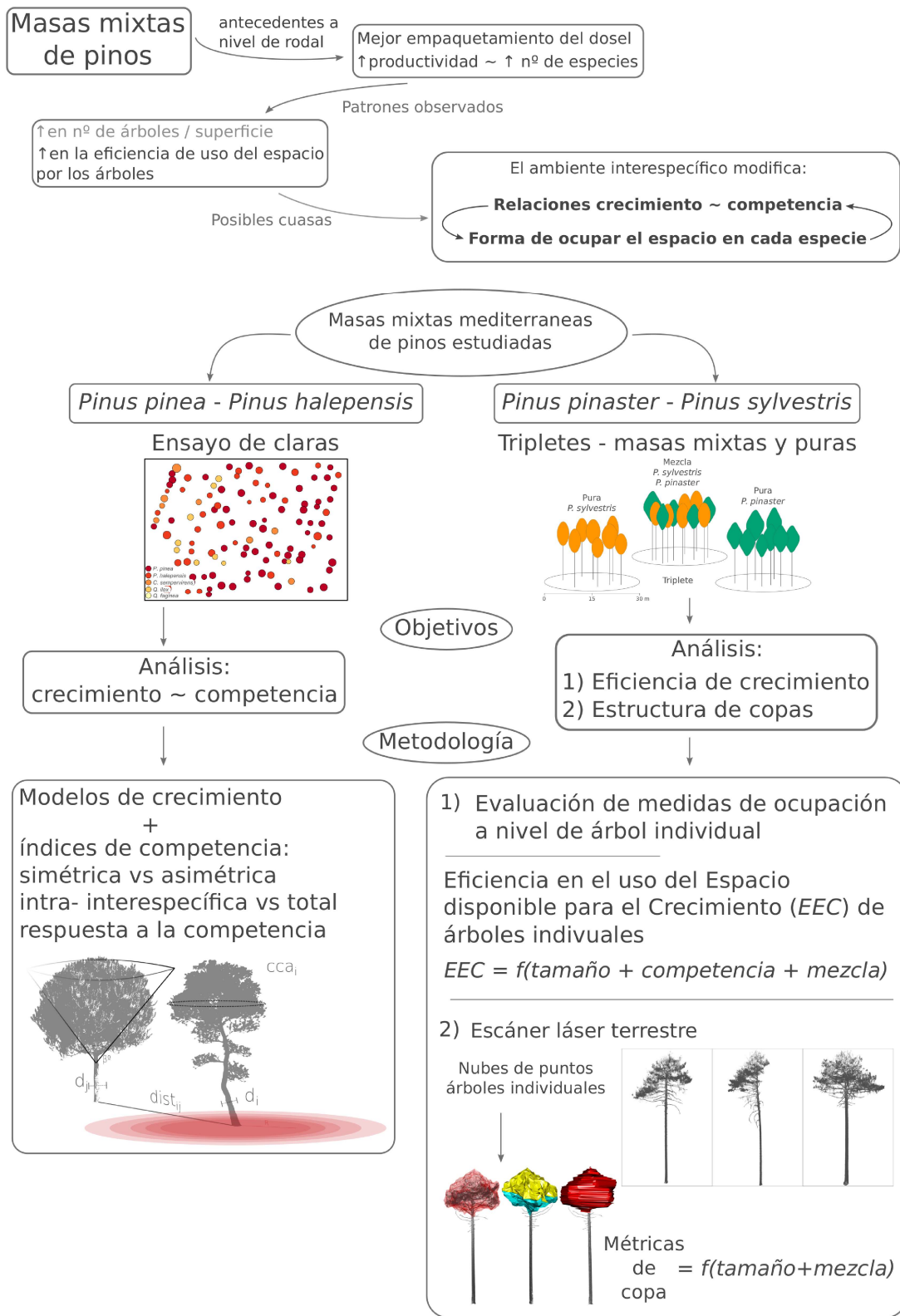
#### 2. Eficiencia de crecimiento en mezcla de pinos mediterráneos

El segundo objetivo estuvo orientado a analizar el efecto de la mezcla de especies sobre la Eficiencia en el uso del Espacio disponible para el Crecimiento (*EEC*) de árboles individuales, en masas mixtas de *P. pinaster* y *P. sylvestris*. Este objetivo se llevó a cabo en dos etapas: 1) la primera fue la selección objetiva de una medida de ocupación a nivel de árbol individual, con el fin de evaluar la eficiencia de crecimiento a nivel de árbol en los mismos términos en los que se la evalúa a nivel

del rodal (esto es, crecimiento/espacio disponible); 2) con la medida de ocupación a nivel de árbol seleccionada, se estudió si la mezcla de especies produjo cambios sobre la *EEC* a nivel de árbol individual. Dada las similitudes en la tolerancia a la sombra y las características de copas descritas en trabajos previos sobre estas dos especies, nuestra principal hipótesis es que los cambios en la eficiencia de crecimiento observados a nivel del rodal en estudios previos estarían principalmente relacionados con cambios a escalas mayores, y que las modificaciones de la *EEC* producidas por la mezcla de especies a nivel de árbol individual serían bajas o nulas.

### **3. Efectos de la mezcla sobre la morfología de copas**

El tercer objetivo fue estudiar la morfología externa de la copa de los árboles en rodales puros y mixtos de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, poniendo especial énfasis en el análisis de los cambios inducidos por la mezcla de especies. Para caracterizar las copas de las dos especies se utilizó información obtenida con una herramienta de precisión como el Lidar Terrestre (T-LiDAR o TLS). A partir de los datos TLS se construyeron diferentes métricas con información relevante para detectar cambios a nivel de copas. Se evaluó el efecto de la mezcla de especies sobre las métricas de copa utilizando diferentes modelos alométricos. El efecto de la mezcla de especies se analizó también sobre diferentes parámetros que describen la distribución vertical del material de las copas. Nuestra principal hipótesis fue que los efectos de la mezcla de especies sobre la estructura de las copas estarán relacionados con cambios que promuevan una estratificación vertical, por medio de modificaciones que ocurran principalmente en *P. pinaster*.



**Figura 7.** Esquema de la tesis.

### 3. Datos

Los trabajos de campo y la recolección de datos se llevaron a cabo en 2 dispositivos experimentales diferentes, ubicados en España y pertenecientes al Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA). El primero comprende un bosque mixto regular y coetáneo de *P. halepensis* y *P. pinea*, que forma parte de un ensayo de claras multisitio, diseñado para analizar la influencia de diferentes tipos de claras sobre la dinámica de este tipo rodales. En estos rodales, el principal objetivo silvícola es el de protección, seguido del mantenimiento de la biodiversidad y la recreación. El segundo sitio de estudio está ubicado en la Sierra de la Demanda (provincias de Burgos o Soria, Figura 6), sobre bosques puros y mixtos de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, y su diseño se encuentra orientado al estudio de la mezcla de especies sobre la dinámica de crecimiento y producción, con la finalidad de diseñar herramientas adecuadas para el aprovechamiento y la conservación de este tipo de mezclas. En estos rodales, el principal objetivo silvícola es la producción de madera, aunque en años recientes han ganado importancia diferentes servicios ecosistémicos (Aldea et al. 2014).

#### 3.1. Masa mixta de *Pinus halepensis* y *Pinus pinea*

##### 3.1.1. Descripción del sitio y recolección de datos

Este sitio de estudio se trata de un experimento de claras realizado en un bosque mixto coetáneo (60 años) y regular, compuesto por *Pinus halepensis* Mill. y *Pinus pinea* L., cuyo origen es una plantación. El sitio está situado sobre una zona de meseta, cercana a la localidad de Ampudia (Palencia, España; 41°51.932'N, 4°46.241'W). La altitud del sitio es de 862 m s.n.m., el clima es mediterráneo y presenta sequía estival. La temperatura media anual y la precipitación son de 12 °C y 457 mm respectivamente (Ninyerola et al. 2005). Los suelos provienen de materiales parentales ricos en carbonato y pueden clasificarse como Calcixerepts (Llorente y Turrión 2010).

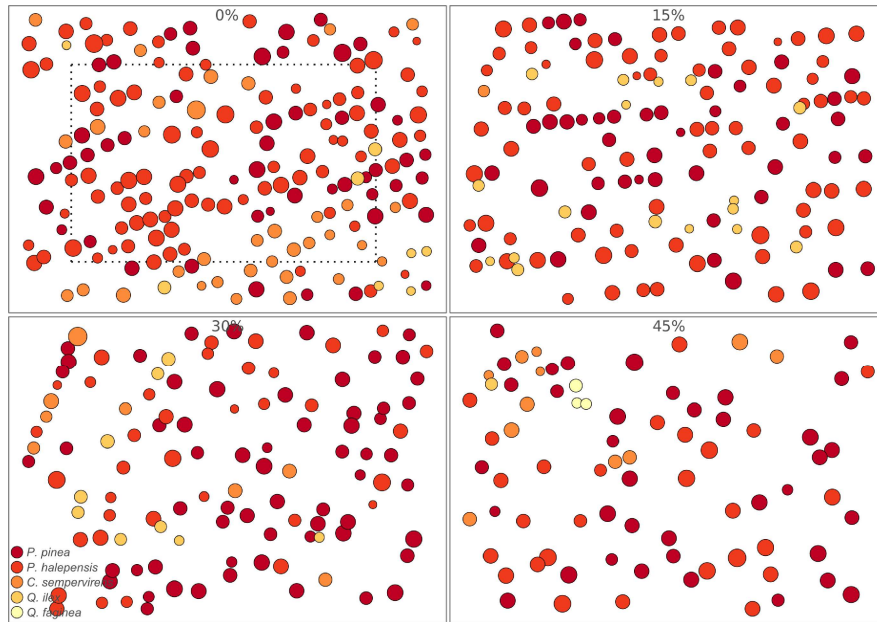
A principios del 2009, se establecieron sobre este sitio de estudio 4 parcelas rectangulares (40 m x 50 m), espaciadas entre sí por 20 m, y se aplicaron claras con 4 niveles de intensidad (un nivel por parcela), incluyendo una parcela control sin clara y reducciones del área bisimétrica inicial del 15%, 30% y 45% en las demás parcelas (Figura 8). Otras especies no dominantes en el sitio (*Cupressus sempervirens* L., *Quercus faginea* Lam. y *Quercus ilex* L.) no



superaron en ningún caso el 15% del área bisimétrica total en cualesquiera de las parcelas. La clara se realizó por lo bajo, afectando a todas las especies menos a las quercíneas (Tabla 1). Aprovechando el amplio rango de ambientes competitivos generado por la clara, los datos de este sitio de estudio se utilizaron todos juntos (sin discriminar por parcela).

**Tabla 1.** Principales variables a nivel de rodal por parcela y especies después de la clara y al principio del periodo de crecimiento analizado (2010). *N*: número de pies por hectárea; *d*: diámetro a la altura del pecho al 2010; *G*: área basimétrica; desv: desviación estándar; min: valor mínimo; max: valor máximo; pre-clara: valores inmediatamente anteriores a la clara (2010); post-clara: valores inmediatamente posteriores a la clara (2010). Parcela 1-4 son las parcelas experimentales con reducciones (clara) del 0, 15, 30 y 45% del área basimétrica inicial, respectivamente.

		<i>N</i> (pies/ha)	<i>d</i> (cm)				<i>G</i> (m <sup>2</sup> /ha)	
			desv	min	max	media	pre-clara	post-clara
Parcela 1	<i>P. halepensis</i>	445	5,6	5,3	28,7	16,7	15,95	15,95
	<i>P. pinea</i>	255	4,8	6,4	27,3	16,7	6,85	6,85
	<i>C. sempervirens</i>	170	4,3	7,3	30,5	14	2,60	2,60
	<i>Q. faginea</i>	40	4,3	7,1	16,2	10,8	0,35	0,35
	<i>Q. ilex</i>	-	-	-	-	-	-	-
	Total	920					25,75	25,75
Parcela 2	<i>P. halepensis</i>	360	4,6	5,6	27,3	18,1	19,75	12,95
	<i>P. pinea</i>	215	4	6,8	28,9	17,3	7,55	7,30
	<i>C. sempervirens</i>	5	-	-	-	12,1	0,85	0,15
	<i>Q. faginea</i>	85	2,7	6,6	14,7	10,7	0,65	0,65
	<i>Q. ilex</i>	-	-	-	-	-	-	-
	Total	665					28,80	21,05
Parcela 3	<i>P. halepensis</i>	180	5,5	6,1	27	15,8	10,85	6,50
	<i>P. pinea</i>	305	3,7	8,9	24,6	17,5	9,30	9,25
	<i>C. sempervirens</i>	40	6,1	12	31,5	18,1	2,65	0,70
	<i>Q. faginea</i>	45	2,9	8,6	16,9	13,4	0,60	0,60
	<i>Q. ilex</i>	-	-	-	-	-	-	-
	Total	570					23,40	17,05
Parcela 4	<i>P. halepensis</i>	135	3,9	13,7	29,3	20,9	13,00	4,30
	<i>P. pinea</i>	185	4	10,1	27,3	19,1	5,20	5,15
	<i>C. sempervirens</i>	55	5,2	7	23,3	15,4	4,05	0,80
	<i>Q. faginea</i>	5	-	-	-	14	0,15	0,15
	<i>Q. ilex</i>	15	3,2	9,8	15,7	12,1	0,20	0,20
	Total	395					22,60	10,60



**Figura 8.** Parcelas de estudio sobre rodales mixtos de *P. halepensis* y *P. pinea*. Cada árbol está representado por un círculo con radio proporcional a su diámetro en el año 2010. La línea de puntos en la parcela del extremo superior izquierdo representa el límite de la sub-parcela interna delimitada para evitar los efectos de borde. 0, 15, 30 y 45% representan las reducciones del área basimétrica inicial originadas por la clara en cada parcela de estudio.

Durante los años 2009 y 2014 se llevaron a cabo inventarios pie a pie, identificando cada árbol con diámetro a la altura del pecho ( $d$ )  $> 10$  cm, y registrando su diámetro ( $d_{09}$  y  $d_{14}$ , medido a una altura de 1,3 m), la especie a la que pertenecía, y sus coordenadas espaciales  $X$ - $Y$ . A principios del 2015, se extrajo 1 testigo de crecimiento de cada árbol de *P. pinea*, *P. halepensis* y *C. sempervirens*. Los testigos ( $n = 520$ ) se tomaron a la altura del pecho y en la parte del tronco orientada hacia el norte. Todos los testigos de crecimiento se secaron al aire, se lijaron hasta la correcta visualización de los anillos de crecimiento, y se escanearon a una resolución de 1200 dpi. A partir de las imágenes escaneadas, se midió el ancho de los anillos de crecimiento ( $\text{mm año}^{-1}$ ) de acuerdo a la metodología dendrocronológica estándar, utilizando el paquete “*measuRing*” (Lara et al. 2015), con el fin de obtener una serie de crecimiento para cada árbol muestreado. La calidad del fechado y la sincronización de las series de crecimiento se llevó a cabo utilizando el paquete “*dplR*” (Bunn 2008). La longitud de las series de crecimiento rondó entre 10-50 años. Por último, se midió la altura toda de todos los árboles ( $h_{15}$ ) utilizando un hipsómetro Vertex (Haglöf Sweden AD., Långsele, Suecia).

### 3.1.2. Preparación de datos y cálculo de variables de interés

Dado que la respuesta del crecimiento a las claras puede retrasarse y hacer que los modelos incurran en sobre- o subestimaciones durante los primeros años después de la clara, Pukkala et al. (2002) sugiere analizar periodos de crecimiento mayores a 1 año (5 años por ejemplo) y retrasar 1 o 2 años luego de la clara el periodo de crecimiento a analizar. De esta manera, se descartaron los datos de la temporada de crecimiento inmediatamente posterior a la clara (2009), y el período de crecimiento analizado en este estudio fue desde 2010 hasta 2015. Para obtener esta información, se calcularon de manera retroactiva los valores de diámetro a la altura del pecho al 2010 y 2015 ( $d_{10}$ ,  $d_{15}$ ). En los árboles de *P. pinea*, *P. halepensis* y *C. sempervirens*, esta tarea se realizó sumando o restando al diámetro inventariado en 2014 ( $d_{14}$ ) los valores de incremento diamétrico obtenidos a partir de los testigos de crecimiento. Para los 38 árboles restantes sin testigos de crecimiento (*Quercus* spp.), los valores de  $d_{10}$  y  $d_{15}$  se obtuvieron: 1) dividiendo la diferencia entre los diámetros de inventario  $d_{09}$  y  $d_{14}$  por 5, 2) restando este resultado 4 veces a  $d_{14}$  (para obtener  $d_{10}$ ) y 3) sumándolo 1 vez a  $d_{14}$  (para obtener  $d_{15}$ ).

Las alturas de los árboles al 2010 fueron estimadas a partir de una relación  $h \sim d$  ajustada con nuestros datos de 2015. Aunque la alometría  $h \sim d$  puede cambiar con la edad, en periodos cortos de tiempo y por las características particulares del crecimiento en altura en bosques mediterráneos, este fenómeno se puede ignorar sin incurrir en errores considerables (Bravo-Oviedo et al. 2014a). Nuestros análisis preliminares, que indicaron que la clara no favoreció a ninguna clase diamétrica en particular, y los estudios previos que señalan que la respuesta del crecimiento en altura a las claras es mínima en bosques mediterráneos (del Río et al. 2008), nos permitieron asumir que la alometría  $h \sim d$  de los árboles en las parcelas no sufrió grandes cambios, y hacer uso de esta simplificación para estimar alturas al 2010. Las relaciones  $h \sim d$  fueron ajustadas de manera separada, utilizando datos de 266, 192 y 54 árboles de *P. halepensis*, *P. pinea* y *C. sempervirens* respectivamente. Dado que los árboles de *Q. faginea* y *Q. ilex* formaban parte del estrato inferior, fueron escasos y presentaron relaciones  $h \sim d$  muy variables, no pudo ajustarse de manera satisfactoria una relación  $h \sim d$  para ellos. En su lugar, se utilizaron los valores de altura al 2015 como sustitutos de la misma variable al 2010.

Finalmente, a partir de los modelos desarrollados por Cañadas et al. (2001) y Condés y Sterba (2005), se estimaron los diámetros de copa al 2010 ( $d_{c20}$ ) para *P. halepensis*, *Q. ilex*

y *P. pinea*. Al no existir modelos disponibles, los valores de  $d_{c2010}$  en *Q. faginea* y *C. sempervirens* fueron estimados a partir de una relación  $d_c \sim d$  ajustadas con nuestros datos del 2015. El área de la sección transversal a la máxima anchura de copa se obtuvo de acuerdo a  $cca_{2010} = (\pi \cdot d_c^2)/4$ . El conjunto de datos final utilizado en los análisis de este objetivo estuvo compuesto por las variables  $d_{10}$ ,  $d_{15}$ ,  $h_{10}$ ,  $cca_{10}$ , coordenadas X-Y y especie para todos los árboles de las 4 parcelas de estudio.

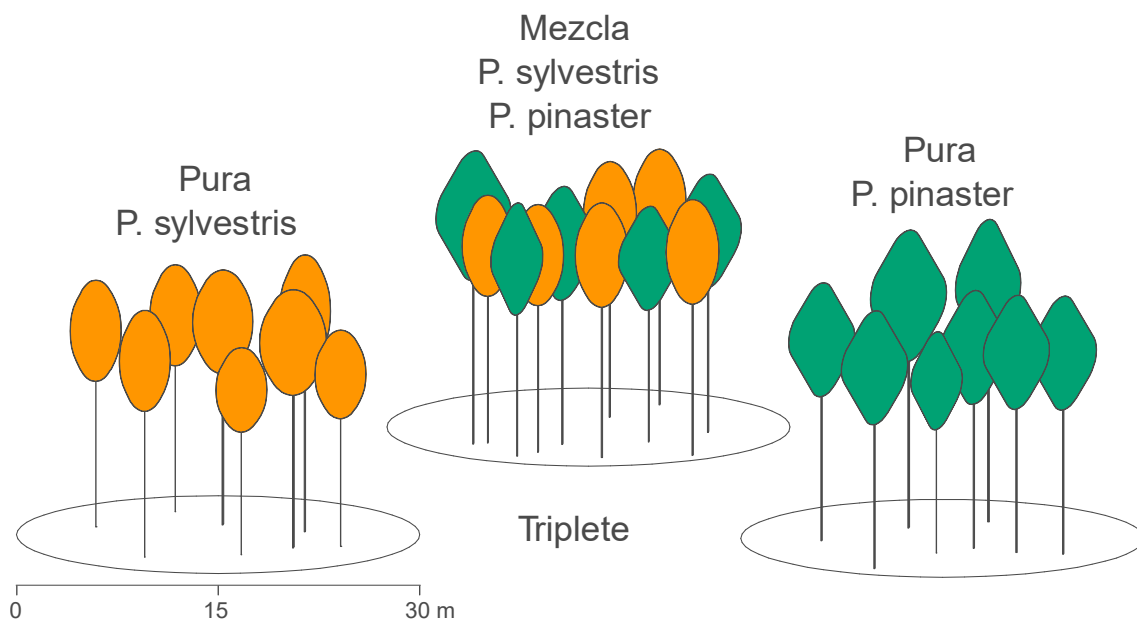
## 3.2. Tripletas sobre bosques mixtos de *Pinus sylvestris* y *Pinus pinaster*

### 3.2.1. Diseño

Este sitio experimental está ubicado en los bosques mixtos de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino negral (*Pinus pinaster* Ait.) del extremo norte del Sistema Ibérico (provincias de Burgos y Soria, España) donde ocupan alrededor de 50.000 ha (Figura 6). Debido al tipo de manejo principal de estas masas forestales (producción de madera) estos bosques se encuentran divididos en tramos regulares, generados por medio de cortas por fajas con subsolado previo a la plantación o siembra cuando es necesario. Las claras y clareos son comunes y no solo limitados a intervenciones autofinanciadas. En el área de estudio, la temperatura media anual es de 9,0 °C, la precipitación media anual oscila entre 715 y 888 mm y el rango de altitudes entre 1090 y 1277 msnm. Los suelos son predominantemente ácidos pardos (pH 3,9–5,4), con textura de franco-arenosa a arenosa, baja capacidad de intercambio catiónica (2,4 - 18,1 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup>) y capacidad de retención hídrica de mediana a baja (1,5 a 18 g cm<sup>-2</sup>) (López Marcos et al. 2017).

Durante el año 2014 se establecieron 36 parcelas agrupadas en 12 tripletas. Cada tripleta estuvo compuesto por una parcela pura de *P. pinaster*, una parcela pura *P. sylvestris* y una parcela mixta de las dos especies (Figura 9). Dentro de cada tripleta, las parcelas tuvieron condiciones de sitio, edad y densidades similares, y pertenecieron a un mismo tramo de ordenación al que se le aplicó un tratamiento silvícola similar; esta disposición tuvo el fin de facilitar comparaciones entre condiciones de crecimiento en rodales puros y mixtos. Los rodales presentaron aproximadamente una espesura completa, con densidades relativas por encima del 60%, y ninguno de los rodales en donde se ubicaron los tripletas tuvo intervenciones silvícolas durante los últimos 10 años (Riofrío et al. 2017b). En todos menos

un triplete, las dos especies se encontraron en la misma fase de crecimiento en la parcela pura y mixta, y las edades de los rodales en los tripletes comprendió un rango que va desde rodales maduros (45-50 años), hasta viejos (120-140 años). Uno de los tripletes de estudio presentó una diferencia de edad de 40 años entre la parcela pura y la parcela mixta para *P. sylvestris*, y no fue utilizado en los análisis subsiguientes para esta especie. De acuerdo con las curvas de calidad de los rodales puros, las calidades de sitio comprendieron condiciones de crecimiento moderadas a bajas (Rojo y Montero 1996; Bravo-Oviedo et al. 2007).



**Figura 9.** Representación esquemática de uno de los 12 tripletes de estudio.

Cada triplete estuvo compuesto por 3 parcelas circulares de radio 15 m. Las parcelas mixtas representaron mezclas en donde las proporciones de las dos especies tuvieron una combinación de al menos 25-75 % del área basimétrica total. En cada triplete, las parcelas puras se ubicaron a menos de 1 km de distancia de la parcela mixta, y se utilizaron como referencia para evaluar los efectos de la mezcla. En cada una de las 36 parcelas se identificaron, posicionaron (coordenadas X-Y) y midieron todos los árboles con  $d > 7,5$  cm, registrando su diámetro a la altura del pecho ( $d_{14}$ ), altura total  $h_{14}$  y altura a la base de la copa ( $hbc_{14}$ , altura de inserción de la primer rama viva, en m).

Se obtuvieron testigos de crecimiento a la altura del pecho para la mayoría de los árboles (evitando los árboles muertos y suprimidos), cubriendo un periodo de crecimiento de al menos 15 años. Adicionalmente, para determinar la edad de los rodales, se tomaron testigos de crecimiento hasta la médula en 5 árboles dominantes por especie y parcela. En

total, se contó con testigos de crecimiento para 736 y 693 árboles de *P. sylvestris* y *P. pinaster* respectivamente, creciendo en rodales puros y mixtos. El procesado, medición y datación de los testigos de crecimiento se realizó de la forma descrita en el apartado 3.2.1. A partir de estos datos se calcularon diferentes variables dendrométricas a nivel de árbol y rodal. Una descripción completa de la toma de datos, reconstrucción y cálculo de las variables utilizadas en este estudio puede encontrarse en Riofrío et al. (2017b).

### 3.2.2. Preparación de datos y cálculo de variables de interés

El período de crecimiento utilizado para analizar los efectos de la mezcla de especies sobre la eficiencia de crecimiento en los triplete de *P. sylvestris* y *P. pinaster* fue desde 2004 hasta 2014. La variable de crecimiento utilizada fue el incremento en volumen (*iv*). De esta manera, fue necesario reconstruir diámetros y alturas de los árboles al inicio del período de estudio para todas las parcelas. En todos los árboles que contaron con un testigo de crecimiento, el cálculo de los valores del diámetro al 2004 ( $d_{04}$ ) se llevó a cabo de manera similar a la descrita en el apartado 3.2.2 para la mezcla de *P. halepensis* y *P. pinea*. Para todos los árboles cuyos testigos de crecimiento no pudieron leerse correctamente (por presentar daños o malformaciones), los valores de  $d_{04}$  se obtuvieron a partir de ecuaciones de incremento diamétrico específicas para cada especie y parcela, ajustadas con datos de los árboles con testigos de crecimiento. Las ecuaciones tuvieron la forma:

$$id_{04.14} = \beta_0 + \beta_1 * d_{14} + \varepsilon \quad [1]$$

donde  $id_{04.14}$  es el incremento en diámetro para el periodo 2004-2014 de los árboles con testigos de crecimiento,  $d_{14}$  sus diámetros a la altura del pecho en 2014,  $\beta_0$  y  $\beta_1$  el intercepto y la pendiente del modelo lineal (ajustando por mínimos cuadrados ordinarios) y  $\varepsilon$  el error. Los valores de  $id_{04.14}$  para cada especie y parcela fueron restados al  $d_{14}$  de cada árbol sin testigo de crecimiento para obtener  $d_{04}$ .

Para la reconstrucción de las alturas al 2004 ( $h_{04}$ ) se utilizaron las relaciones  $h \sim d$  generalizadas desarrolladas por Lizarralde (2008), que fueron parametrizadas para la misma región de estudio. Para usar estas ecuaciones fue necesario además estimar alturas dominantes pasadas, las que fueron calculadas a partir de las curvas de índice de sitio desarrolladas por Rojo y Montero (1996) y Bravo-Oviedo et al. (2007) para *P. sylvestris* y *P. pinaster* respectivamente.

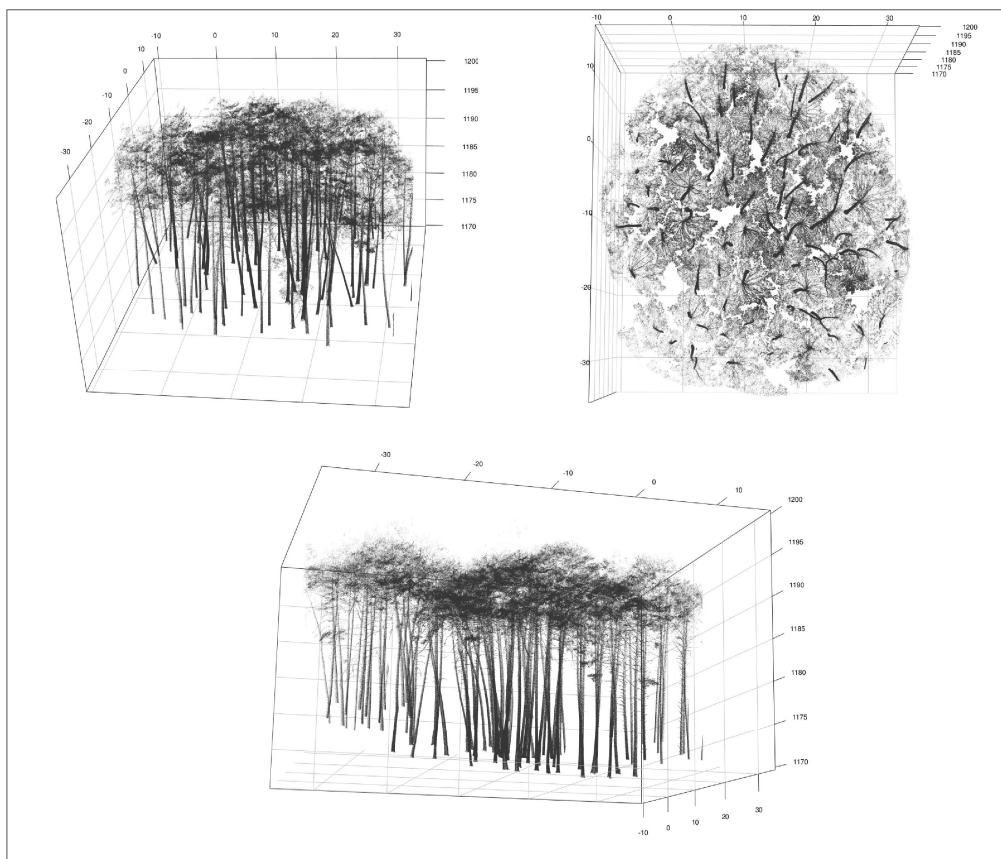
Finalmente, con los datos de  $d_{04}$ ,  $d_{14}$ ,  $h_{04}$  y  $h_{14}$ , y utilizando ecuaciones de volumen de tronco específicas (Rodríguez y Broto 2003), se estimó el volumen de los árboles en 2004 ( $v_{04}$ ) y 2014 ( $v_{14}$ ), y el incremento medio anual en volumen para el período 2004-2014 como  $iv = (v_{04} - v_{14})/10$ .

### **3.2.3. T-LiDAR. Digitalización de parcelas y aislamiento de árboles individuales**

A mediados del 2017, se escanearon 5 tripletes completos (15 parcelas) del sitio experimental descrito en el apartado anterior (3.2.1). Dado que las interacciones entre las especies y sus efectos finales sobre la estructura de copas son más evidentes en rodales maduros (Martin-Ducup et al. 2016; Barbeito et al. 2017), los tripletes seleccionados para este estudio estuvieron entre los más viejos dentro del dispositivo experimental (descripción de los tripletes escaneados en el (Apéndice 1). Para escanear las parcelas se utilizó un scanner laser terrestre Faro Focus<sup>3D</sup>, con un ángulo de resolución de 0,036° en dirección vertical y horizontal, resultando en una resolución espacial de 1,3, 3,1 y 6,3 mm a distancias de 2, 5 y 10 m respectivamente, y ángulos de rotación de 0° a 360° en dirección horizontal (vuelta completa) y de -60° a 90° en dirección vertical. Estos ajustes fueron suficientes para obtener una densidad de puntos adecuada en los extremos de los árboles, lo que permitió una digitalización adecuada para describir parámetros de copa. Cada parcela fue escaneada desde 9 posiciones diferentes, 6 de las cuales se ubicaron de manera regular en los límites externos de la parcela, y las restantes 3 posiciones dentro de la parcela. Aunque las posiciones de escaneo estuvieron predefinidas en laboratorio, durante el trabajo de campo algunas posiciones fueron redefinidas con el fin de minimizar efectos de oclusión.

Los 9 escaneos de cada parcela fueron alineados (co-registrados) en una sola nube de puntos, utilizando el software Faro Scene 5.0.1 (Faro 2012). Para el alineamiento, se utilizaron como referencia 18 esferas de alta reflectancia (de 19 cm de diámetro), dispuestas homogéneamente dentro de la parcela antes de realizar los escaneos. Dentro de Faro Scene, el proceso de alineamiento se realiza de manera automática si al menos 3 esferas son compartidas entre todos los escaneos. Adicionalmente, para facilitar la combinación con los datos de inventario detallados en el apartado 3.3.2, en cada una de las parcelas, previo al escaneo y utilizando dianas de papel, se señalaron 4 árboles que sirvieron como referencia

para geo-posicionar las nubes de punto. Por último, para eliminar el ruido de las nubes de punto, se aplicaron dos filtros estándar disponibles en Faro Scene: 1) el filtro “*dark scan point*” para eliminar puntos con una reflectancia muy baja (menos de 300), relacionados con falsos retornos o puntos en el cielo y, (2) el filtro “*stray*”. Este último filtro valida que un retorno o punto determinado se corresponde con un objeto, al comparar la distancia entre el scanner y los puntos circundantes (en una cuadrícula de 3x3x3 puntos); el retorno es considerado como un punto escaneado si el 50% de las diferencias en las distancias con los puntos escaneados circundantes es menor a 0.02 m. La base de datos final consiste en 15 parcelas completamente digitalizadas (Figura 10); 5 parcelas puras de *P. pinaster*, 5 parcelas puras de *P. sylvestris* y 5 parcelas mixtas de las dos especies.

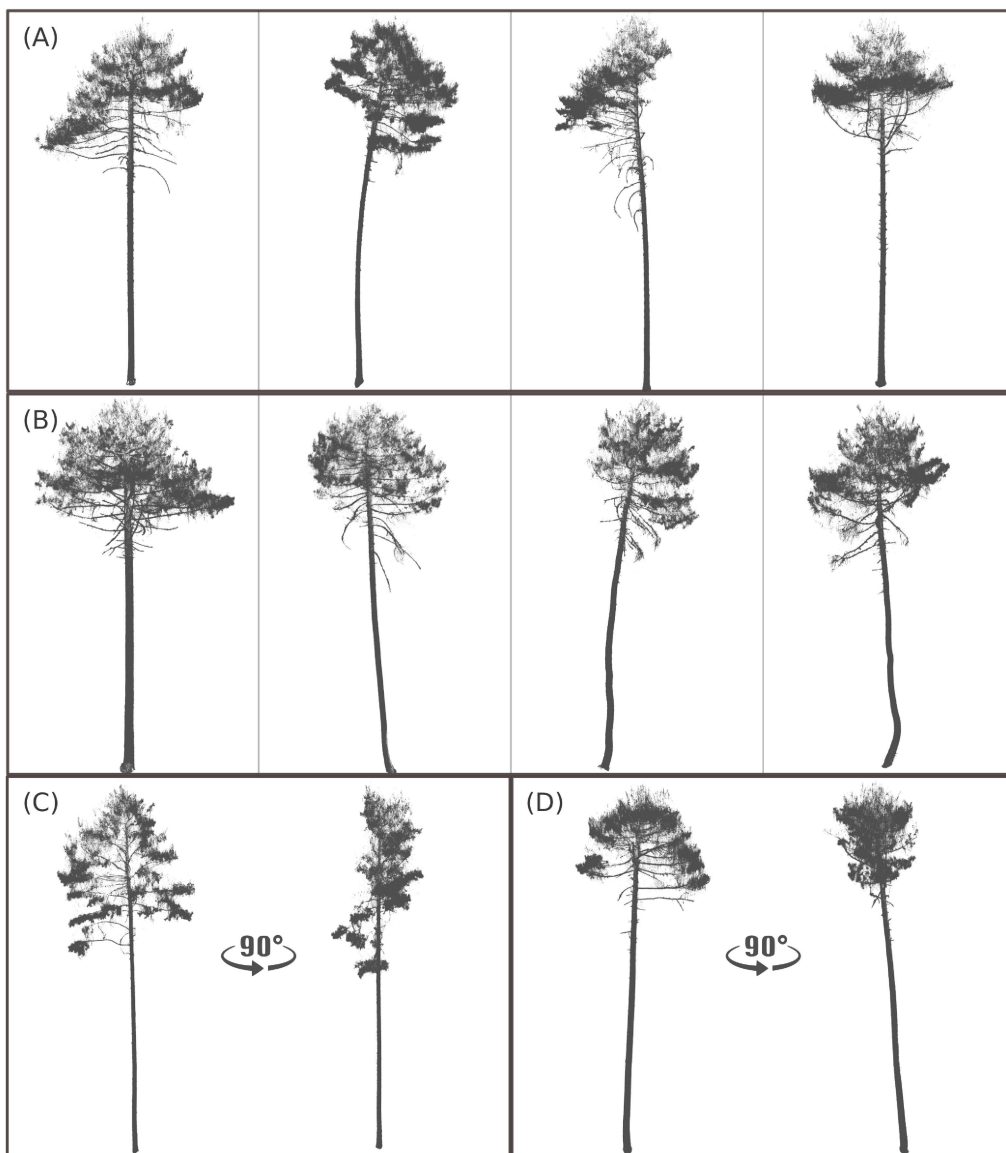


**Figura 10.** Nube de puntos de una de las parcelas mixtas de estudio, obtenida a partir de TLS.

Con el fin de aislar nubes de puntos que representen árboles individuales, las parcelas digitalizadas fueron importadas en el software PolyWorks (InnovMetric Software Inc.). Dentro del software, para cada una de las parcelas digitalizadas, los árboles individuales fueron identificados al combinar las nubes de puntos con la información descrita en el



apartado (3.2.2). Esta tarea facilitó además la discriminación de árboles ubicados dentro de la parcela, de aquellos ubicados en sus límites. Aunque existen programas que permiten realizar una segmentación semi-automática de árboles individuales a partir de nubes de puntos sin clasificar (por ejemplo, CompuTree), la calidad de nuestras nubes de puntos y la versatilidad del software PolyWorks, que permite navegar en 3 dimensiones por toda la escena de la nube de puntos, hizo posible observar el fenómeno conocido como “timidez de las copas” (un espacio de separación entre las copas; *crown shynnes*, Putz et al. (1984)) desde multitud de posiciones alternativas al nadir, lo que permitió aislar manualmente un total de 328 árboles, 164 de cada especie. De los árboles aislados de *P. pinaster*, 112 estuvieron en rodales puros y 52 en rodales mixtos. En *P. sylvestris*, 101 árboles fueron aislados en rodales puros y 63 en rodales mixtos. Estas nubes de puntos de árboles aislados (Figura 11) comprenden la base de datos a partir de la cual se construyeron diferentes métricas (ver apartado 4.3.1), con las que se analizó el efecto de la mezcla de especies sobre la estructura de las copas. Cabe aclarar que, si bien el fenómeno de *crown shynnes* fue generalizado en nuestras parcelas de estudio, algunos árboles presentaron copas entrelazadas. Al no poder delimitar objetivamente estas copas, las nubes de puntos de estos árboles no fueron utilizadas, y nuestra muestra de estudio estuvo restringida a los árboles cuyas copas no estuviesen en contacto con las copas vecinas.



**Figura 11.** Ejemplos de árboles aislados de *P. sylvestris* (A) y *P. pinaster* (B). Las figuras (C) y (D) representan casos extremos de disminución en la rotundidad de la copa en *P. sylvestris* y *P. pinaster*, respectivamente.

## 4. Metodología

### 4.1. Estudio de las interacciones entre árboles

#### 4.1.1. Cuantificación de la competencia

La selección de los índices de competencia, para estudiar las interacciones entre *P. halepensis* y *P. pinea*, estuvo basada en sus desempeños en estudios previos, así como en la naturaleza del fenómeno de competencia que representan (Tome y Burkhart 1989; Canham et al. 2004; Coomes y Allen 2007; Pretzsch y Biber 2010; Forrester et al. 2013; Pretzsch y Schütze 2016). A lo largo de este capítulo, se ha definido como árbol objetivo a aquel para el cual se está cuantificando el nivel de competencia experimentada, y como árboles vecinos (o árboles competidores) a aquellos que forman parte del universo que potencialmente pueden ejercer competencia sobre el primero.

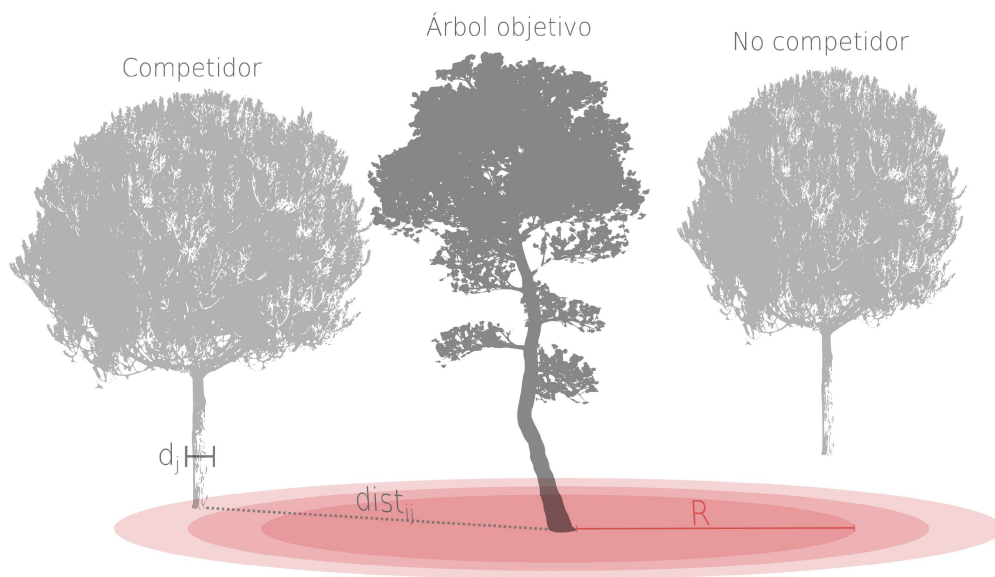
La interpretación de los efectos de la competencia depende críticamente de la forma en que esta es medida (Freckleton y Watkinson 1999). Algunos autores han reseñado que no existe un índice de competencia único y universalmente aplicable, ya que la estructura del rodal, las técnicas de manejo y la composición de especies pueden condicionar la cantidad de información necesaria a la hora de describir la situación competitiva de los árboles individuales (Lorimer 1983; Burton 1993; Canham et al. 2004; Pommerening y Maleki 2014). En este sentido, se calcularon variantes de las medidas de competencia seleccionadas, con el fin de evaluar de qué manera la información espacial y el tamaño de los árboles competidores contribuyeron a cuantificar el fenómeno de competencia. Esto nos permitió seleccionar la mejor medida de competencia para cada una de las especies estudiadas.

La competencia simétrica experimentada por cada árbol fue descrita como una función del tamaño y la proximidad de sus vecinos, utilizando la siguiente ecuación (Forrester et al. 2013):

$$CI_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{d_j^\gamma}{dist_{ij}^\theta} \quad [2]$$

donde  $CI_i$  es un *proxy* de la competencia simétrica experimentada por un árbol objetivo ( $i$ ), a partir de sus  $n$  vecinos ( $j$ ),  $d_j$  el diámetro a la altura del pecho del árbol vecino  $j$ -ésimo y

$dist_{ij}$  la distancia (m) que los separa. Los árboles fueron considerados como vecinos (competidores) cuando  $dist_{ij} \leq R$ , siendo  $R$  los diferentes radios de búsqueda analizados (Figura 12). Se probaron valores de  $R$  desde 3 a 7 m, a intervalos de 0.1 m. El valor mínimo de  $R$  ensayado fue igual a la mínima distancia entre dos árboles cualesquiera (3 m) de todo el conjunto de datos analizados. El valor máximo, quedó definido a partir de una sub-parcela interna, ubicada a 7 metros del límite de la parcela original (línea de puntos en la Figura 8). Para prevenir efectos de borde, los árboles ubicados por fuera de la sub-parcela interna, pero dentro de la parcela original, fueron considerados como competidores, pero nunca como árboles objetivo. La ubicación de este límite interno fue suficiente para localizar un radio de búsqueda óptimo sin provocar una reducción importante en el tamaño de la muestra. Algunos árboles aparecieron dos veces en los análisis, como árbol objetivo y como competidores.



**Figura 12.** Representación esquemática del índice de competencia  $CI$ .  $R$ : radio que define el vecindario de búsqueda de competidores.  $dist_{ij}$ : distancia entre el árbol central  $i$  y el competidor  $j$ .  $d_j$ : diámetro a la altura del pecho del árbol vecino  $j$ .

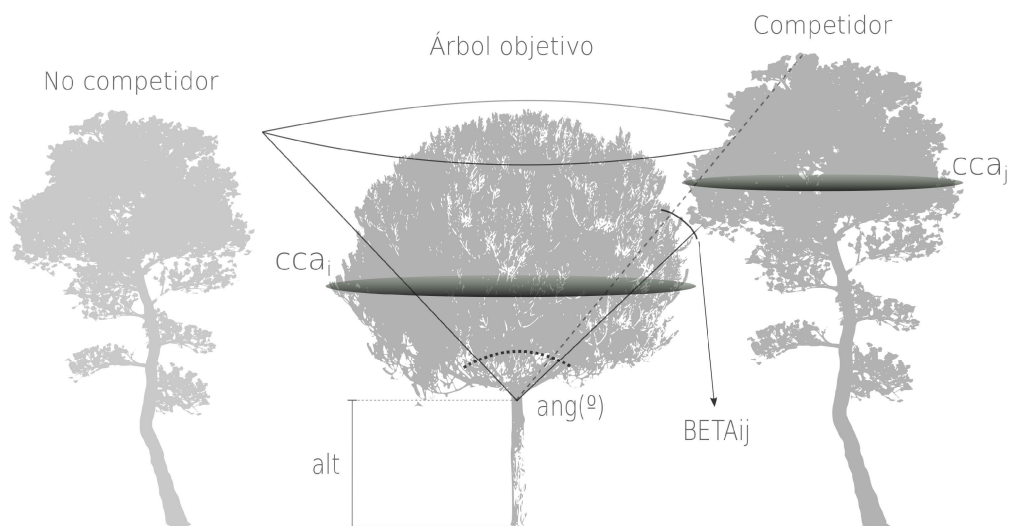
En la ecuación [2], los exponentes  $\gamma$  y  $\theta$  controlan la importancia del tamaño de los vecinos y de su proximidad, y nos permitieron analizar la contribución de la información espacial y del tamaño de los vecinos para explicar el proceso de competencia. En línea con trabajos anteriores (Aakala et al. 2013; Forrester et al. 2013), se evaluaron todas las combinaciones posibles de  $\gamma$  y  $\theta$ , permitiéndoles tomar valores entre 0 y 3, con intervalos de 0.2. De esta manera, se generaron tantas variantes del índice de competencia  $CI$  como

combinaciones posibles de  $\gamma$  (0...3),  $\theta$  (0...3) y  $R$  (3...7). Cada una de las variantes del índice  $IC$  (10,496) fue evaluada individualmente hasta encontrar una combinación óptima de los parámetros  $\gamma$ ,  $\theta$  y  $R$  (ver apartado 4.1.2).

La competencia asimétrica, relacionada con la competencia por luz, fue cuantificada con el índice  $KKL$  (Pretzsch 1995). Este índice se enfoca en el sub-colectivo de los vecinos más grandes que el árbol objetivo, ignorando a los vecinos más pequeños o dándoles menores pesos relativos (ecuación [3]). A diferencia del índice  $CI$ , el índice  $KKL$  identifica como competidores a aquellos vecinos más grades que “quedan dentro” de un cono (virtual) invertido de búsqueda. Este cono se ubica a cierta altura a lo largo del tronco del árbol objetivo (Figura 13). Para cada árbol identificado como competidor, se calcula el ángulo  $BETA_{ij}$  (en radianes), que existe entre la altura de inserción del cono de búsqueda y la punta del árbol competidor. Competidores más altos y más cercanos tendrán mayores valores del ángulo  $BETA_{ij}$  y ejercerán mayor competencia. Finalmente, este ángulo es multiplicado por la relación entre el área de proyección de copas del árbol competidor y el árbol objetivo cómo sigue:

$$KKL_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n BETA_{ij} \frac{cca_j}{cca_i} \quad [3]$$

donde  $cca_j$  y  $cca_i$  son el área de proyección de copas del árbol competidor  $j$  y del árbol objetivo  $i$ . La altura relativa ( $alt$ ) a la que se posiciona el vértice del cono invertido y su ángulo de apertura ( $ang$ ) son específicos de cada especie y deben ser determinados (Pretzsch 2009, p. 302). De esta manera, se evaluaron variantes del índice  $KKL$  utilizando valores de  $alt$  desde 50% a 80% de la altura total del árbol objetivo (a intervalos de 1%), y valores de  $ang$  desde 45° a 80°, a intervalos de 1°. Los límites inferiores (50% de la altura total y 45°, para  $alt$  y  $ang$ , respectivamente) se tomaron de la literatura disponible, y los límites superiores (80% y 80°, para  $alt$  y  $ang$ , respectivamente) quedaron definidos por la zona establecida para evitar efectos de borde. Todos los índices de competencia se calcularon con valores de las variables dendrométricas al inicio del periodo de crecimiento analizado.



**Figura 13.** Representación esquemática del índice de competencia *KKL*. *alt*: altura relativa (%) de la posición, sobre el árbol objetivo, del cono invertido de búsqueda. *ang*: ángulo de apertura del cono de búsqueda. *BETA<sub>ij</sub>*: ángulo (en radianes) que mide la fuerza de la competencia ejercida por un árbol competidor. *cca<sub>i</sub>* y *cca<sub>j</sub>*: área de sección transversal de copa del árbol objetivo y el árbol central, respectivamente.

#### 4.1.2. Métodos estadísticos

Se emplearon modelos mixtos para evaluar el crecimiento de *P. halepensis* y *P. pinea* en función del tamaño inicial de los árboles y de diferentes índices de competencia, utilizando el incremento en área basimétrica (*ig*, cm<sup>2</sup>) de los árboles individuales durante el período 2010-2015 como variable respuesta. Se optó por utilizar el área basimétrica ya que esta variable es menos dependiente de la edad que el diámetro a la altura del pecho y además es capaz de compensar el efecto de la disminución en el ancho de los anillos de crecimiento que ocurre con el incremento en el diámetro (Biondi 1999). En los modelos mixtos, la parcela fue tratada como un efecto aleatorio; los efectos fijos incluyeron al tamaño inicial del árbol y a los diferentes índices de competencia utilizados para evaluar diferentes hipótesis alternativas (Anderson 2007). El efecto aleatorio de la parcela fue utilizado para controlar cierto efecto residual de la clara, diferente al que originan los cambios en las situaciones competitivas de los árboles individuales. Dado que las parcelas fueron establecidas en rodales coetáneos, la edad no fue incluida como variable explicativa. Para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de los residuales, se aplicaron transformaciones logarítmicas de las variables respuesta y explicativas. Nuestro modelo inicial estuvo definido por la siguiente ecuación:

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \sum \beta_p \log(Comp_{p,il} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [4]$$

donde  $ig_{il}$  es el incremento en área basimétrica en el periodo 2010-2015 del árbol  $i$ , medido en la  $l$ -ésima parcela,  $g_{10_{il}}$  su área basimétrica inicial,  $Comp_{p,il}$  representa los  $p$  diferentes índices de competencia a ser evaluados de acuerdo con los siguientes análisis,  $\beta_0$ ,  $\beta_1$  y  $\beta_p$  los parámetros de los efectos fijos del modelo,  $u_{0,l}$  el efecto aleatorio de la parcela y  $\varepsilon_{il}$  el término del error. La adición de “1” al término de la competencia previene una indefinición cuando  $Comp_{p,il} = 0$ . Inicialmente, se incluyó el efecto aleatorio de la parcela sobre el intercepto de los modelos y luego sobre los términos del área basimétrica inicial y de la competencia, pero estos dos últimos no produjeron mejoras significativas en los modelos. Todos los términos del error se asumieron normalmente distribuidos con media 0,  $u_{0,l} \sim N(0, \sigma_0^2)$ ,  $\varepsilon \sim N(0, \sigma_{res}^2)$ .

En primer lugar, se seleccionó la estructura óptima de cada índice de competencia para cada especie, por medio del ajuste del modelo [4] con cada una de las variantes de los índices  $CI$  y  $KKL$ . Estas variantes fueron incluidas individualmente en el término  $Comp$  de los modelos de crecimiento de *P. pinea* y *P. halepensis*. La variantes de los índices resultaron de las combinaciones  $\gamma$ ,  $\theta$ , y  $R$  en el índice  $CI$ , y de las combinaciones de  $alt$  y  $ang$  en el índice  $KKL$ . La clasificación en términos del criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos ajustados solo con las variantes del índice  $CI$  nos permitió seleccionar la mejor estructura del  $CI$  para cada especie. La misma clasificación pero con los modelos ajustados solo con las variantes del índice  $KKL$ , nos permitió seleccionar la mejor estructura del índice  $KKL$  para cada especie. Estos índices seleccionados fueron los que se utilizaron en todos los análisis siguientes.

Para evaluar si el crecimiento de los árboles individuales estuvo mejor explicado por los índices relacionados con la competencia simétrica o asimétrica, se compararon dos tipos de modelos, haciendo que el término de competencia de la ecuación [4] fuese expresada por el índice  $CI$  o por el índice  $KKL$ .

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(CI_{il} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [5]$$

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(KKL_{il} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [6]$$

Los modelos [5-6] se ajustaron de manera separada para cada especie. Dado que los dos modos de competencia (simétrica y asimétrica) pueden estar correlacionados en alguna medida (Pretzsch and Biber 2010), no incluimos en esta comparación un modelo que considere al mismo tiempo los efectos de los índices *KKL* y *CI*. Para ello, hubiese sido necesario un experimento en donde los dos procesos de competencia funcionen de manera independiente. En este trabajo, sin embargo, nuestro objetivo no fue aislar los efectos de la competencia aérea y subterránea, sino más bien identificar el principal modo de competencia (simétrica o asimétrica).

Para comparar los modelos [5-6] se utilizó un enfoque basado en la teoría de la información (Anderson 2007), que tiene por finalidad comparar entre si múltiples modelos no anidados y cuantificar el aporte relativo de cada uno de ellos simultáneamente (Zuur et al. 2009). Este enfoque es particularmente útil cuando se quiere evaluar el efecto de diferentes índices de competencia sobre el crecimiento de los árboles (Papaik y Canham 2006). Para cada especie, los modelos [5-6] se clasificaron utilizando pesos de Akaike (*Akaike weights*,  $w_i$ ), que es una medida que permite evaluar cuántas veces un modelo (*i*) dentro de un conjunto dado de modelos, es más verosímil que los demás (Anderson 2007):

$$w_i = \frac{\exp\left\{-\frac{1}{2}[AIC_i - AIC_{min}]\right\}}{\sum_{m=1}^M \exp\left\{-\frac{1}{2}[AIC_m - AIC_{min}]\right\}} \quad [7]$$

donde  $AIC_{min}$  es el valor mínimo de AIC de todos los modelos a comparar ( $m = 1, \dots, M$ ). El valor de  $w_i$  se puede interpretar como la probabilidad de que el modelo *i* sea el mejor, dado un conjunto de datos determinado y un grupo de modelos candidatos (Anderson 2007).

La equivalencia de los *efectos* de competencia entre especies se analizó por medio de la comparación de dos tipos diferentes índices de competencia. El primer tipo considera que los efectos de la competencia intra- e interespecífica fueron equivalentes, y estuvo representado por los modelos [5-6], en los que los índices de competencia se calcularon sin discriminar a los competidores por especie. El segundo tipo considera que los efectos de la



competencia intra- e interespecífica fueron diferentes, y estuvo representado por modelos en que los índices *CI* y *KKL* fueron divididos por especie:

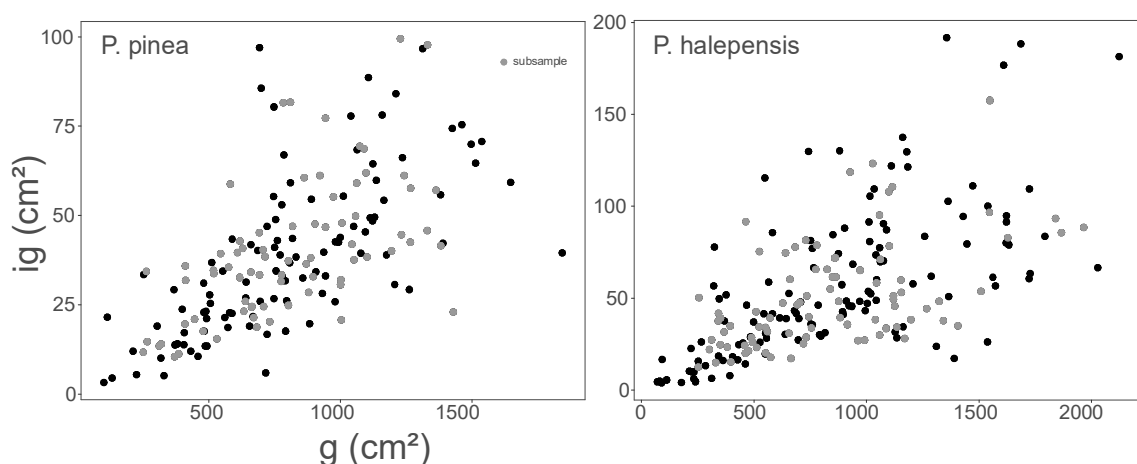
$$\begin{aligned} \log(ig_{il}) = & (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(CI_{il,piha} + 1) & [8] \\ & + \beta_3 \log(CI_{il,pipin} + 1) + \beta_4 \log(CI_{il,all\_ot} + 1) + \varepsilon_{il} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \log(ig_{il}) = & (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(KKL_{il,piha} + 1) & [9] \\ & + \beta_3 \log(KKL_{il,pipin} + 1) + \beta_4 \log(KKL_{il,all\_ot} + 1) + \varepsilon_{il} \end{aligned}$$

donde los subíndices *piha*, *pipin* y *all\_ot* hacen referencia a los índices de competencia calculados con competidores de *P. halepensis*, *P. pinea* y con competidores de todas las demás especies, respectivamente. Dado el número reducido de árboles de *C. sempervirens*, *Q. ilex* y *Q. faginea*, estos fueron considerados juntos dentro del mismo índice de competencia (*all\_ot*). En línea con Canham et al. (2004b) y Forrester et al. (2013), asumimos que los valores de  $\gamma$ ,  $\theta$ , y  $R$ , así como los de *alt* y *ang*, fueron los mismos para todas las especies de competidores. Para cada especie (*P. pinea* y *P. halepensis*), las comparaciones entre los modelos [5-6, 8-9] se llevaron a cabo utilizando  $w_i$ , de forma similar a la descrita anteriormente.

Finalmente, para analizar similitudes en la *respuesta* a la competencia entre las dos especies, ajustamos los modelos [5-6, 8-9] con datos de crecimiento de las dos especies juntas, y nombramos a estos modelos como [10-13] (ecuaciones en el Apéndice 2). En estos nuevos modelos se incorporó el efecto aleatorio de la especie (efecto cruzado, no anidado en la parcela), con dos niveles (*P. halepensis* y *P. pinea*), afectando al intercepto y al término del tamaño inicial, con el fin de controlar la variabilidad asociada a los patrones inherentes de crecimiento de cada especie. En primer lugar, se clasificaron los modelos [10-13] de acuerdo a sus valores de AIC, con el fin de seleccionar el modelo que mejor expresara a la competencia cuando el crecimiento de las dos especies fue modelado de manera conjunta. Luego, el mejor de estos modelos fue re-ajustado, permitiendo que el efecto aleatorio de la especie afecte también al término de la competencia (modelo [14]). Por último, comparamos el modelo [14] con el mejor de los modelos [10-13], utilizando un análisis de la varianza (ANOVA), con el fin de evaluar si la identidad de la especie del árbol objetivo afectando el término de la competencia generó un mejor modelo.

Luego de eliminar a los árboles del borde de la parcela, quedaron 75 y 86 árboles de *P. pinea* y *P. halepensis* respectivamente, homogéneamente distribuidos a lo largo de la distribución  $ig \sim g$  de cada especie (Figura 14). Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el software estadístico y lenguaje de programación R (R Core Team 2018). Para la construcción de los índices de competencia utilizamos el paquete “*siplab*” (García 2014). Los modelos mixtos fueron ajustados utilizando el paquete “*lme4*” (Bates et al. 2015). Este paquete permite además un manejo adecuado de los efectos aleatorios cruzados. Cuando los modelos a comparar tuvieron la misma estructura de efectos aleatorios, pero diferente estructura de efectos fijos, estos fueron ajustados con la opción LM (máxima verosimilitud) de la función “*lmer*”; cuando la comparación se llevó a cabo entre modelos con la misma estructura de efectos fijos, pero diferente estructura de efectos aleatorios, los modelos fueron ajustados con la opción REML (máxima verosimilitud restringida). Para reducir los tiempos en la búsqueda de la mejor estructura de cada índice de competencia, se utilizó el paquete “*doParallel*” (Weston y Calaway 2015). Los estadísticos para comparar los modelos se construyeron con el paquete “*MuMIn*” (Barton 2016). Los análisis de colinealidad entre las variables predictoras no revelaron problemas. Se utilizó un valor de VIF (factor de inflación de la varianza) de 2 como límite para detectar variables colineales (Zuur et al. 2009). Los modelos fueron evaluados inspeccionando la distribución de sus residuales para confirmar: la independencia de los errores en los gráficos de residuales vs. predichos, la igualdad de la varianza de los residuos en los gráficos  $\sqrt{(\text{residuales estandarizados})}$  vs. predichos, y la normalidad de los residuales en los gráficos del tipo Q-Q.



**Figura 14.** Árboles de *P. pinea* y *P. halepensis* a lo largo de la distribución del área basimétrica al 2010 ( $g$ ) y del incremento en área basimétrica para el período 2010-2015 ( $ig$ ). Los puntos grises representan la sub-muestra utilizada para el análisis estadístico.

## 4.2. Estudio de la eficiencia de crecimiento

### 4.2.1. Medidas de espacio disponible y cálculo de la proporción de especies por área

El principal objetivo de la primera fase de este estudio fue la elección objetiva de una medida de ocupación (o espacio disponible) a nivel de árbol individual. Esta elección tuvo como fin evaluar el efecto de la mezcla sobre la eficiencia de crecimiento de *árboles individuales*, en los mismos términos en los que se evalúa este efecto sobre las especies individuales *a nivel de rodal*, esto es, relacionando el crecimiento con el espacio ocupado. Mientras que en la evaluación a nivel de rodal una parte de la superficie total debe ser asignada a cada una de las especies de la mezcla (lo que se conoce como “proporción de especies por área”) (Sterba et al. 2014; Dirnberger et al. 2017b), cuando se estudia la eficiencia de crecimiento a nivel del árbol individual, una parte de la superficie total del rodal debe ser asignada a cada árbol. Esta última condición asegura, además, que los resultados se puedan escalar desde el nivel del árbol individual al nivel del rodal.

Con el fin de identificar la medida que mejor represente el espacio disponible para los árboles individuales en estas mezclas, se siguió la metodología propuesta por Dirnberger et al. (2017), y se calcularon diferentes medidas de ocupación a nivel de árbol individual, que fueron evaluadas frente a una medida de ocupación verosímil a nivel de rodal. Todas estas medidas de ocupación se determinaron al inicio del periodo de crecimiento estudiado (2004).

#### 4.2.1.1. Medida de ocupación a nivel de rodal

Como medida de ocupación a nivel del rodal, se utilizó el índice de densidad del rodal o *SDI* (acrónimo de *Stand Density Index*; Reineke (1933)), que toma la siguiente forma:

$$SDI_i = N_i \left( \frac{25}{dg_i} \right)^{E_i} \quad [15]$$

$$N_{i \max} = C_i \cdot dg_i^{E_i} \quad [16]$$

donde  $SDI_i$  es el índice de densidad del rodal de la especie  $i$  en una parcela determinada,  $N_i$  y  $dg_i$  el número de árboles por hectárea y su diámetro medio cuadrático en la misma

parcela. El exponente  $E_i$ , es la pendiente de la relación entre el número máximo de árboles por hectárea y su diámetro medio cuadrático, cuando se aplica una transformación logarítmica de la ecuación [16]; para la misma relación,  $C_i$  es el término independiente y varía de acuerdo a cada especie. En este trabajo se utilizaron valores de  $E$  específicos para cada especie, que fueron determinados por (Riofrío et al. 2017a), ajustando la relación de la ecuación [16] con datos de rodales puros de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, con datos del Inventario Forestal Nacional.

Dado que las especies pueden presentar diferentes requerimientos de espacio (del Río et al. 2009), varios autores han indicado que es necesaria una corrección del  $SDI$  en función de los requerimientos de espacio potenciales de cada especie. Esta corrección es importante cuando se pretende evaluar el espacio que cada especie ocupa en una parcela mixta (Dirnberger y Sterba 2014; del Río et al. 2015). En este trabajo, utilizamos como medida de los requerimientos potenciales de cada especie sus valores de densidad de rodal máximos ( $SDI_{max}$ ) (Riofrío et al. 2017a). Luego de considerar los requerimientos potenciales, los valores de  $SDI$  quedarían expresados en términos relativos, de acuerdo a la ecuación [17], que puede ser construida a partir de las ecuaciones [15] y [16].

$$SDIR_i = \frac{SDI_i}{SID_{max_i}} = \frac{N_i \left( \frac{25}{dg_i} \right)^{E_i}}{C_i \cdot 25_i^{E_i}} \quad [12...17]$$

donde  $SDIR_i$  es la densidad relativa observada para la especie  $i$ .

#### 4.2.1.2. Medidas de ocupación a nivel de árbol individual

A nivel de árbol individual, se evaluaron tres tipos de medidas de ocupación: el área de proyección de copa ( $cpa$ , m<sup>2</sup>; acrónimo en inglés de *crown projection area*), el área potencialmente disponible ( $APA$ , m<sup>2</sup>, acrónimo en inglés de *Area Potentially Available*) y el área foliar ( $LA$ , m<sup>2</sup>; acrónimo en inglés de *Leaf Area*).

El  $cpa$  es una medida comúnmente utilizada para expresar el espacio ocupado por los árboles individuales, que puede ser escalada fácilmente al rodal (Assmann 1970; Cade 1997; Mitchell y Popovich 1997; Gill et al. 2000; McIntosh et al. 2012). Los valores de  $cpa$  para los árboles de cada especie se obtuvieron a partir del diámetro de copa máximo ( $lcw$ ),

calculado de acuerdo a los modelos de Condés y Sterba (2005), ajustados con datos del segundo Inventario Nacional Español:

$$\ln(lcw_{P.sylvestris}) = -0.699 + 0.819 * \ln(d) - 0.186 * \ln(h) \quad [18]$$

$$\ln(lcw_{P.pinaster}) = -1.362 + 1.001 * \ln(d) - 0.219 * \ln(h) \quad [19]$$

y luego

$$cpa_j = \frac{\pi * lcw_j^2}{4} \quad [20]$$

De manera similar al *cpa*, el área foliar de los árboles individuales (*LA*) se puede utilizar como una medida de ocupación. Con el fin de considerar la dimensión vertical del espacio ocupado, el área foliar suele utilizarse en reemplazo del *cpa* para calcular el eficiencia de crecimiento de árboles individuales (O'Hara 1988; Gspaltl et al. 2012). En este trabajo, el área foliar de los árboles se calculó como la suma de la superficie superior de todas sus hojas proyectadas en el suelo, utilizando las ecuaciones desarrolladas por Forrester et al. (2017b), para ambas especies en el mismo rango geográfico de las parcelas de nuestro estudio.

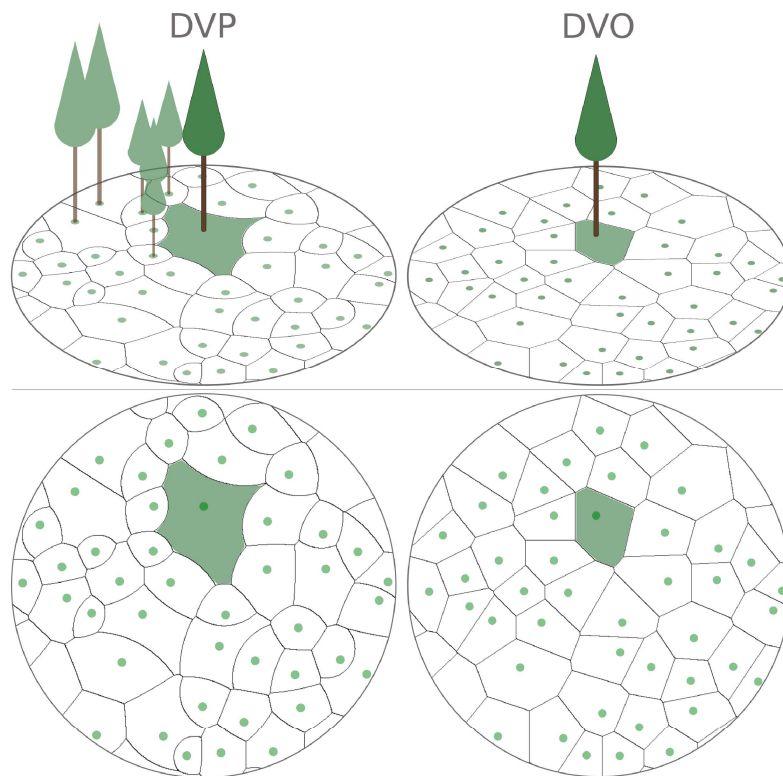
$$\ln(LA_{P.sylvestris}) = -3,8863 + 1,9074 * \ln(d) + 0,1812 * \ln(N) \quad [21]$$

$$\ln(LA_{P.pinaster}) = -3,1653 + 2,2352 * \ln(d) \quad [22]$$

A diferencia del *cpa* y del *LA*, el *APA* (desarrollado por Brown (1965)) tiene en cuenta la distribución espacial de los árboles para determinar su espacio disponible (Gspaltl et al. 2012). Su utilización como medida de ocupación ha estado orientada a considerar situaciones en las que no ocurre la tangencia de copas y el *cpa* o *LA* pueden dejar espacios vacíos en la parcela (espacios sin asignar a ningún árbol). Aunque existen diferentes aproximaciones para calcular *APA* (ver por ejemplo Moore et al. (1973), que utiliza el *APA* como un índice de competencia), las aproximaciones utilizadas en este trabajo fueron elegidas en función de su capacidad para asignar la totalidad del espacio disponible entre los árboles de una parcela. Este requisito es importante cuando se pretende utilizar el *APA* como una medida del espacio disponible para el cálculo de la eficiencia de crecimiento de árboles individuales (Pretzsch 2009, p. 312).

Una forma eficiente de calcular el *APA* de cada árbol es utilizando diagramas de Voronoi o polígonos de Thiessen (Pretzsch 2009, p. 313). En este trabajo utilizamos dos tipos de

diagramas de Voronoi, ordinarios y ponderados. Los diagramas de Voronoi ordinarios (*DVO*) dividen la totalidad del área de estudio basándose solamente en el patrón de distribución espacial de la base de los troncos, y asignan a cada árbol un polígono que representa su *APA* (Figura 15, derecha). Por su parte, los diagramas de Voronoi ponderados (*DVP*), además de considerar la posición de los árboles, tiene en cuenta su tamaño, ponderando la superficie final de los polígonos en función de los tamaños relativos (Gspaltl et al. 2012; Dirnberger y Sterba 2014; Dirnberger et al. 2017b). De esta manera, los polígonos de los *DVP* pueden presentar formas y tamaños considerablemente diferentes de los polígonos generados por *DVO* (ver Figura 15 - izquierda, y Aakala et al. (2013) para una descripción detallada de estas diferencias y sus ventajas).



**Figura 15.** Diagrama de Voronoi ponderado (*DVP*, izquierda) y ordinario (*DVO*, derecha). El área coloreada representa el espacio asignado al árbol del centro de la imagen por cada una de las aproximaciones. Note las diferencias generales en los polígonos generados por cada aproximación.

Para el cálculo a partir de diagramas de Voronoi ordinarios ( $APA_{DVO}$ ), se utilizó el paquete “*deldir*” (Turner 2018) del software R (R Core Team 2018). Para el cálculo del *APA* a partir de diagramas de Voronoi ponderados se siguió una aproximación por píxeles, utilizando el programa ACRE (Kindermann 2015). En esta aproximación, toda el área de la parcela se

divide en pequeños píxeles y cada píxel es asignado al árbol para el que la relación  $D_i^2/w_i^2$  es mínima, siendo  $D_i$  la distancia entre el centro del píxel y el árbol  $i$ -ésimo, y  $w_i$  la variable de tamaño del árbol  $i$ -ésimo utilizada para ponderar. Los píxeles utilizados tuvieron un tamaño de 0.3552 cm de lado. Como variables del tamaño (para ponderar los polígonos), se utilizaron el área de proyección de copas ( $APA_{cpa}$ ), el diámetro a la altura del pecho ( $APA_d$ ), el área foliar ( $APA_{LA}$ ) y la sección del tronco a la altura de la máxima anchura de copa ( $APA_{g,hlcw}$ ). De acuerdo con la teoría del *pipe model* (Shinozaki et al. 1964), esta última variable se utilizó como una variable *proxy* del área foliar de la parte iluminada de la copa (Mainwaring y Maguire 2004), y fue calculada a partir de las ecuaciones de perfil desarrolladas por Lizarralde (2008). Debido a la falta de información del vecindario de los árboles ubicados en el borde de las parcelas, sus valores de  $APA$  no pudieron calcularse de manera correcta. Los valores de  $APA$  de estos árboles no se utilizaron en los cálculos de la proporción de especies.

#### 4.2.1.3. Cálculo de la proporción de especies por área

Para evaluar el grado de correspondencia entre las medidas de ocupación a nivel de árbol individual y a nivel del rodal, se calculó la proporción de especies por área (esto es, la proporción del área ocupada por cada especie) en cada una de las parcelas mixtas (*prop*) con todas las medidas de ocupación (1 medida a nivel del rodal y 7 medidas a nivel de árbol individual).

A partir de las medidas de ocupación a nivel de árbol, *prop* se puede calcular como la relación de la sumatoria de la medida de ocupación de los árboles de una especie entre la sumatoria de la misma medida de ocupación de los árboles de todas las especies en la mezcla (Dirnberger et al. 2017b). Utilizando el *cpa* o el *LA*, la proporción de especies quedaría definida como:

$$prop_{cpa,i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} cpa_{ij}}{\sum_i \sum_{j=1}^{n_i} cpa_{ij}} \quad [23]$$

donde la proporción de la especie  $i$  ( $prop_{cpa,i}$ ) está dada por la suma del *cpa* de los árboles  $j = 1$  hasta  $n$  de la especie  $i$ , que se divide por la sumatoria del *cpa* de los árboles

de todas las especies en la parcela. De la misma manera, para las medidas de ocupación basadas en el *APA*, la proporción quedaría definida como:

$$prop_{APA,i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} APA_{ij}}{\sum_i \sum_{j=1}^{n_i} APA_{ij}} \quad [24]$$

En cuanto a la proporción de especies con la medida a nivel de rodal, su cálculo es similar al descrito para las medidas de árbol y, para una mezcla de dos especies, quedaría definido como:

$$prop_{SDIR,i} = \frac{SDIR_i}{(SDIR_i + SDIR_j)} \quad [25]$$

donde *SDIR* es el índice de densidad del rodal relativo en la parcela, calculado de acuerdo a la ecuación [17], de cada una de las especies que conforman la mezcla (*i* y *j*).

#### 4.2.2. Relación entre las medidas de ocupación

Para la evaluación de la correspondencia entre las medidas de ocupación se llevaron a cabo varios análisis. Se aplicaron modelos de regresión lineal, utilizando como variable independiente a la proporción calculada a nivel de rodal ( $prop_{SDIR}$ ) y como variables dependientes las proporciones de mezcla calculadas con las diferentes medidas de ocupación a nivel de árbol ( $prop_{cpa}$ ,  $prop_{LA}$ ,  $prop_{APADVO}$ ,  $prop_{APAcpa}$ ,  $prop_{APA_d}$ ,  $prop_{APALA}$ ,  $prop_{APA_{g.hlcw}}$ ); se analizaron los coeficientes de determinación de las regresiones para ver si existía algún tipo de relación entre las proporciones, ya que de otra manera los análisis subsiguientes serían innecesarios.

Por medio de varios *F-test* se verificó si las relaciones lineales entre las proporciones calculadas con las medidas a nivel de árbol y la medida de ocupación a nivel rodal se desviaron de la línea descrita por la misma relación con intercepto = 0 y pendiente = 1 (ajuste perfecto). Finalmente, con el uso de *pruebas de T*, se evaluó la hipótesis de que la diferencia ( $\Delta$ ) entre la proporción calculada con el enfoque a nivel de árbol menos la proporción calculada con el enfoque a nivel de rodal es igual a 0. Para estos tres análisis se trabajó solamente con la proporción de *P. sylvestris* dado que, en mezclas de dos especies, los resultados estadísticos serían los mismos sin importar la especie que se elija. Finalmente, se seleccionó la medida de ocupación a nivel de árbol individual que mejor describió el



espacio ocupado por las especies en las parcelas mixtas, y con ella se estudió la eficiencia de crecimiento a nivel de árbol individual en los siguientes apartados.

### 4.2.3. Análisis del efecto de la mezcla sobre la eficiencia de crecimiento de árboles individuales

Para calcular la eficiencia de crecimiento de los árboles individuales de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, utilizamos el incremento periódico medio anual en volumen ( $iv$ ,  $\text{dm}^3 \text{ año}^{-1}$ ) para el periodo 2004-2014 descrito en el apartado 3.3.2. La eficiencia de crecimiento quedó definida por la siguiente ratio:

$$EEC = iv / \text{espacio disponible} \quad [26]$$

donde  $EEC$  ( $\text{dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) es la eficiencia en el uso del espacio disponible y  $\text{espacio disponible}$  ( $\text{m}^2$ ) es una de las medidas de ocupación a nivel de árbol individual evaluadas en el apartado 4.2.2. (en concreto, de todas las medidas evaluadas, la de mejor comportamiento). Específicamente,  $EEC$  refleja el incremento medio anual en volumen por unidad de espacio disponible, y es el equivalente, a nivel del árbol individual, de la productividad por especie a nivel del rodal.

La mayoría de las ratios utilizados para caracterizar la eficiencia de crecimiento cambian con el tamaño de los árboles, y este cambio puede deducirse fácilmente a partir de las relaciones alométricas entre el tamaño y las variables que intervienen en el cálculo de  $EEC$  (Pretzsch et al. 2017, p. 319). Así, cualquier análisis del efecto de la mezcla sobre estas ratios debería considerar las diferencias de tamaños entre los árboles de las parcelas mixtas y puras. Aunque en menor medida, el nivel de competencia de los árboles también puede influenciar los valores de eficiencia (Pretzsch y Schütze 2005, 2009; Berrill y O'Hara 2007; Forrester et al. 2017a). Utilizando una aproximación similar a la de Ducey (2012) y Forrester et al. (2017a), el efecto de la mezcla sobre  $EEC$  se analizó utilizando el siguiente modelo,

$$\log(EEC) = \beta_0 + \beta_1 \log(v_{04}) + \beta_2 \log(\text{Comp} + 1) + \beta_3 M.P + \beta_4 \log(v_{04}) \times M.P + \varepsilon \quad [27]$$

que refleja una relación alométrica entre la eficiencia de los árboles y su tamaño ( $v_{04}$ ), así como el efecto de la competencia sobre esta relación ( $\text{Comp} + 1$ ). La variable binaria  $M.P$

indica si el árbol en cuestión se encuentra en una parcela mixta ( $M.P = 1$ ) o en una parcela pura ( $M.P = 0$ ), y refleja el cambio en el valor medio de la  $EEC$  entre parcelas puras y mixtas (Pretzsch y Schütze 2009). De particular interés en este modelo es la interacción  $\log(v_{04}) \times M.P$ , que indica un cambio alométrico en la relación  $EEC \propto v_{04}$  y un efecto de la mezcla sobre el escalado entre el tamaño y la eficiencia de crecimiento.

Con el fin de evitar una disminución considerable del tamaño de la muestra por efectos de borde, para cuantificar la competencia ( $Comp$ ) se utilizaron índices independientes de la distancia. Para seleccionar la medida que mejor represente la competencia, se evaluaron dos tipos dos tipos de índices: 1) basados en relaciones de tamaños entre el árbol objetivo y sus vecinos y 2) basados en el concepto del Índice de Densidad del Rodal ( $SDI$ ). Dentro del primer grupo, se caracterizó la competencia asimétrica con el área basimétrica de los árboles vecinos más grandes que el árbol objetivo ( $BAL$ , acrónimo en inglés de *Basal Area of Larger trees*), y la competencia simétrica con la relación  $g.G = \frac{1}{g/G}$ , donde  $g$  es el área basimétrica del árbol objetivo y  $G$  es la suma del área basimétrica de todos los vecinos. La inversa de la relación  $g/G$  garantiza que la misma funcione como un índice de competencia y no como un índice de dominancia relativa. Dentro del segundo grupo, se caracterizó la competencia simétrica con el  $SDI$  descrito por la ecuación [15], y la competencia asimétrica con el mismo índice de densidad, pero calculado con los árboles más grandes que el árbol objetivo ( $SDIL$ ) (Pretzsch y Biber 2010).

$$SDIL = N_L \left( \frac{25}{dg_L} \right)^E \quad [28]$$

donde  $N_L$  y  $dg_L$  son el número y el diámetro medio cuadrático de árboles más grandes que el árbol central. Tanto el  $SDI$  como el  $SDIL$  fueron utilizados en sus formas relativas (ecuación [17]).

A diferencia de otros estudios, en donde la eficiencia de crecimiento se evaluó ajustando modelos individuales sobre cada parcela de estudio (ver por ejemplo Pretzsch y Schütze 2005, 2009), en este trabajo seguimos una metodología alternativa, similar a la de Ducey (2012) y Forrester et al. (2017a). Para controlar los efectos de otras fuentes de variación no medidas y asociadas con las condiciones propias de cada parcela y triplete (sitio, edad, historia de manejo, etc.), se utilizaron modelos mixtos para ajustar la ecuación [27], utilizando los datos de todas las parcelas juntas:

$$\log(EEC) = (\beta_0 + u_0) + (\beta_1 + u_1) \log(v_{04}) + \beta_2 \log(Comp + 1) + \beta_3 M.P + \beta_4 \log(v_{04}) \times M.P + \varepsilon \quad [29]$$

donde  $u$  es el efecto aleatorio del triplete o de la parcela dentro del triplete. Los efectos aleatorios se evaluaron solamente sobre el intercepto y el término del tamaño ( $v_{04}$ ), asumiendo que los demás términos fueron independientes de las características de la parcela y/o el triplete. El modelo [29] se ajustó para cada una de las especies (*P. pinaster* y *P. sylvestris*) por separado.

De acuerdo con (Zuur et al. 2009, p. 121) se evaluaron todas las combinaciones de efectos aleatorios posibles hasta encontrar la estructura óptima. Para comparar los modelos con diferente estructura de efectos aleatorios (pero la misma estructura de efectos fijos), estos fueron ajustados por Máxima Verosimilitud Restringida (REML), seleccionando aquel modelo con el menor valor de AIC.

Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el software estadístico R (R Core Team 2018). Para el ajuste de los modelos mixtos se utilizó el paquete “*lme4*” (Bates et al. 2015). Todos los términos del error se asumieron normalmente distribuidos con  $u_0 \sim N(0, \sigma_0^2)$ ,  $u_{61} \sim N(0, \sigma_1^2)$ ,  $\varepsilon \sim N(0, \sigma_{res}^2)$ . En los modelos mixtos, se evaluó la inclusión como efectos fijos de diferentes variables descriptivas de los tripletes y parcelas (clase de edad o índice de sitio), pero esto no produjo mejoras significativas. En los modelos finales, se utilizó el paquete “*MuMIn*” (Barton 2016) para calcular los valores de  $R^2$  marginales ( $R_m^2$ ; aquellos debidos solamente a los efectos fijos del modelo) y condicionales ( $R_c^2$ ; aquellos debidos a los efectos fijos más los efectos aleatorios). Todos los modelos fueron evaluados inspeccionando la distribución de sus residuales para confirmar: la independencia de los errores en los gráficos de residuales vs. predichos, la igualdad de la varianza de los residuos en los gráficos  $\sqrt{}$ (residuales estandarizados) vs. predichos, y la normalidad de los residuales en los gráficos del tipo Q-Q.

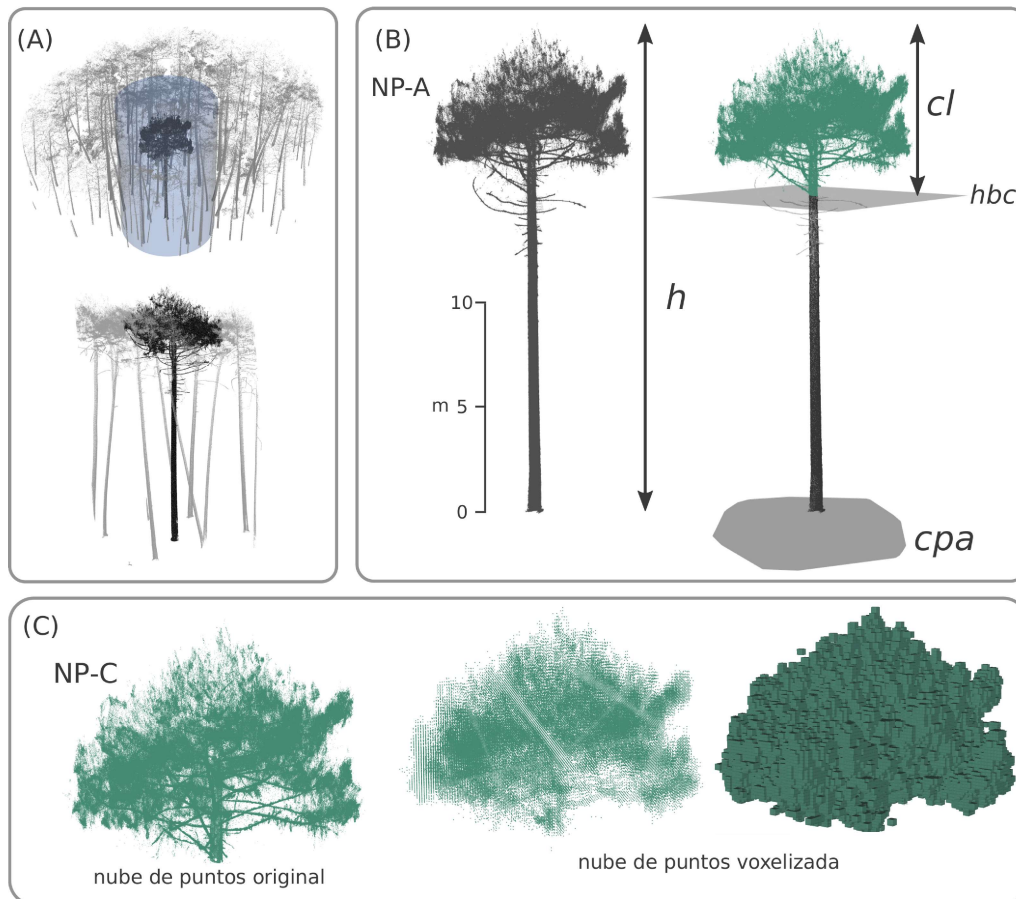
### 4.3. Estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas

La metodología empleada en este estudio se puede dividir en dos pasos bien diferenciados que incluyen 1) la construcción de métricas de copa a partir de las nubes de puntos de árboles individuales y 2) el análisis de las diferencias en la estructura de las copas entre masas mixtas y masas puras.

#### 4.3.1. Construcción de métricas de copa

Este paso consistió en la transformación de los datos de las nubes de puntos obtenidas mediante TLS, en información ecológicamente relevante para evaluar el comportamiento de la estructura de la copa en masas mixtas y puras. Todos los algoritmos utilizados fueron desarrollados con el software estadístico y lenguaje de programación R (R Core Team 2018). Todas las representaciones en 3 dimensiones fueron generadas con el paquete “*rgl*” (Adler et al. 2018). El material con el que se trabajó fueron nubes de puntos de árboles individuales (Figura 11). Cada nube de puntos consistió en un archivo con coordenadas (XYZ) de puntos en el espacio. En adelante, se hará referencia a estos conjuntos de datos como *nubes de puntos* o *nubes*.

Para la construcción de las métricas, fue necesario delimitar la copa de los árboles (esto es, aislarla del resto de la nube de puntos) mediante la correcta identificación de su base (*hbc*). Como primera aproximación para identificar la base de la copa (*hbc*) se utilizó un algoritmo de detección automática. Este algoritmo identifica como *hbc* al punto de quiebre de una regresión segmentada sobre la nube de puntos proyectada en dos dimensiones (XY-Z). Sin embargo, esta metodología subestimó sistemáticamente los valores de *hbc*, debido a la incapacidad para discriminar las ramas muertas ubicadas por debajo de *hbc*. Sobre las nubes de puntos, las ramas de muertas en las especies estudiadas no presentan mayores dificultades para ser identificadas, debido principalmente a su curvatura característica (hacia abajo), y a la falta de acículas (Figura 16B). De esta manera, la base de la copa de todos árboles se identificó manualmente sobre las nubes de puntos.



**Figura 16.** Esquema de trabajo sobre nube de puntos de árbol individual. Árbol individual dentro de una parcela de estudio (A, superior) y junto a sus vecinos antes de ser aislado (A, inferior). Árbol aislado antes y después de la segmentación de su copa (B). Proceso de voxelización de la nube de puntos de la copa (C); cada voxel de la nube voxelizada está representado por un solo punto ubicado en su centro (C, centro) y por la totalidad de sus dimensiones (C, derecha). NP-A: nube de puntos del árbol individual; NP-C: nube de puntos de la copa;  $h$ : altura total;  $cl$ : longitud de copa;  $hbc$ : altura a la base de la copa;  $cpa$ : área de proyección de copa.

Sobre las nubes de puntos originales, se calculó la altura total ( $h$ ) de cada árbol como la diferencia entre el valor Z del punto más alto y el valor Z del punto más bajo de su nube de puntos. Luego de estos pasos, contamos con la nube de puntos clasificada en dos partes: 1) aquellos puntos que pertenecen solo a la copa de los árboles (**NP-C**, por Nube de Puntos de la Copa) y 2) aquellos puntos que pertenecen a todo el árbol (**NP-A**, por Nube de Puntos del Árbol individual) (Figura 16B). Dado que este tipo de escaneos se realizan desde el suelo, las nubes de puntos tienden a presentar mayores densidades de datos en la parte baja. Con el fin de homogenizar la densidad de datos, las **NP-C** fueron re-muestreadas, tomando como referencia el centro de voxeles (de 10 cm de lado) que cubrieron la totalidad del espacio explorado por la nube (Lecigne et al. 2018) (Figura 16C y Figura 17A).

Para llevar a cabo esta tarea se utilizó la función “vox” del paquete “*VoxR*” (Lecigne et al. 2014).

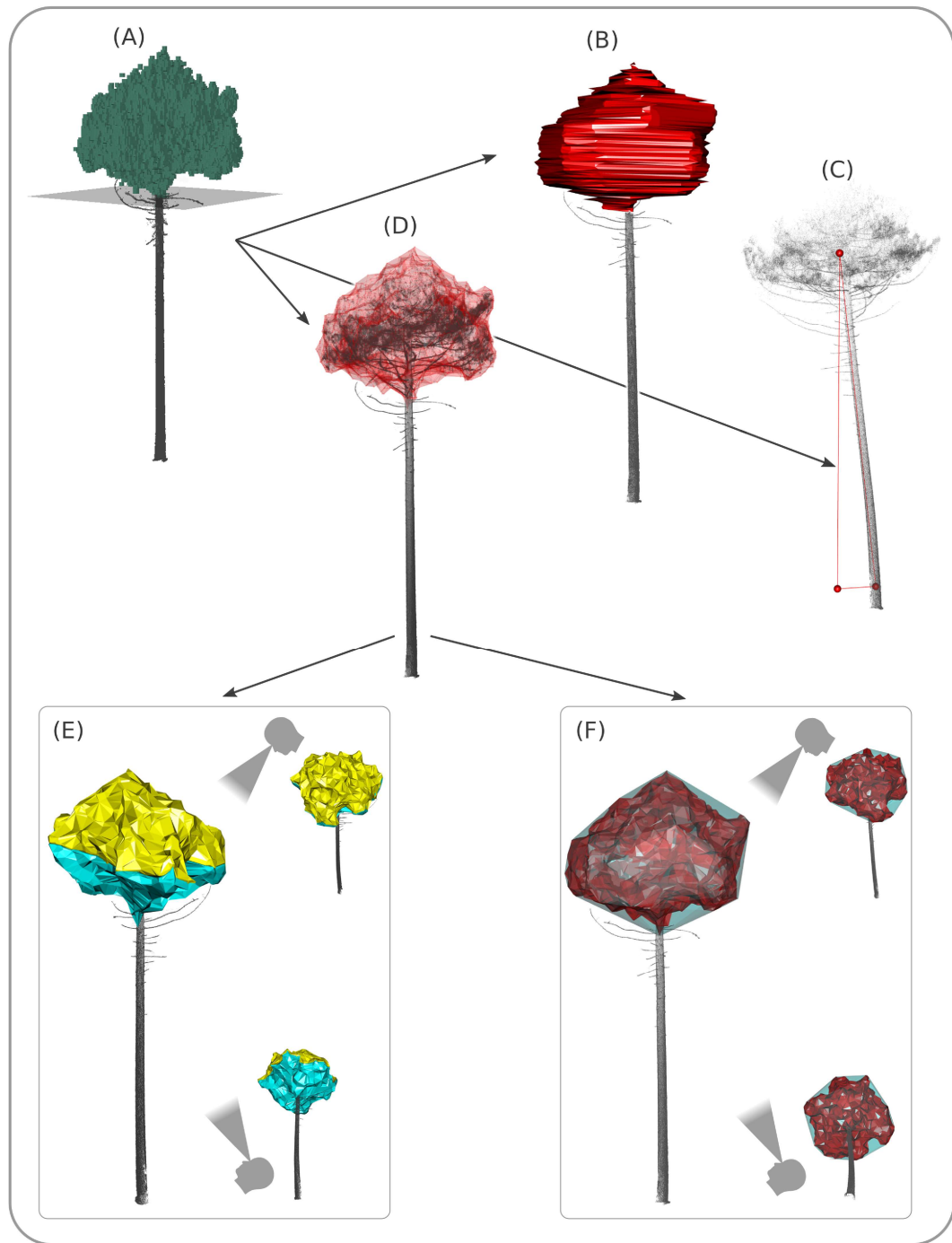
Sobre las nubes de puntos voxelizadas, se calcularon las siguientes métricas:

- Razón de copa (*cr*, longitud de copa/altura total): La longitud de la copa (*cl*, m) se determinó como la diferencia entre el máximo y el mínimo valor de Z en **NP-C**.
- Relación longitud de copa – ancho de copa (*cl.cw*): Utilizando el paquete “*geometry*” (Habel et al. 2015), se calculó el área de proyección de copa (*cpa*, m<sup>2</sup>) como la superficie de una envolvente convexa ajustada sobre la proyección vertical (X-Y) de todos los puntos de la copa (Figura 16B). A partir del *cpa*, el radio de copa (*cw*, m) se obtuvo como el radio de un círculo de igual superficie que el *cpa*.
- Volumen (*cv*, m<sup>3</sup>) y superficie de copa (*cs*, m<sup>2</sup>): El valor de *cv* se calculó como el volumen encerrado por una forma alpha de 3 dimensiones (en adelante *alpha-shape3d*) ajustada sobre **NP-C** con el paquete “*alphashape3d*” (Lafarge y Pateiro-Lopez 2017). Se utilizó un valor alfa = 0.5, que fue suficiente para generar una envolvente precisa sin crear huecos. El valor de *cs* se obtuvo como la sumatoria del área de todos los triángulos externos del alpha-shape3d de la copa (Figura 17D).
- Relación copa iluminada – copa sombreada (*r. Il. Sh*): Para esta relación se utilizó la superficie de copa iluminada (*ilcr*, m<sup>2</sup>) y la superficie de copa sombreada (*shcr*, m<sup>2</sup>). El valor de *ilcr* se obtuvo sumando el área de los triángulos del *alpha-shape3d* de **NP-C** que se observan desde la posición cenital. La sumatoria del área de los triángulos observados desde el nadir se utilizó para cuantificar la superficie de copa sombreada (*shcr*) (Figura 17E).
- Densidad de copa (*c.dens*): la densidad de la copa se calculó dividiendo el volumen ocupado por voxeles de 10 cm de lado que cubrieron la totalidad del espacio explorado por **NP-C** (Figura 17A), entre el volumen del *alpha-shape3d* de la copa (*cv*) (Figura 17D).
- Índice de captura del espacio (*SCI3d*): se utilizó una variante en 3 dimensiones del índice *SCI* presentado por Fleck et al. (2011). Para calcular el *SCI3d*, se utilizó la relación entre el volumen encerrado por una envolvente convexa en 3 dimensiones, calculada con la función “*chullLiDAR3D*” del paquete “*rLiDAR*” (Silva et al. 2017),

y  $cv$  (obtenido a partir del  $\alpha$ -shape3d de la copa). El  $SCI3d$  expresa cuánto del espacio capturado/explorado por la copa es efectivamente ocupado (Figura 17F).

Para generar perfiles verticales del ancho de copa ( $cp$ ), la **NP-C** de cada árbol fue dividida en secciones de 10 cm de grosor, desde la base hasta la punta de la copa. Sobre cada sección, se ajustó una envolvente convexa en 2 dimensiones, utilizando la proyección vertical (X-Y) de sus puntos (Figura 17B). El ancho de la copa en cada sección ( $cw_i$ ) se calculó como el radio de un círculo de igual área que el área de la envolvente convexa en cuestión. Para facilitar las comparaciones entre árboles con diferentes tamaños de copa, la longitud de copa en los perfiles verticales ( $CL$ ) fue re-escalada entre 0 y 1 (donde 0 es la base de la copa y 1 la punta de la copa) y los anchos de copa ( $cw_i$ ) fueron re-escalados dividiéndolos por la longitud de copa original de cada árbol de acuerdo con Ferrarese et al. (2015).

Por último, utilizando la **NP-A**, se calculó la excentricidad de copa ( $exc$ ), medida como el ángulo formado entre 1) el vector que va desde el centro del tronco a 1,3 m hasta el centro de gravedad de la copa y 2) el vector que cae verticalmente desde el centro de gravedad de la copa hacia el suelo (Figura 17C).



**Figura 17.** Representación gráfica de las métricas de copa construidas a partir de NP-C. Nube de puntos voxelizada (A). Secciones utilizadas para calcular perfiles verticales del ancho de copa (B). Excentricidad de copa (*exc*) (C). Alpha-shape3d utilizado para calcular el volumen (*cv*), la superficie (*cs*) y la densidad (*c.dens*) de copa (D). Superficie de copa iluminada (*Ilcr*) y sombreada (*Shcr*) (E). índice de captura de espacio (*SCI3d*).



## 4.3.2. Análisis del efecto de mezcla sobre las copas

### 4.3.2.1. Análisis del efecto de mezcla sobre las métricas de copa

Dado que las métricas de copa evaluadas pueden presentar una tendencia (positiva o negativa) en relación al tamaño de los árboles, las diferencias en las métricas para cada especie y entre rodales puros y mixtos se evaluaron utilizando una relación alométrica del tipo  $y = \alpha x^\beta$ . El diámetro a la altura del pecho ( $d$ ) de los árboles fue utilizado como variable explicativa para expresar el tamaño de los árboles (Barbeito et al. 2017). El efecto de la mezcla sobre las métricas de copas se evaluó utilizando una variable binaria  $M.P$  (con  $M.P = 0$  y  $M.P = 1$  para árboles en parcelas mixtas o puras respectivamente) y su interacción con  $d$ . Para linealizar las relaciones  $y = \alpha x^\beta$ , se aplicaron transformaciones logarítmicas. Todas las relaciones alométricas fueron ajustadas utilizando modelos mixtos, con el efecto aleatorio del triplete o de la parcela dentro del triplete afectando el intercepto y la pendiente de la relación. Los modelos fueron ajustados para cada especie por separado y se evaluaron todas las combinaciones de efectos aleatorios hasta encontrar la estructura óptima (Zuur et al. 2009, p. 121). Para aquellas variables que no tuvieron una relación clara con el tamaño de los árboles, se utilizó el mismo modelo mixto pero solo con el efecto de la variable  $M.P$ . Todos los modelos fueron ajustados por Máxima Verosimilitud Restringida (REML), seleccionando como modelo final aquel con el menor valor de AIC. La tabla 2 resume el nombre y el acrónimo correspondiente a cada una de las métricas de copa evaluadas.

Tabla 2. Métricas de copa con sus respectivos acrónimos

Métrica	Acrónimo
Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	<i>cv</i> (m <sup>3</sup> )
Superficie de copa (m <sup>2</sup> )	<i>cs</i> (m <sup>2</sup> )
Razón de copa	<i>cr</i>
Relación longitud de copa - ancho de copa	<i>cl.cw</i>
Relación copa iluminada - copa sombreada	<i>r.II.Sh</i>
Densidad de copa	<i>c.dens</i>
Excentricidad de copa(°)	<i>exc</i> (°)
Índice de captura de espacio	<i>CSI3d</i>

Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el software estadístico R (R Core Team 2018). Para el ajuste de los modelos mixtos se utilizó el paquete “*lme4*” (Bates et al. 2015). Todos los términos del error se asumieron normalmente distribuidos con  $u_0 \sim N(0, \sigma_0^2)$ ,  $u_1 \sim N(0, \sigma_1^2)$ ,  $\varepsilon \sim N(0, \sigma_{res}^2)$ . En los modelos mixtos, se evaluó la inclusión como efectos fijos de diferentes variables descriptivas de los tripletes y parcelas (clase de edad o índice de sitio), pero esto no produjo mejoras significativas. En los modelos finales, se utilizó el paquete “*MuMIn*” (Barton 2016) para calcular los valores de  $R^2$  condicionales y marginales. Todos los modelos fueron evaluados inspeccionando la distribución de sus residuales para confirmar: la independencia de los errores en los gráficos de residuales vs. predichos, la igualdad de la varianza de los residuos en los gráficos  $\sqrt{}$ (residuales estandarizados) vs. predichos, y la normalidad de los residuales en los gráficos del tipo Q-Q.

#### 4.3.2.2 Análisis del efecto de mezcla sobre la distribución vertical de las copas

Para describir el patrón de distribución vertical de las copas en los árboles individuales, los datos del perfil vertical de sus copas ( $cw_i \sim CL$ ) fueron modelados utilizando una función *beta* de 3 parámetros.

$$cw = \beta_0 x \frac{CL^{\beta_1-1} x (1 - CL)^{\beta_2-1}}{beta(\beta_1, \beta_2)} \quad [30]$$

Este tipo de distribución fue seleccionada en función de su desempeño en estudios anteriores y debido a que es altamente flexible y se define en un intervalo con puntos finales fijos (Garber y Maguire 2005; Ferrarese et al. 2015; Barbeito et al. 2017). En la función *beta*, el parámetro  $\beta_0$  es un término de escala, utilizado para ajustar los valores de  $x$  cuando CL estuvo limitado entre 0 y 1 (Ferrarese et al. 2015; Barbeito et al. 2017) y  $\beta_1$  y  $\beta_2$  los parámetros de forma de la distribución.

En primer lugar, se ajustó el modelo [30] para cada especie y tipo de rodal (puro o mixto) por separado, para analizar si existían diferencias en la distribución vertical de las copas de cada especie entre parcelas mixtas y puras. Luego, con los datos de la distribución *beta* ajustada sobre los árboles individuales, los efectos de las diferentes métricas de copa y de la mezcla de especies sobre los parámetros  $\beta_0$ ,  $\beta_1$  y  $\beta_2$  fueron evaluados utilizando modelos

mixtos. En los modelos mixtos, los 3 parámetros fueron relacionados linealmente con las métricas de copa y con la mezcla de especies de la siguiente forma:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_1 cv_i + \alpha_2 cl.cw_i + \alpha_3 r.l.Sh_i + \alpha_4 c.dens_i + \alpha_5 exc_i + \alpha_6 M.P_i + \mu_j + \varepsilon_{ij} \quad [31]$$

donde  $y_{ij}$  es alguno de los parámetros de la función *beta* ( $\beta_0, \beta_1$  o  $\beta_2$ ) para el árbol  $i$  en el sitio  $j$ ,  $\alpha_{1-6}$  los parámetros de los efectos fijos del modelo,  $\mu_j$  el efecto aleatorio del sitio ( $\mu_j \sim N(0, \sigma_j^2)$ ) y  $\varepsilon_{ij}$  el error residual ( $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$ ). Como efecto aleatorio del sitio se evaluaron el triplete al que pertenecía el árbol o la parcela (dentro del triplete) a la que pertenecía el árbol. Se evaluaron todas las combinaciones posibles de efectos fijos sobre la ecuación [31] (64 combinaciones para cada parámetro  $\beta$ ). De todas las métricas de copa calculadas en el apartado 4.3.1, *cs*, *cr* y *CSI3d* fueron descartadas ya que estuvieron fuertemente correlacionadas con otras variables predictoras ( $VIF > 5$ ). Una vez descartadas estas variables, el valor de VIF de las variables restantes (*cv*, *cl.cw*, *r.l.Sh*, *c.dens*, *exc*) fue menor de 2. El modelo [31] fue ajustado para cada especie por separado, sobre sus 3 parámetros de forma descriptos por la función *beta*. La selección del mejor modelo se basó en el criterio de información de Akaike (AIC). El software utilizado, las funciones, los paquetes y los estadísticos de ajuste reportados fueron similares a los descriptos en el apartado anterior (4.2.2).

Finalmente, para examinar más a fondo las características de ocupación de espacio por cada especie, utilizamos una regresión lineal y un análisis de sendero (*path analysis*, Kenny (2001)), con el fin de analizar la relación entre el volumen de copa y las principales medidas involucradas en el proceso de estratificación vertical de las copas (altura total  $h$ , longitud de copa  $cl$  y altura a la base de la copa  $hbc$ ).

## 5. Resultados

### 5.1. Estudio de las interacciones entre árboles

#### 5.1.1. Selección de índices de competencia

Para el índice *CI* (ecuación [2], figura 12), se encontraron valores óptimos en todos sus parámetros dentro de los rangos evaluados. El parámetro *R* alcanzó valores óptimos en 3,6 y 3,8 m para *P. halepensis* y *P. pinea* respectivamente, lo que define un vecindario de competencia ligeramente mayor en la última especie. Los valores de  $\gamma$  fueron importantes para las dos especies ( $\gamma \neq 0$ ), mostrando que la información del tamaño de los competidores es importante en la cuantificación de la competencia para las dos especies. Asimismo, sus valores indicaron que la influencia del tamaño de los vecinos aumentó a una tasa mayor en *P. pinea* ( $\gamma = 0,8$ ) que en *P. halepensis* ( $\gamma = 0,2$ ). El parámetro  $\theta$  también fue diferente de 0 en las dos especies, lo que indica que la distancia a los competidores fue un aspecto importante a considerar para describir la competencia. Sus valores también indicaron que la disminución de influencia de los competidores con el aumento de la distancia fue mayor en *P. pinea* ( $\theta = 2,4$ ) que en *P. halepensis* ( $\theta = 1$ ). Para el índice *KKL* (ecuación [3], figura 13), encontramos valores óptimos para el parámetro *ang* pero no para el parámetro *alt*. El ángulo de apertura del cono invertido de búsqueda (*ang*) alcanzó un valor óptimo en  $67^\circ$  y  $76^\circ$  para *P. halepensis* y *P. pinea* respectivamente, lo que se encuentra en sintonía con los valores del parámetro *R*. No se pudo encontrar un valor óptimo para el parámetro *alt*, y la mejor opción de este parámetro en las dos especies ocurrió con un valor de  $alt = 0,5$ . La tabla 3 muestra las combinaciones finales seleccionadas de los parámetros  $\gamma$ ,  $\theta$  y *R* del índice de competencia *CI*, los parámetros *alt* y *ang* del índice *KKL*, así como sus valores de AIC y otras medidas de bondad de ajuste. En el Apéndice 3 se muestran gráficamente las reducciones en los valores de AIC originadas por cada uno de los parámetros en los índices de competencia durante el proceso de búsqueda de parámetros óptimos.

**Tabla 3.** Combinaciones finales seleccionadas de los parámetros  $\gamma$ ,  $\theta$  y  $R$  para el índice de competencia  $CI$ , y de los parámetros  $alt$  y  $ang$  del índice  $KKL$ . Estadísticos de ajuste generados cuando los índices con las mejores combinaciones de sus parámetros fueron incluidos en el modelo [4]: error medio cuadrático (MSE);  $R_m^2$  coeficiente de regresión marginal;  $R_c^2$  coeficiente de regresión condicional.

Especie	$CI$			$KKL$		MSE	$R_c^2$	$R_m^2$	AIC
	$\gamma$	$\theta$	$R$	$alt$	$ang$				
<i>P. halepensis</i>	0,2	1	3,6			0,347	0,669	0,425	58,11
				0,5	67°	0,382	0,673	0,337	65,69
<i>P. pinea</i>	0,8	2,4	3,8			0,266	0,831	0,527	1,26
				0,5	76°	0,277	0,814	0,501	9,13

**Tabla 4.** Parámetros estimados y estadísticos de ajuste de los modelos de crecimiento, incluidos los modelos con los términos de competencia  $CI$  (modelo [5]),  $KKL$  (modelo [6]), así como sus formas intra- e interespecíficas (modelos [8-9]). Las estimaciones de los parámetros solo se muestran para los términos de la competencia (los parámetros  $\beta_0$  y  $\beta_1$  no se muestran dado que fueron similares para todos los modelos de la misma especie).

<i>P. halepensis</i>									
Modelo	$CI$	$KKL$	$CI_{piba}$	$CI_{pipin}$	$CI_{all\_ot}$	$KKL_{piba}$	$KKL_{pipin}$	$KKL_{all\_ot}$	AIC
[5]	<b>-0,303</b>								<b>58,117</b>
[6]		-0,432							65,691
[8]			-0,184	ns	ns				64,322
[9]						-0,511	-2,913	ns	62,422
<i>P. pinea</i>									
Modelo	$CI$	$KKL$	$CI_{piba}$	$CI_{pipin}$	$CI_{all\_ot}$	$KKL_{piba}$	$KKL_{pipin}$	$KKL_{all\_ot}$	AIC
[5]	<b>-0,235</b>								<b>1,263</b>
[6]		-0,494							9,133
[8]			-0,169	-1,96	ns				6,241
[9]						ns	-0,79	ns	9,112

En negritas, se muestran los mejores modelos para cada especie en términos del criterio de información de Akaike (AIC). ns: parámetro no significativo.

### 5.1.2. Competencia simétrica vs competencia asimétrica

En las dos especies, cuando los índices de competencia  $CI$  y  $KKL$  se incluyeron en los modelos (modelos [5] y [6]), los dos índices tuvieron efectos significativos, sus coeficientes de regresión indicaron efectos negativos, y la competencia expresada por el índice  $CI$  generó los valores más bajos de AIC. En la Tabla 4 se muestran los parámetros estimados y los valores de AIC de los modelos [5-6], así como de sus variantes con índices de

competencia intra- e interespecíficos [8-9] (ver más adelante). En el Apéndice 2, se puede observar un resumen completo de todos los modelos ajustados en este estudio.

Los pesos de Akaike ( $w_i$ ) (Tabla 5) conservaron las diferencias entre los modelos [5] y [6], revelando la importancia de la competencia simétrica y apoyando la hipótesis de que las dos especies compitieron por recursos diferentes a la luz. La probabilidad para el modelo [5] de ser el mejor, dado el conjunto de datos y de modelos evaluados, fue del 97% para *P. halepensis* y del 98% para *P. pinea*. La correlación entre los dos índices de competencia fue de 0,49 para *P. pinea* y del 0,56% para *P. halepensis*, lo que indicó que, a pesar de compartir cierta información, cada índice fue capaz de capturar información específica relacionada con diferentes procesos de competencia, como se puede observar en los modelos ajustados.

**Tabla 5.** Clasificación de los modelos seleccionados para comparar entre efectos de competencia simétrica y asimétrica en función de sus valores de pesos de Akaike ( $w_i$ ).

	modelo	AICc	$\Delta$ AICc	rel.LL	$w_i$
<i>P. halepensis</i>	[5]	<b>58,11</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	<b>0,97</b>
	[6]	65,69	7,57	0,02	0,02
<i>P. pinea</i>	[5]	<b>1,26</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	<b>0,98</b>
	[6]	9,13	0,02	7,87	0,01

El mejor de clasificado de los modelos se muestra en negritas. AICc: criterio de información de Akaike corregido para pocas muestras.  $\Delta$ AICc: diferencia entre el menor AICc del conjunto de modelos evaluados y el AICc de cada modelo. rel.LL: *relative likelihood*.  $w_i$ : peso de Akaike.

### 5.1.3. Efectos de competencia

Los modelos utilizados para analizar diferencias en los efectos de competencia (modelos [5-6, 8-9]), así como su clasificación en términos de  $w_i$  se muestran en la Tabla 6. La comparación general mostró que el modelo [5], que solo incluye el índice de competencia *CI* sin discriminar a los competidores por especie, fue el mejor modelo para las dos especies. Esto indica que, durante el periodo de crecimiento analizado, los efectos competitivos de las dos especies no fueron estadísticamente diferentes (esto es, no existieron efectos de mezcla), y la competencia total (sin discriminar a los competidores por especie) fue más relevante que cualquier otra medida de competencia por especies. En las dos especies, el efecto de competencia de los árboles incluidos en el grupo *all\_ot*,

expresados tanto por el índice *CI* como por el índice *KKL*, fue siempre estadísticamente no significativo. El valor de  $w_i$  del modelo [6] disminuyó drásticamente en las dos especies cuando los modelos [8-9] fueron incluidos en el conjunto de modelos a comparar. El  $w_i$  del modelo [9] excedió el del modelo [6], indicando que la división del índice de competencia *KKL* en sus formas intra- e interespecífica fue la mejor aproximación para cuantificar la competencia asimétrica en *P. pinea* y *P. halepensis*. Sin embargo, la probabilidad normalizada ( $w_{i_{\text{modelo 5}}}/(w_{i_{\text{modelo 5}}} + w_{i_{\text{modelo 8 o 9}}})$ ) del modelo [5] frente a los modelos [8] o [9] (aquellos de que consideran efectos de competencia diferentes entre las especies) fue de 90 y 92% para *P. halepensis* y *P. pinea* respectivamente, lo que apoya fuertemente la hipótesis de que no existieron efectos de mezcla.

**Tabla 6.** Clasificación de los modelos seleccionados para analizar diferencias en los efectos de competencia, en función de sus valores de pesos de Akaike ( $w_i$ ).

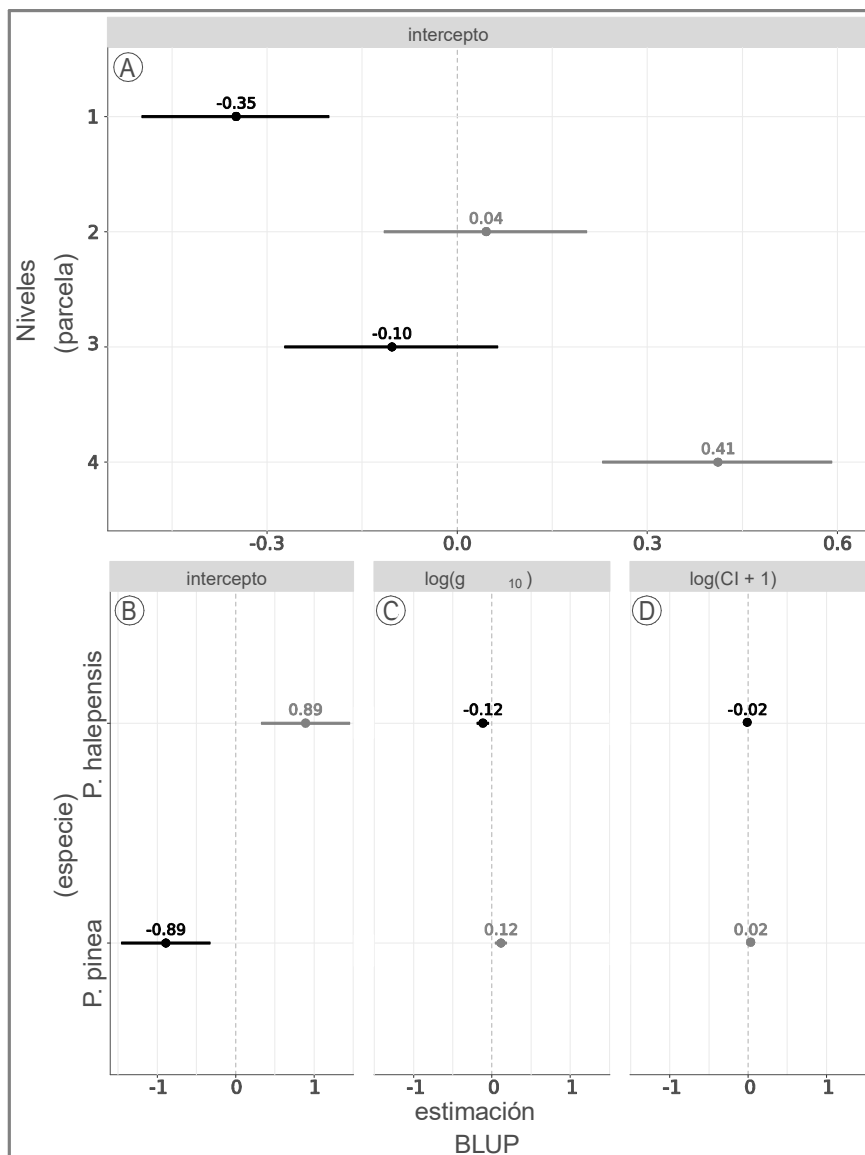
	model	AICc	$\Delta$ AICc	rel.LL	$w_i$
<i>P. halepensis</i>	[5]	<b>58,11</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	<b>0,84</b>
	[9]	62,42	4,30	0,11	0,09
	[8]	64,32	6,20	0,04	0,04
	[6]	65,69	7,57	0,02	0,02
<i>P. pinea</i>	[5]	<b>1,26</b>	<b>0,00</b>	<b>1,00</b>	<b>0,89</b>
	[8]	6,24	4,97	0,08	0,07
	[9]	9,11	7,84	0,02	0,01
	[6]	9,13	7,87	0,02	0,01

El mejor clasificado de los modelos se muestra en negritas. AICc: criterio de información de Akaike corregido para pocas muestras.  $\Delta$ AICc: diferencia entre el menor AICc del conjunto de modelos evaluados y el AICc de cada modelo. rel.LL: *relative likelihood*.  $w_i$ : peso de Akaike.

#### 5.1.4. Respuesta a la competencia

Los parámetros estimados de los modelos [10-13] tuvieron valores intermedios en comparación con los mismos modelos ajustados para las dos especies por separado (ver valores en el Apéndice 2). El ranking de los modelos en términos del AIC mostró que el modelo [10] fue el que mejor expresó la competencia cuando el crecimiento de las dos especies fue modelado de manera conjunta. (AIC=61,6, 73,8, 68,0 y 70,7 para los modelos [10-13] respectivamente). El efecto aleatorio de la especie en el término de la competencia (modelo [14]) no mejoró la verosimilitud (*log-likelihood*) con respecto al modelo [10]. Los

resultados del análisis de la varianza, comparando los modelos [10] y [14] ( $\text{Chisq} (\text{Df} = 3) = 0,2976, \text{Pr}(> \text{Chisq}) 0,9605$ ), apoyaron la hipótesis de que la respuesta a la competencia en las dos especies fue similar. En la Figura 18 se pueden observar las predicciones de los efectos aleatorios de la parcela y la especie (BLUPs, acrónimo en inglés de *Best Linear Unbiased Predictions*), lo que revela diferencias entre las especies solo en sus patrones inherentes de crecimiento; *P. halepensis* presentó un mayor crecimiento promedio que *P. pinea* durante el periodo analizado.



**Figura 18.** Efectos aleatorios estimados (mejores predictores lineales insesgados, BLUP) para el modelo [14]. Efecto aleatorio de la parcela sobre el intercepto (A), Efecto aleatorio de la especie sobre el intercepto (B), el término del tamaño inicial (C) y el término de la competencia (D).



## 5.2. Estudio de la eficiencia de crecimiento

### 5.2.1. Análisis de correspondencia entre las medidas de ocupación

Las regresiones mostraron que todas las medidas de ocupación a nivel de árbol individual estuvieron relacionadas con la medida a nivel de rodal, aunque la fuerza de las relaciones y sus niveles de significación fueron diferentes (Tabla 7).

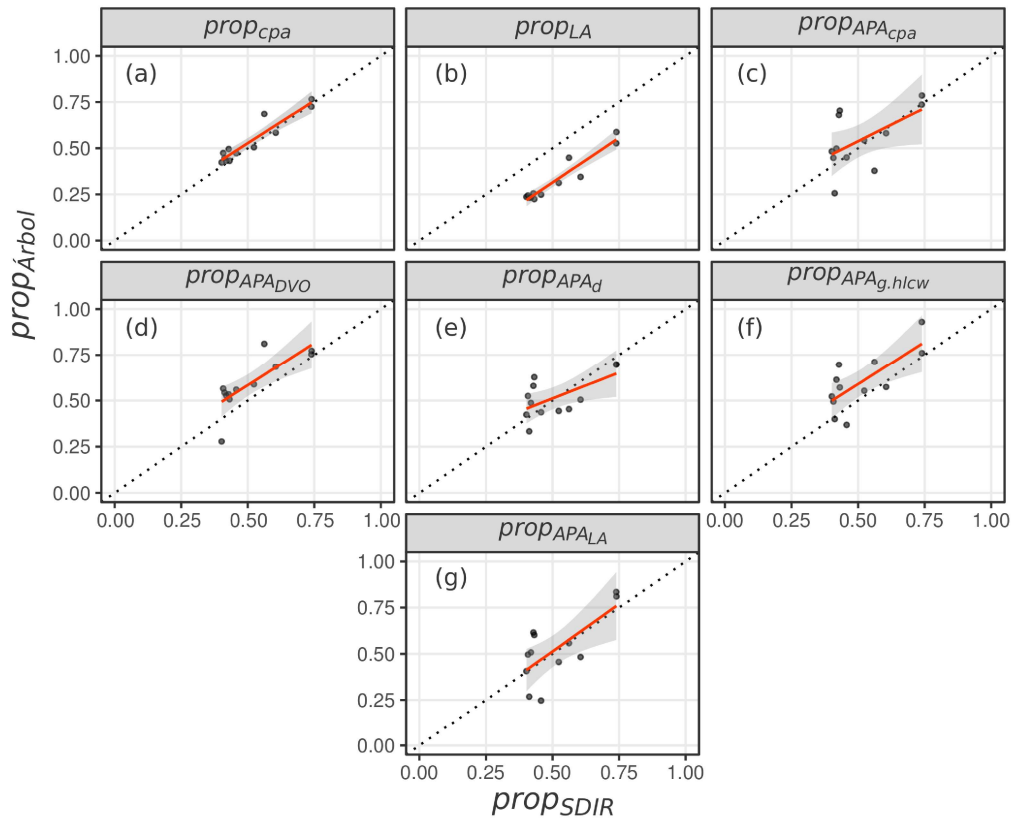
**Tabla 7.** Estadísticos de las relaciones entre las proporciones de mezcla para *P. sylvestris*.

Rodal	Árbol	R <sup>2</sup>	p>R <sup>2</sup>	AIC	p>F-test	Δ	p>Δ
<i>prop<sub>SDIR</sub></i>	<i>prop<sub>LA</sub></i>	0,914	0,000	-39,969	0,000	-0,186	0,000
	<i>prop<sub>cpa</sub></i>	0,888	0,000	-37,579	0,131	0,026	0,055
	<i>prop<sub>APADVO</sub></i>	0,631	0,002	-19,208	0,033	0,083	0,008
	<i>prop<sub>APAg,hlcw</sub></i>	0,542	0,006	-14,773	0,057	0,089	0,015
	<i>prop<sub>APALA</sub></i>	0,507	0,009	-10,576	0,940	0,013	0,725
	<i>prop<sub>APAd</sub></i>	0,394	0,029	-19,318	0,193	0,007	0,819
	<i>prop<sub>APAcpa</sub></i>	0,326	0,052	-10,000	0,496	0,034	0,393

Proporción calculada con el índice de densidad de rodal relativo (*prop<sub>SDIR</sub>*); Proporción calculada con el área foliar (*prop<sub>LA</sub>*), con el área de proyección de copa (*prop<sub>cpa</sub>*), con el área potencialmente disponible sin ponderar (*prop<sub>APADVO</sub>*) y ponderada por: la sección del tronco en la altura de la máxima anchura de copa (*prop<sub>APAg,hlcw</sub>*), el área foliar (*prop<sub>APALA</sub>*), el diámetro a la altura del pecho (*prop<sub>APAd</sub>*) y el área de proyección de copa (*prop<sub>APAcpa</sub>*); R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; *p>F-test*: significación de los F-test para cada relación, que indica si la relación lineal entre las proporciones calculadas con datos de árbol y de rodal se desvían de la línea descrita por la misma relación con intercepto = 0 y pendiente = 1. Δ es la media de las diferencias entre las proporciones y *p>Δ* la significación de sus respectivas pruebas *T*.

La proporción de especies calculada a partir del área foliar presentó la relación más fuerte de todas (en términos de su coeficiente de determinación), seguida por la proporción calculada con el área de proyección de copas. La fuerza de las relaciones de las demás medidas de ocupación a nivel de árbol individual disminuyó considerable, como se puede observar en sus valores de R<sup>2</sup> y del ajuste general de las regresiones (*p>R<sup>2</sup>* o AIC) (Figura 19). Con excepción a las proporciones de especies calculadas a partir de diagramas de Voronoi sin ponderar (*prop<sub>APADVO</sub>*) y a partir del área foliar (*prop<sub>LA</sub>*), las demás medidas

de ocupación a nivel de árbol individual fueron capaces de estimar la proporción de especies sin generar desviaciones significativas respecto de la proporción calculada con la medida de ocupación a nivel de rodal (relaciones insesgadas), aunque sus niveles de significación (esto es, la probabilidad de presentar desviaciones) presentaron diferencias importantes.



**Figura 19.** Comparación entre las proporciones de especie calculadas con datos de ocupación a nivel de árbol y datos de ocupación a nivel de rodal (*SDIR*).  $prop_{SDIR}$ : proporción calculada a partir del *SDIR*; proporciones calculadas con área de proyección de copa (a), el área foliar (b) y el área potencialmente disponible (c-g). La línea de puntos indica un ajuste perfecto (por ejemplo,  $prop_{cpa} = 0 + 1 * prop_{SDIR}$ ). Líneas solidas corresponden a los ajustes reales, con sus respectivos intervalos de confianza. Abreviaciones en la Tabla 7.

En cuanto a la media de las diferencias entre las distintas proporciones ( $\Delta$ ), la proporción calculada con el área foliar mostró las mayores desviaciones, con un valor de -0,186, lo que significa en promedio una proporción de *P. sylvestris* un 18,6% menor que la calculada con el *SDIR*. Por el contrario,  $prop_{APA_d}$ ,  $prop_{APA_{LA}}$  y  $prop_{cpa}$  mostraron las menores diferencias (menores desviaciones), con valores de 0,7, 1,3 y 2,6% respectivamente, diferencias que no fueron significativamente distintas de 0 ( $p > \Delta$ ).

Realizando un análisis integrador de todas las medidas de ocupación a nivel de árbol evaluadas, en la Figura 19 puede observarse que, en cuanto a sesgo y precisión, en estas masas mixtas la proporción de especies calculada con el área de proyección de copa (*cpa*) es la que mejor se aproxima a la proporción estimada con el índice de densidad de rodal relativo, lo que la destaca como la medida de ocupación más adecuada para estudiar los efectos de la mezcla de especies sobre la eficiencia de crecimiento en árboles individuales.

### 5.2.2. Análisis del efecto de la mezcla sobre la eficiencia de crecimiento de árboles individuales

De acuerdo con los resultados del apartado 5.2.1, la eficiencia de crecimiento de los árboles se calculó utilizando al área de proyección de copa como medida de espacio disponible, quedando  $EEC = iv/cpa$  ( $\text{dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

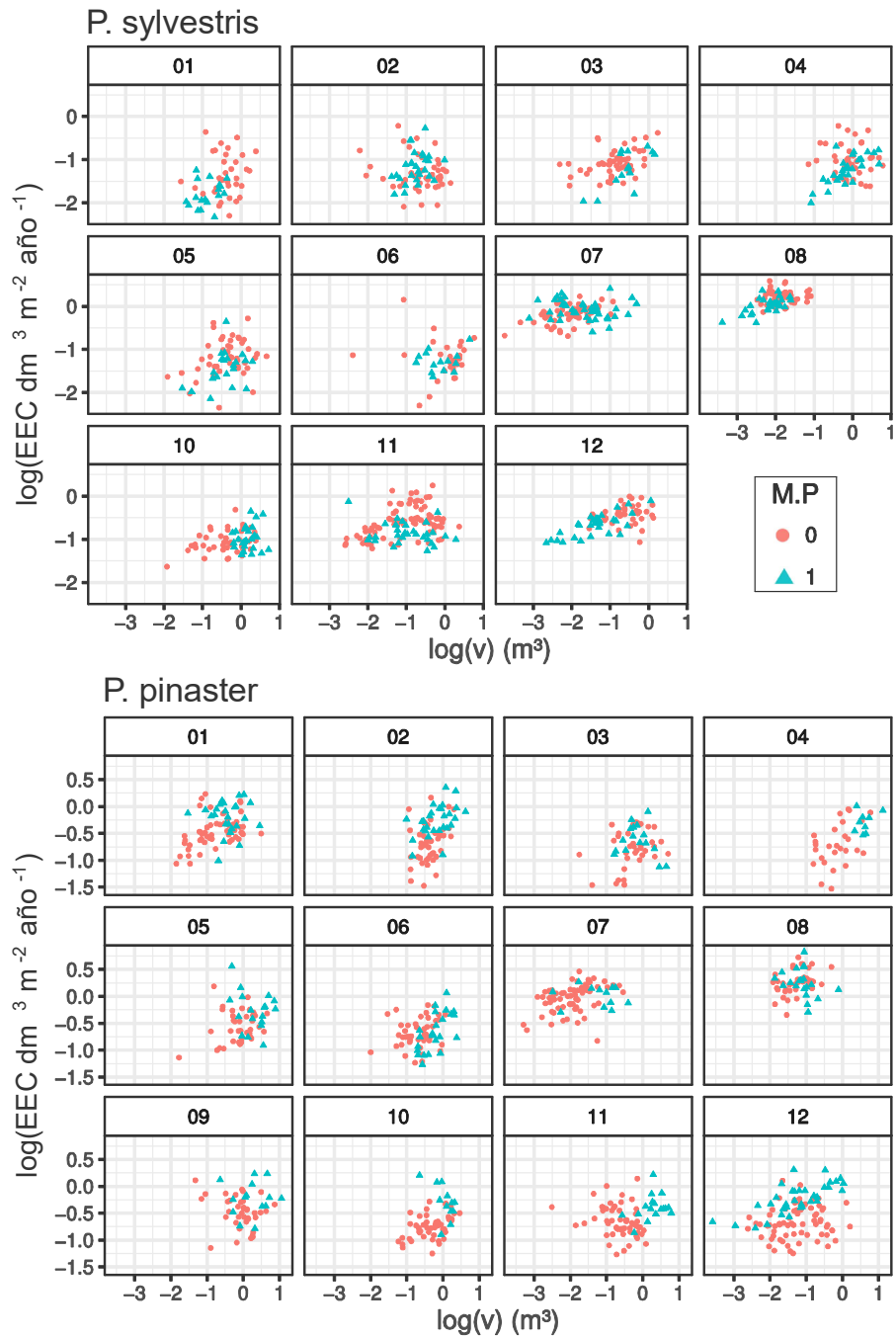
La Tabla 8 resume los valores de las principales variables utilizadas en el análisis de la eficiencia de crecimiento. En promedio, *P. sylvestris* mostró valores de eficiencia un 9% menor en parcelas mixtas respecto de las parcelas puras ( $0,557 \text{ dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $0,509 \text{ dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en parcelas puras y mixtas respectivamente), mientras que *P. pinaster* presentó valores de eficiencia 23% mayores ( $0,663 \text{ dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $0,815 \text{ dm}^3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en parcelas puras y mixtas respectivamente). Tanto en parcelas mixtas como en parcelas puras, *P. pinaster* presentó siempre mayores valores de eficiencia de crecimiento que *P. sylvestris*. El análisis de los valores medios del tamaño (*v*), mantuvo estas diferencias, con árboles de *P. sylvestris* ligeramente más pequeños en parcelas mixtas que en parcelas puras, árboles de *P. pinaster* más grandes en parcelas mixtas y, en general, árboles de *P. pinaster* más grandes que los de *P. sylvestris*. Tanto *EEC* como las variables involucradas en su cálculo (*iv* y *cpa*) presentaron una relación positiva con el tamaño de los árboles (*v*) (Figura 20 y 21), indicando la necesidad de considerar el tamaño de los árboles en el análisis del efecto de la mezcla sobre la eficiencia de crecimiento.

**Tabla 8.** Principales variables utilizadas en el análisis de la eficiencia de crecimiento

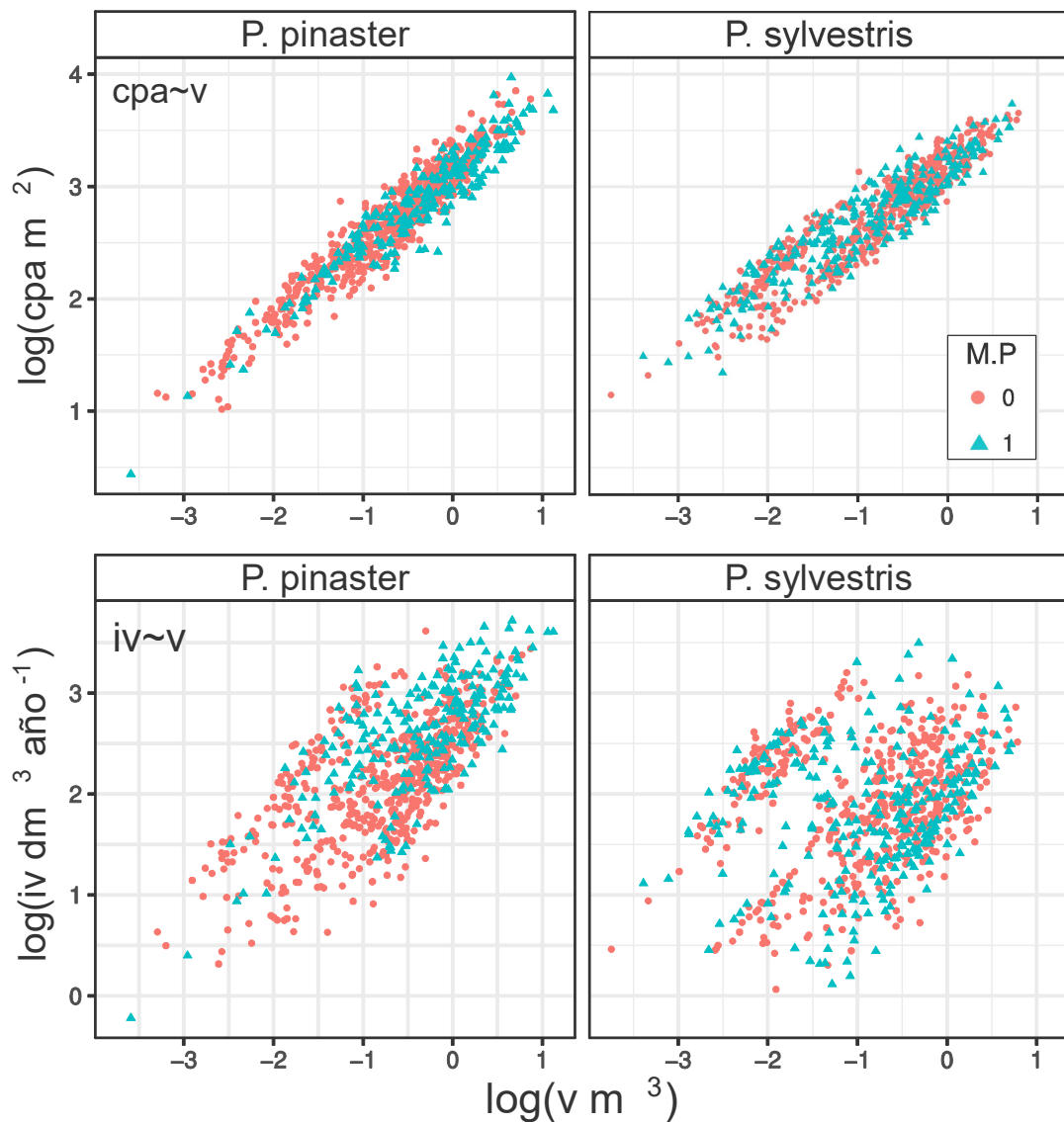
Composición		<i>EEC</i> (dm <sup>3</sup> m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	<i>iv</i> (dm <sup>3</sup> año <sup>-1</sup> )	<i>v</i> (m <sup>3</sup> )	<i>cpa</i> (m <sup>2</sup> )
<i>P. sylvestris</i> pura (n = 520)	min	0,0956	1,0654	0,0236	3,1291
	media	0,5573	8,0666	0,5551	16,3048
	max	1,7990	24,5949	2,1963	38,6590
<i>P. pinaster</i> pura (n = 569)	min	0,2167	1,3711	0,0371	2,7672
	media	0,6634	9,9511	0,5950	15,8722
	max	2,0670	37,1404	2,3838	47,1086
<i>P. sylvestris</i> mixta (n = 280)	min	0,0972	1,1203	0,0338	3,8078
	media	0,5088	7,5523	0,5479	16,4645
	max	1,5134	32,9623	2,0432	41,9278
<i>P. pinaster</i> mixta (n = 229)	min	0,2816	0,8019	0,0275	1,5512
	media	0,8146	15,3186	0,8805	19,4059
	max	2,2881	41,1612	3,0727	53,1224

n: número de árboles; *EEC*: eficiencia de crecimiento del árbol individual; *iv*: incremento periódico medio anual en volumen; *v*: volumen en pie; *cpa*: área de proyección de copa.

En los modelos de la eficiencia, diferentes medidas de competencia fueron utilizadas para cada especie, aunque el fenómeno que representaron fue similar. El análisis del comportamiento de las medidas de competencia dentro de los modelos se llevó a cabo evaluando, primero los valores de factor de inflación de la varianza (VIF) de cada índice de competencia, y luego seleccionando aquel índice que presentase menor correlación con el volumen en pie (*v*). De esta manera, en *P. sylvestris* la medida de competencia seleccionada fue *SDIRL* y en *P. pinaster* el *BAL*. Los índices no utilizados en los modelos resultaron fuertemente correlacionados con el tamaño de los árboles, lo que indica que el volumen en pie incorporó cierta información de la dominancia relativa de los árboles, posiblemente vinculada con la variable de altura involucrada en su cálculo. Los dos índices elegidos para representar la competencia fueron expresiones que representan la competencia asimétrica. Por las mismas razones descritas en el apartado 4.1.2, en todos los casos evitamos evaluar las medidas de competencia simétrica y asimétrica de manera simultánea en los modelos.



**Figura 20.** Eficiencia de crecimiento de los árboles individuales (*EEC*) en función de su tamaño (*v*), para *P. sylvestris* y *P. pinaster*. Las relaciones se grafican de manera separada para cada triplete de estudio (1-12). En *P. sylvestris*, el triplete 9 no fue utilizado en los análisis, debido a que los árboles ubicados en la parcela pura ( $M.P = 0$ ) y en la parcela mixta ( $M.P = 1$ ) presentaron una diferencia de edad mayor a 40 años.



**Figura 21.** Relaciones alométricas entre el tamaño de los árboles ( $v$ ) y las variables involucradas en el cálculo de la eficiencia de crecimiento ( $cpa$  e  $iv$ ) para *P. pinaster* y *P. sylvestris*. Se grafican los datos de todos los tripletes juntos, para árboles ubicados en parcelas puras ( $M.P = 0$ ) y mixtas ( $M.P = 1$ ).

La Tabla 9 muestra los resultados del ajuste del modelo [29] para las dos especies. En general, el modelo de *P. pinaster* presentó un mejor ajuste que el de *P. sylvestris*, con menores niveles de error (RMSE = 0,2697 vs RMSE = 0,3018, para *P. pinaster* y *P. sylvestris* respectivamente). Los valores de ajuste en las dos especies fueron relativamente bajos, y la contribución de los efectos aleatorios generó mejoras importantes en los modelos ( $R_m^2 = 0,1350$  y  $R_c^2 = 0,7358$  en *P. pinaster*;  $R_m^2 = 0,1001$  y  $R_c^2 = 0,8351$  en *P. sylvestris*). No obstante, la mayoría de los efectos fijos presentaron relaciones estadísticamente significativas con la *EEC*. En las dos especies, el término del tamaño de los árboles ( $v$ ) fue significativo y de signo positivo, indicando un incremento en la eficiencia de crecimiento

con el aumento del tamaño de los árboles. El efecto de la competencia (*SDIRL* o *BAL*) fue significativo en las dos especies, de signo positivo e indicando una mayor eficiencia en árboles sujetos a mayores niveles de competencia. El efecto de la variable binaria *M.P* fue significativo en las dos especies, con valores absolutos similares aunque con signos diferentes. Luego de controlado el efecto del tamaño de los árboles y de la competencia, los árboles de *P. sylvestris* ubicados en masas mixtas presentaron, en promedio, valores de eficiencia de crecimiento menores que en masas puras. En el caso de *P. pinaster*, este efecto fue positivo. La interacción  $\log(v) \times M.P$  sin embargo no fue significativa en ninguna de las especies, lo que indica que los cambios en los valores de *EEC* entre parcelas mixtas y puras no pueden atribuirse a modificaciones alométricas relacionadas con efectos de escalado.

**Tabla 9.** Resultados del ajuste de los modelos de eficiencia de crecimiento (*EEC*).

	Efecto	Parámetro	Estimación	Er. Std	p-value	$R_m^2$	$R_c^2$
<i>P. pinaster</i>	<i>Intercepto</i>	$\beta_0$	-0,5994	0,1214	<0,0001	0,1350	0,7358
	$\log(v)$	$\beta_1$	0,2244	0,0521	<0,0001		
	$\log(BAL + 1)$	$\beta_2$	0,0681	0,0206	0,0009		
	<i>M.P</i>	$\beta_3$	0,1829	0,0681	0,0073		
		$\sigma_p^2 intercepto$	0,0213	0,15 (Std.Dv)			
		$\sigma_p^2 \log(vol)$	0,0269	0,16 (Std.Dv)			
		$\sigma_t^2 intercepto$	0,1212	0,35 (Std.Dv)			
		$\sigma_\varepsilon^2$	0,0751	0,27 (Std.Dv)			
<i>P. sylvestris</i>	<i>Intercepto</i>	$\beta_0$	-0,8165	0,1973	<0,0001	0,1001	0,8351
	$\log(v)$	$\beta_1$	0,2385	0,0499	<0,0001		
	$\log(SDIRL + 1)$	$\beta_2$	0,3354	0,1306	0,0102		
	<i>M.P</i>	$\beta_3$	-0,1579	0,0379	<0,0001		
		$\sigma_t^2 intercepto$	0,0175	0,13 (Std.Dv)			
		$\sigma_p^2 \log(v)$	0,4113	0,64 (Std.Dv)			
		$\sigma_\varepsilon^2$	0,0949	0,31 (Std.Dv)			

*p*: efecto aleatorio de la parcela dentro del triplete; *t*: efecto aleatorio del triplete. Er. Std: error estándar. Std.Dv: desviación estándar.  $R_m^2$ : coeficiente de determinación marginal.  $R_c^2$ : coeficiente de determinación condicional. Correlación entre efectos aleatorios del modelo de *EEC* para *P. pinaster* =  $\text{cor}(-0,01)$ .

Para inspeccionar más a fondo la alometría  $EEC = \alpha v^\beta$ , utilizamos la misma estructura del modelo [29] para examinar la alometría entre el  $v$  y las variables que intervienen en el cálculo de la eficiencia de crecimiento (esto es, las relaciones  $iv \propto v$  y  $cpa \propto v$ , Figura 21). Nuestro razonamiento fue que, si  $EEC = iv/cpa$  y  $EEC \propto v^{\beta_{EEC,v}}$ , entonces cualquier cambio en  $\beta_{EEC,v}$  por efecto de la mezcla debería estar relacionado con cambios similares en las relaciones  $iv \propto v^{\beta_{iv,v}}$  y  $cpa \propto v^{\beta_{cpa,v}}$ , de acuerdo con  $iv/cpa \propto v^{\beta_{iv,v} - \beta_{cpa,v}} \propto v^{\beta_{EEC,v}}$ . Razonamientos similares pueden aplicarse para las demás co-variables del modelo [29]. La Tabla 10 resume los resultados de la ecuación [29] adaptada para ajustar las relaciones  $iv \propto v$  y  $cpa \propto v$ , por medio del reemplazo de  $EEC$  por  $iv$  y  $cpa$ , respectivamente.

**Tabla 10.** Parámetros estimados de las relaciones alométricas  $iv \propto v$  y  $cpa \propto v$ .

Relación alométrica	Efecto	Parámetro	Estimación	Error. Std	p-value	$R_m^2$	$R_c^2$	
<i>P. pinaster</i>	<i>Intercepto</i>	$\beta_0$	2,768	0,154	0,000	0,6493	0,9338	
	$\log(v)$	$\beta_1$	0,996	0,048	0,000			
	$iv \propto v$	$\log(BAL + 1)$	$\beta_2$	0,027	0,309	0,930		
		<i>M.P</i>	$\beta_3$	0,110	0,056	0,051		
<i>P. pinaster</i>	<i>Intercepto</i>	$\beta_0$	3,356	0,044	0,000	0,9239	0,9772	
	$\log(v)$	$\beta_1$	0,750	0,015	0,000			
	$cpa \propto v$	$\log(BAL + 1)$	$\beta_2$	-0,052	0,007	0,000		
		<i>M.P</i>	$\beta_3$	-0,058	0,027	0,034		
<i>P. sylvestris</i>	<i>Intercepto</i>	$\beta_0$	2,582	0,219	0,000	0,4416	0,9245	
	$\log(v)$	$\beta_1$	0,818	0,048	0,000			
	$iv \propto v$	$\log(SDIREL + 1)$	$\beta_2$	-0,130	0,124	0,294		
		<i>M.P</i>	$\beta_3$	-0,082	0,036	0,022		
<i>P. sylvestris</i>	<i>Intercepto</i>	$\beta_0$	3,404	0,033	0,000	0,9238	0,9757	
	$\log(v)$	$\beta_1$	0,566	0,016	0,000			
	$cpa \propto v$	$\log(SDIREL + 1)$	$\beta_2$	-0,496	0,035	0,000		
		<i>M.P</i>	$\beta_3$	0,077	0,011	0,000		

Para cada especie, la estructura de efectos aleatorios fue la misma que la descrita en la Tabla 9 en sus respectivos modelos de eficiencia de crecimiento. Se compararon modelos con el efecto de la mezcla (*M.P*), su interacción *M.P* $\times$  $\log(v)$ , y sin ninguna de estas dos variables. Los modelos finales presentes en esta tabla fueron seleccionados por su menor AIC.



En sintonía con la alometría  $EEC = \alpha v^\beta$ , la variable relacionada con la mezcla de especies no modificó la pendiente asociada a  $v$  en las alometrías  $iv \propto v$  y  $cpa \propto v$  de *P. pinaster* o *P. sylvestris* (interacción  $\log(v) \times M.P$  no significativa). De manera similar, en las dos especies los parámetros de las relaciones alométricas  $iv \propto v$  y  $cpa \propto v$  fueron suficientes para explicar el comportamiento de los modelos de eficiencia de crecimiento. Por ejemplo, la relación  $EEC \propto v^{\beta_{iv,v} - \beta_{cpa,v}} \propto v^{\beta_{EEC,v}}$  para *P. pinaster* puede deducirse a partir de los respectivos parámetros estimados de la Tabla 10 (con  $\beta_{iv,v} = 0,996$ ,  $\beta_{cpa,v} = 0,750$  y  $\beta_{EEC,v} = 0,224 \Rightarrow \beta_{iv,v} - \beta_{cpa,v} \approx \beta_{EEC,v} \Rightarrow 0,996 - 0,750 = 0,246 \approx 0,224$ ). Además, la mezcla de especies modificó solo los interceptos de las relaciones alométricas  $iv \propto v$  y  $cpa \propto v$  en ambas especies, en sintonía con los efectos observados en los modelos de eficiencia de crecimiento, lo que permitió rastrear las vías por las cuales la mezcla disminuye la  $EEC$  en *P. sylvestris* y la incrementa en *P. pinaster*.

## 5.3. Estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas

### 5.3.1. Análisis del efecto de mezcla sobre las métricas de copa

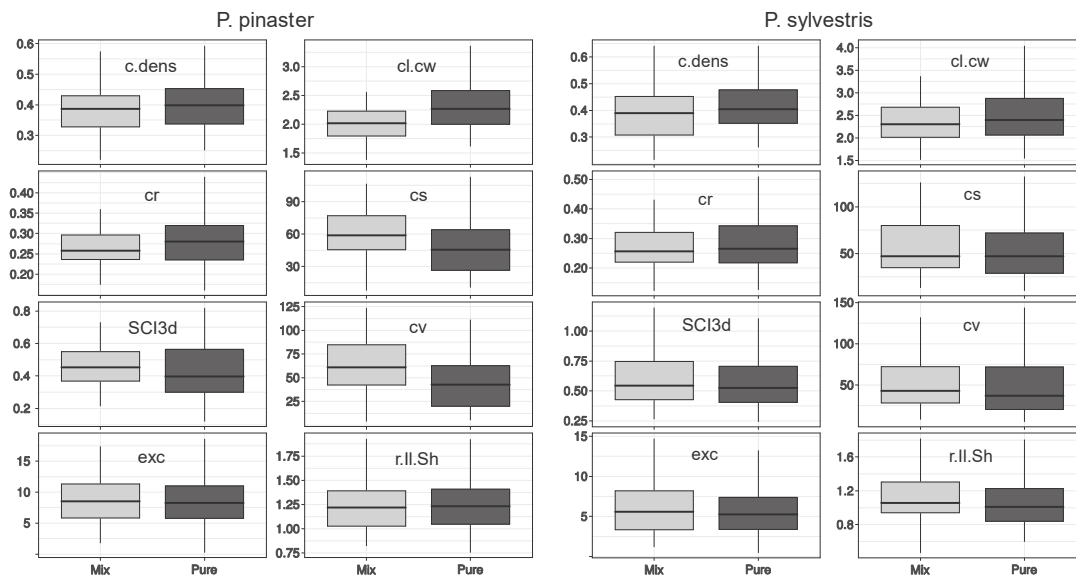
En general, en términos del valor medio y a modo descriptivo, el diámetro a la altura del pecho ( $d$ ) de los árboles en las dos especies fue mayor en parcelas mixtas que en parcelas puras, y *P. pinaster* siempre presentó mayores tamaños que *P. sylvestris* para un mismo tipo de composición del rodal. La Tabla 11 resume las principales variables utilizadas en el análisis del efecto de la mezcla sobre la estructura de las copas. La Figura 22 muestra los diagramas de caja y bigotes de las métricas calculadas; para mejorar la visualización de los diagramas, se aplicó un zoom sobre la zona comprendida entre los valores máximos y mínimos (extremos de los bigotes) de los diagramas. Los diagramas completos, con los valores atípicos incluidos, se pueden observar en el Apéndice 4.

**Tabla 11.** Media (desviación estándar entre paréntesis) de las principales variables utilizadas en el análisis de la estructura de copas.

	<i>P. pinaster</i>		<i>P. sylvestris</i>	
	Pura	Mixta	Pura	Mixta
$d$ (cm)	36,62 (7,71)	41,44 (7,39)	33,20 (7,45)	37,41 (7,04)
$cv$ (m <sup>3</sup> )	46,21 (31,17)	65,62 (35,30)	50,22 (40,65)	56,64 (46,41)
$cs$ (m <sup>2</sup> )	48,02 (26,84)	61,57 (26,88)	56,62 (41,24)	60,92 (44,18)
$cr$	0,28 (0,06)	0,28 (0,08)	0,29 (0,12)	0,28 (0,10)
$cl. cw$	2,33 (0,45)	2,09 (0,50)	2,55 (0,72)	2,39 (0,54)
$r. Il. Sh$	1,28 (0,30)	1,22 (0,25)	1,08 (0,37)	1,11 (0,31)
$c. dens$	0,40 (0,09)	0,39 (0,08)	0,42 (0,09)	0,39 (0,09)
$exc$ (°)	8,65 (4,37)	8,52 (3,81)	5,78 (3,52)	5,91 (3,32)
$CSI3d$	0,43 (0,17)	0,52 (0,28)	0,61 (0,33)	0,62 (0,28)

$d$ : diámetro a la altura del pecho;  $cv$  volumen de copa;  $cs$ : superficie de copa;  $cw$ : razón de copa;  $cl. cw$ : relación longitud de copa-ancho de copa;  $r. Il. Sh$ : relación superficie de copa iluminada-superficie de copa sombreada;  $c. dens$ : densidad de copa;  $exc$ : excentricidad de copa;  $CSI3d$ : índice de captura de espacio.

De manera similar al diámetro, las dos especies presentaron mayor volumen (*cv*) y superficie de copa (*cs*) en rodales mixtos que en puros, aunque esta diferencia fue más acusada en *P. pinaster*. En los rodales puros, *P. sylvestris* presentó mayor volumen de copa que *P. pinaster*. La razón de copa (*cr*) se mantuvo casi intacta entre rodales puros y mixtos para *P. pinaster* y *P. sylvestris*. Aunque con modificaciones menores, la relación longitud de copa – ancho de copa (*cl.cw*) fue mayor en rodales puros que en rodales mixtos para *P. pinaster*, mientras que en *P. sylvestris* ocurrió lo inverso. De este cambio puede deducirse que, parte del incremento en volumen de copa que ocurrió en *P. pinaster* estuvo relacionado con un aumento del diámetro de copa, mientras que en *P. sylvestris* el mismo incremento en volumen ocurrió por un aumento en la longitud de las copas.

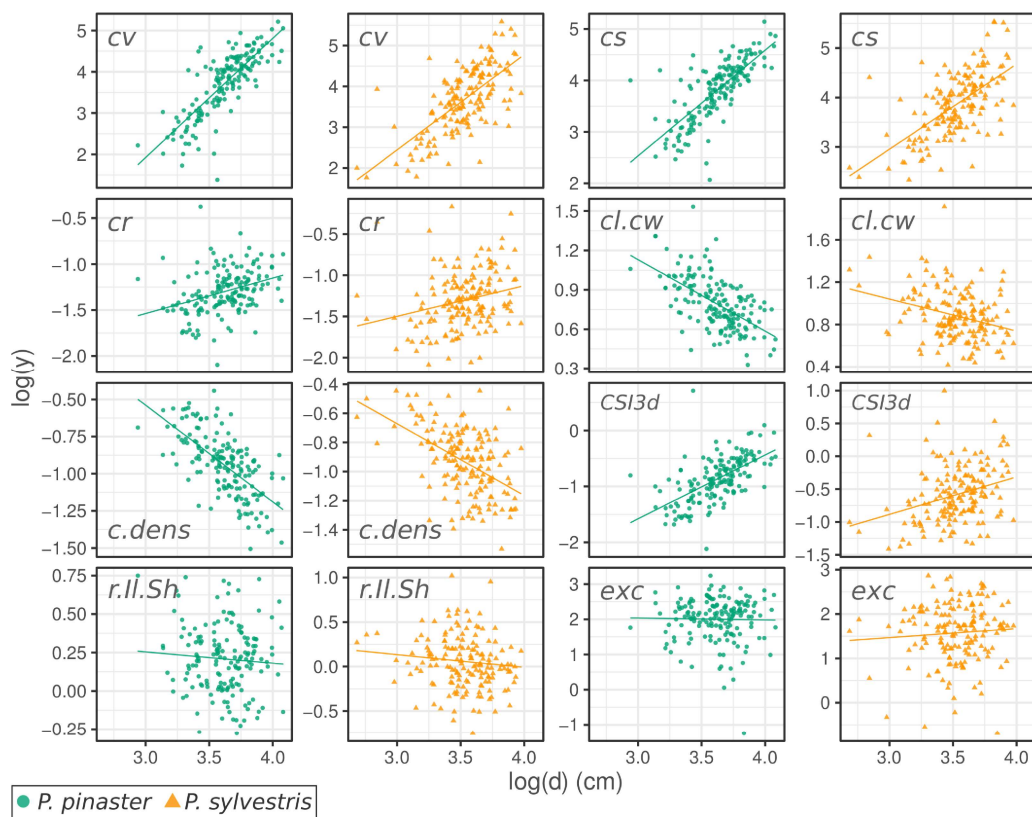


**Figura 22.** Diagramas de caja de las métricas de copa construidas para evaluar el efecto de la mezcla de especies en *P. pinaster* y *P. sylvestris*. En las gráficas individuales, el eje vertical representa la variable escrita en el interior de cada recuadro. *c.dens* (adimensional) densidad de copa; *cl.cw* (adimensional) relación entre el largo y el ancho de copa; *cr* (adimensional) razón de copa; *cs* (m<sup>2</sup>) la superficie de copa; *SCI3d* (adimensional) índice de captura del espacio; *cv* (m<sup>3</sup>) volumen de copa; *exc* (°) excentricidad de copa; *r.II.Sh* (adimensional) relación superficie de copa iluminada-superficie de copa sombreada.

La relación entre superficie la copa iluminada – superficie de copa sombreada (*r.II.Sh*) fue mayor en *P. pinaster* que en *P. sylvestris*. En *P. pinaster* esta relación fue superior a 1 (1,28 y 1,22 en rodales puros y mixtos respectivamente), indicando copas con “forma de ramo” en las que predomina la superficie de copa iluminada, en contraposición con aquellas copas en “forma de escoba”, en la que predomina la copa sombreada (Pretzsch et al. 2017, p. 310).

Por el contrario, *P. sylvestris* presenta proporciones de copa iluminada o sombreadas muy similares, indicando copas con una cantidad de parte sombreada e iluminada proporcionada y relaciones *r.II.Sh* cercanas a 1. La densidad de copas (*c.dens*) no presentó mayores diferencias ni entre especies ni entre rodales puros y mixtos. La excentricidad de la copa (*exc*) fue mayor en *P. pinaster*, posiblemente relacionado con la característica de esta especie de presentar troncos muy torcidos (Sierra-De-Grado et al. 2008), y en ninguna de las especies presentó mayores diferencias entre rodales puros y mixtos. Por último, el índice de captura de espacio (*CSI3d*) fue ligeramente inferior en rodales puros que en rodales mixtos y esta diferencia fue más acusada en *P. pinaster*.

Con excepción de *r.II.Sh* y *exc*, todas las métricas estuvieron relacionadas con el tamaño de los árboles (*d*), con relaciones negativas para *cl.cw* y *c.dens*, y relaciones positivas para las demás métricas (Figura 23).



**Figura 23.** Relaciones entre el logaritmo del diámetro a la altura del pecho ( $\log(d)$ ) y el logaritmo de cada una de las métricas de copa analizadas ( $\log(y)$ ), para *P. pinaster* y *P. sylvestris*. La línea continua en cada gráfica se generó a partir de un ajuste lineal (OLS) sobre la relación  $\log(y) = a + b * \log(d)$  de cada métrica de copa, y evidencia los efectos del tamaño sobre las métricas.

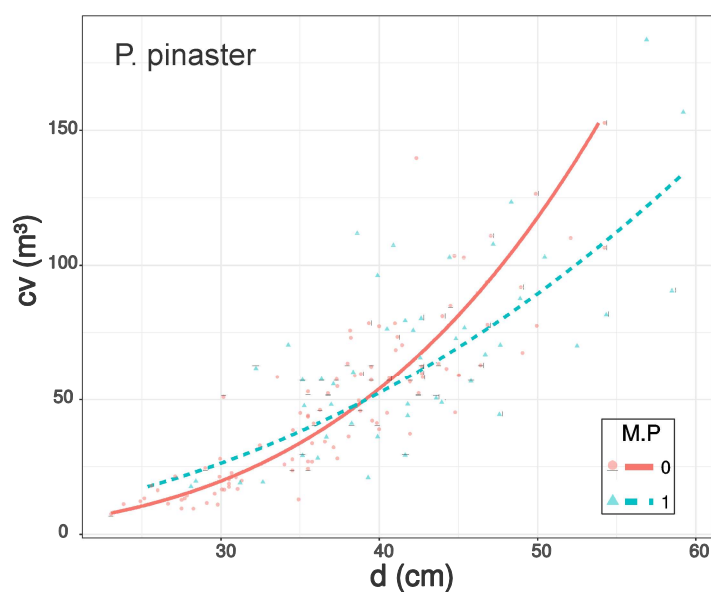
**Tabla 12.** Modelos utilizados para analizar las métricas de copa. En paréntesis, error estándar.

<i>P. pinaster</i>							
<i>Crown.m</i>	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\beta_3$	$R_m^2$	$R_c^2$	RMSE
$\ln(\text{Crown.m}) = \ln(\beta_0) + \beta_1 \ln(d) + \beta_2 M.P + \beta_3 \ln(d)xM.P$							
<i>cv</i>	-8,90(0,58)	3,49(0,16)	4,04(1,23)	-1,10(0,33)	0,77	0,82	0,29
<i>cs</i>	-5,27(0,53)	2,50(0,15)	2,49(1,11)	-0,67(0,30)	0,71	0,73	0,29
<i>cr</i>	-3,68(0,24)	0,64(0,07)	-	-	0,34	0,55	0,14
<i>cl.cw</i>	2,60(0,20)	-0,50(0,05)	-	-	0,36	0,37	0,13
<i>c.dens</i>	1,57(0,20)	-0,69(0,05)	-	-	0,47	0,65	0,11
<i>SCI3d</i>	-5,37(0,38)	1,24(0,11)	-	-	0,46	0,54	0,24
$\text{Crown.m} = \beta_0 + \beta_1 M.P$							
<i>r.II.Sh</i>	1,25(0,03)				0,01	0,06	0,23
<i>exc</i>	8,53(0,67)				0,00	0,10	3,69
<i>P. sylvestris</i>							
<i>Crown.m</i>	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\beta_3$	$R_m^2$	$R_c^2$	RMSE
$\ln(\text{Crown.m}) = \ln(\beta_0) + \beta_1 \ln(d) + \beta_2 M.P + \beta_3 \ln(d)xM.P$							
<i>cv</i>	-7,97(0,53)	3,23(0,15)	-	-	0,76	0,82	0,30
<i>cs</i>	-4,68(0,46)	2,34(0,13)	-	-	0,70	0,71	0,30
<i>cr</i>	-3,42(0,36)	0,59(0,10)	-	-	0,17	0,57	0,23
<i>cl.cw</i>	2,03(0,26)	-0,33(0,07)	-	-	0,12	0,12	0,19
<i>c.dens</i>	0,87(0,22)	-0,52(0,06)	-	-	0,27	0,6	0,13
<i>SCI3d</i>	-2,94(0,46)	0,67(0,13)	-	-	0,16	0,25	0,31
$\text{Crown.m} = \beta_0 + \beta_1 M.P$							
<i>r.II.Sh</i>	1,03(0,03)				0,01	0,03	0,23
<i>exc</i>	5,83(0,70)				0,00	0,20	2,81

Solo se muestran los parámetros que fueron significativos. *c.dens* densidad de copa; *cl.cw* relación entre el largo y el ancho de copa; *cr* razón de copa; *cs* la superficie de copa; *SCI3d* índice de captura del espacio; *cv* volumen de copa; *exc* excentricidad de copa; *r.II.Sh* relación superficie de copa iluminada- superficie de copa sombreada.

En general, los modelos ajustados para *P. sylvestris* presentaron mayores niveles de error, relacionados con una mayor variabilidad asociada a las métricas de copa medidas en esta especie (Tabla 12).

De todas las métricas evaluadas, solo *cv* y *cs* en *P. pinaster* fueron afectadas por la mezcla de especies. El efecto de la mezcla de especies afectó tanto al valor medio como la pendiente de la relación  $cv \propto d$ . Controlado el efecto del tamaño, los efectos de la variable *M.P* indicaron árboles de *P. pinaster* con volúmenes de copa ligeramente mayores en masas mixtas, pero una desaceleración marcada de la relación  $cv \propto d$  (interacción  $dxM.P$  negativa), con los árboles más grandes presentando menores volúmenes de copa en masas mixtas (Figura 24). Dada su estrecha relación con el volumen de la copa, el efecto de la mezcla sobre *cs* en *P. pinaster* fue similar al descrito para *cv*.

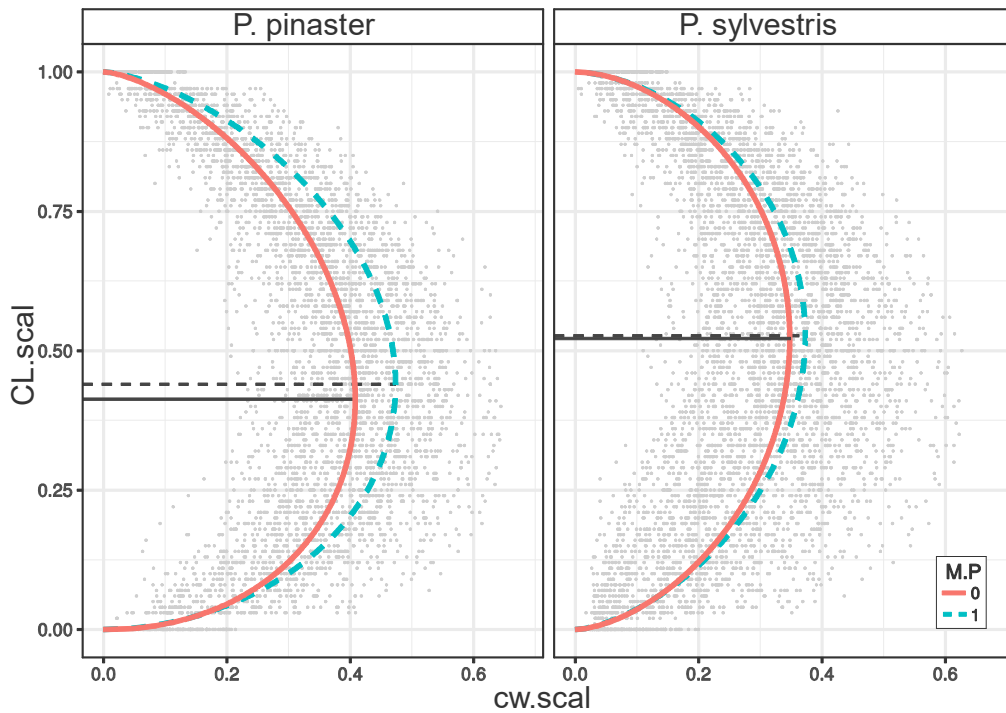


**Figura 24.** Volumen de copa (*cv*) en función del diámetro a la altura del pecho (*d*) en *P. pinaster*. Las curvas muestran el efecto de la mezcla de especies descrito por el modelo de la Tabla 12, con *M.P* = 0 y *M.P* = 1 para árboles en rodales puros y mixtos, respectivamente.

### 5.3.2. Análisis del efecto de mezcla sobre la distribución vertical de las copas

Cuando la distribución *beta* fue ajustada por especie y tipo de mezcla, solo el parámetro de escala  $\beta_0$  mostró diferencias significativas entre parcelas mixtas y puras para las dos

especies (Pura  $\beta_0 = 0.26$  y Mixta  $\beta_0 = 0.28$ ,  $p < 0.000$ , para *P. sylvestris*; Pura  $\beta_0 = 0.31$  y Mixta  $\beta_0 = 0.35$ ,  $p < 0.000$ , para *P. pinaster*), siendo el parámetro  $\beta_0$  siempre superior para *P. pinaster* y evidenciando un ancho de copa máximo relativo mayor para esta especie. Aunque los demás parámetros no mostraron diferencias significativas entre parcelas puras y mixtas ( $\beta_1 = 1.61-1.64$ ,  $\beta_2 = 1.56-1.58$  para *P. sylvestris*;  $\beta_1 = 1.47-1.52$ ,  $\beta_2 = 1.67-1.66$  para *P. pinaster*), sí evidenciaron diferencias entre especies (Figura 25).



**Figura 25.** Curvas generadas con la función *beta* de tres parámetros, ajustada sobre los datos de perfil vertical del ancho de copa en árboles de *P. pinaster* y *P. sylvestris*. La longitud de copa en los perfiles verticales (*CL*) fue re-escalada entre 0 y 1 (donde 0 es la base de la copa y 1 la punta de la copa) y los anchos de copa ( $cw_i$ ) fueron re-escalados dividiéndolos por la longitud de copa original de cada árbol. Las líneas horizontales (continuas y de puntos), indican la posición del modo de la función *beta*, para los perfiles verticales de árboles en rodales puros y mixtos, respectivamente. *CL.scal*: longitud de copa re-escalada. *r.cw*: ancho de copa re-escalado.

El comportamiento general de estos dos parámetros puede interpretarse de la siguiente forma: para  $1 < \beta_1, \beta_2 < 2,5$ , a medida que  $\beta_1$  disminuye, la posición del ancho de copa máximo tiende a desplazarse hacia abajo; lo contrario ocurre si  $\beta_1$  aumenta su valor o incluso excede el valor de  $\beta_2$ . En las dos especies, los parámetros  $\beta_1$  y  $\beta_2$  fueron mayores a 1, generando distribuciones unimodales (Figura 25). En *P. pinaster*, el parámetro  $\beta_1$  fue menor al parámetro  $\beta_2$ , haciendo que el modo de la función  $((\beta_1 - 1)/(\beta_1 + \beta_2 - 2)) = 0,41-$

0,44) tienda a desplazarse hacia abajo, lo que está relacionado con copas posicionando su ancho de copa máximo en su parte baja. Por el contrario, en *P. sylvestris* el parámetro  $\beta_1$  fue ligeramente superior al parámetro  $\beta_2$ , y el modo de la función quedó ubicado en posiciones relativamente más altas dentro de la copa  $((\beta_1 - 1)/(\beta_1 + \beta_2 - 2)=0,52)$ . En esta especie, la similitud entre los parámetros  $\beta_1$  y  $\beta_2$  indicó también distribuciones muy simétricas, con el ancho máximo de copa tendiendo a posicionarse cerca de la mitad de la copa.

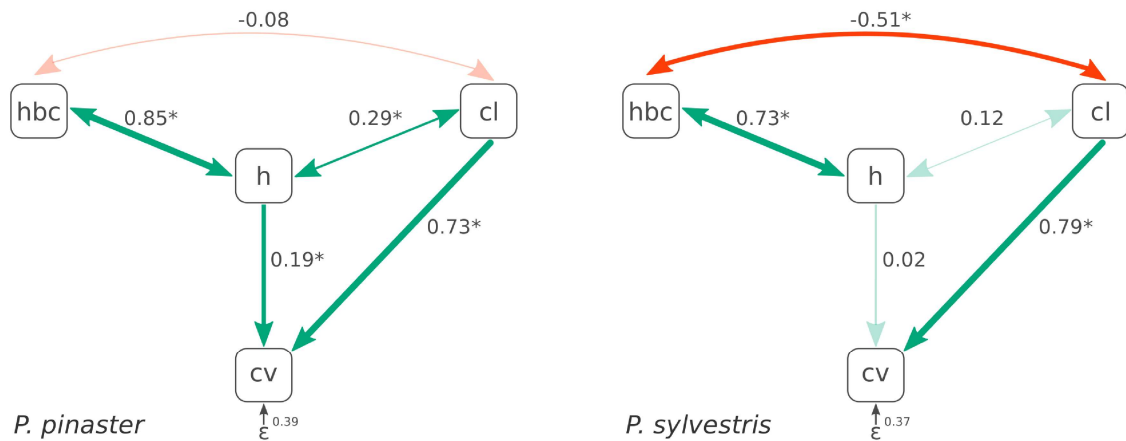
En las dos especies, la mezcla no fue capaz de explicar la variabilidad contenida en los parámetros de las distribuciones *beta* (Tabla 13). Los modelos ajustados para el parámetro de escala  $\beta_0$  en las dos especies mostraron relaciones similares, con un efecto negativo de la relación longitud de copa – ancho de copa (*cl.cw*) (un comportamiento que es de esperar, dado que *cl.cw* tiende a aumentar conforme las copas son menos anchas, o más largas para un diámetro dado) y un efecto positivo de la densidad de copa. El análisis del parámetro  $\beta_1$  en *P. pinaster* indicó que incrementos en la relación *r.II.Sh* tienden a desplazar a la copa hacia abajo (-0,16), y el efecto contrario es originado por el aumento de *cl.cw* (0,10). En *P. sylvestris*,  $\beta_1$  presentó la misma relación que *P. pinaster* con respecto a *r.II.Sh* y además un efecto negativo de la densidad de copa (*c.dens*). En concordancia con  $\beta_1$ , el parámetro  $\beta_2$  estuvo relacionado de manera positiva solo con *r.II.Sh* en *P. pinaster*. En *P. sylvestris*, copas más largas que anchas (*cl.cw*) hacen que  $\beta_2$  disminuya, desplazando el ancho de copa máximo hacia abajo, mientras que un incremento en *c.dens* origina el mismo fenómeno.



**Tabla 13.** Modelos evaluados para analizar el efecto de las métricas de copa y de la mezcla sobre los parámetros de las distribuciones *beta*. Est: parámetro estimado (entre paréntesis su error). Solo se muestran las variables explicativas con parámetros singificativos en el modelo final.

<i>P. pinaster</i>						
Efecto	$\beta_0$		$\beta_1$		$\beta_2$	
	Est(error)	p-value	Est(error)	p-value	Est(error)	p-value
<i>cv</i>	-	-	-	-	-	-
<i>cl.cw</i>	-0,14 (0,01)	0,00	0,10 (0,04)	0,00	-	-
<i>r.II.Sh</i>	-	-	-0,16 (0,05)	0,00	0,12 (0,05)	0,02
<i>c.dens</i>	0,08 (0,03)	0,00	-	-	-	-
<i>exc</i>	-	-	-	-	-	-
<i>M.P</i>	-	-	-	-	-	-
<i>P. sylvestris</i>						
Efecto	$\beta_0$		$\beta_1$		$\beta_2$	
	Est(error)	p-value	Est(error)	p-value	Est(error)	p-value
<i>cv</i>	-	-	-	-	-	-
<i>cl.cw</i>	-0,12 (0,00)	0,00	-	-	-0,07 (0,03)	0,01
<i>r.II.Sh</i>	-	-	-0,33(0,07)	0,00	-	-
<i>c.dens</i>	0,07 (0,03)	0,03	-0,58 (0,29)	0,05	-0,53 (0,17)	0,00
<i>exc</i>	-	-	-	-	-	-
<i>M.P</i>	-	-	-	-	-	-

Los resultados del análisis de senderos (*path analysis*), mostraron que, en las dos especies, la relación entre *cv* y las variables *cl* y *h* fue similar, con el volumen aumentando con la longitud de copa y la altura total. Sin embargo, la forma de ocupar el espacio en el dosel fue particularmente diferente en cada una de las especies. En los diagramas de la Figura 26, las flechas unidireccionales representan los coeficientes de regresión estandarizados de la relación  $cv = \beta_0 + \beta_1 h + \beta_2 cl + \varepsilon$ , mientras que las flechas bi-direccionales representan los coeficientes de correlación entre las variables predictoras de dicha relación.



**Figura 26.** Análisis de senderos para analizar la contribución relativa de diferentes variables sobre el volumen de copa (*cv*) de *P. pinaster* y *P. sylvestris*. Flechas unidireccionales representan coeficientes de regresión estandarizados de la relación  $cv = \beta_0 + \beta_1 h + \beta_2 cl + \varepsilon$ . Flechas bi-direccionales representan coeficientes de correlación. *hbc*: altura a la base de la copa. *h*: altura total. *cl*: longitud de copa.

En *P. pinaster*, los coeficientes de correlación indican una relación positiva y fuerte entre *hbc* y *h*, mientras que la relación entre *h* y la longitud de la copa (*cl*) es positiva y significativa, y los cambios en la longitud de copa se encuentran desacoplados de los cambios de la altura a la base de la copa. Esto indicaría que, las copas *P. pinaster* tienden a ocupar más espacio conforme son capaces de acceder a posiciones dominantes del dosel. En *P. sylvestris*, sin embargo, el incremento del tamaño de las copas se encuentra menos relacionado con el efecto directo de la altura total (coeficiente de regresión no significativo). Sin embargo, tanto la relación significativa (y negativa) entre *hbc* y *cl* como la relación no significativa entre *h* y *cl*, evidencian que los árboles de *P. sylvestris* tienden a ocupar más espacio, no por medio del acceso a posiciones dominantes, sino por un incremento en la profundidad de sus copas, mediado por el efecto indirecto de la disminución de la altura a la base de la copa sobre *cl*.

## 6. Discusión

### 6.1. Estudio de las interacciones entre árboles

El análisis de las interacciones entre *P. pinea* y *P. halepensis*, llevado a cabo en una masa mixta coetánea ubicada fuera del rango natural de ocurrencia de esta mezcla, indicó que los árboles de *P. pinea* y *P. halepensis* interactuaron competitivamente de manera simétrica, por recursos diferentes a la luz, y que las interacciones ocurrieron dentro de un vecindario reducido. Además, el crecimiento de *P. pinea* en la mezcla fue menor, y no estuvo relacionado con un mayor efecto de competencia de la especie acompañante (*P. halepensis*) o con una mayor respuesta a la competencia, sino con su menor tasa intrínseca de crecimiento comparado con *P. halepensis*.

Aunque el estudio se llevó a cabo solo con dos especies y sobre una muestra limitada, creemos que este enfoque fue capaz de proporcionar un marco integral para analizar las interacciones entre las especies. El estudio incluye una determinación apropiada de las medidas de competencia y la evaluación de diferentes hipótesis, utilizando una aproximación de selección de modelos (Anderson 2007). En las dos especies analizadas, el tamaño inicial y las medidas de competencia fueron predictores importantes en los modelos de crecimiento. Aunque existen diferentes maneras de evaluar el desempeño de las medidas de competencia (Burkhardt y Tomé 2012, p. 224), el método utilizado en esta tesis resulta apropiado, ya que el efecto de la competencia se evalúa luego de considerar los efectos de otras variables conocidas por su influencia en el crecimiento, como el tamaño inicial, la productividad o la edad (Tomé y Burkhardt 1989).

La cuantificación adecuada de la competencia resultó ser un paso clave en la modelización del crecimiento, tal como lo demuestran las reducciones en el AIC generadas por las combinaciones finales de parámetros seleccionadas para cada índice de competencia (Apéndice 4). Los resultados muestran que, diferentes medidas robustas que describen la competencia pueden ser optimizadas, en un proceso iterativo, con el fin de encontrar medidas más consistentes. Por ejemplo, en el índice *CI*, el simple conteo de los árboles vecinos en un radio determinado (esto es, manteniendo valores de  $\gamma = 0$  y  $\theta = 0$ ) fue capaz de generar índices de competencia estadísticamente significativos, pero de explicar solo un 23 y 57% de la variabilidad de los mejores modelos de *P. halepensis* y *P. pinea*, respectivamente. Entretanto, con índices de competencia con su estructura óptima (ver

valores óptimos de  $\gamma$  y  $\theta$  en la Tabla 3) se generaron mejores ajustes en los modelos, pero a expensas de conocer el tamaño y la posición de los árboles competidores. De manera similar, cuando estos dos parámetros ( $\gamma$  y  $\theta$ ) fueron iguales a 1, los modelos fueron capaces de explicar alrededor del 36 y el 56 % de la variabilidad explicada por los mejores modelos de *P. halepensis* y *P. pinea*, respectivamente. Estos hallazgos muestran que la información del tamaño y la posición de los vecinos, o un esfuerzo por determinar parámetros  $\gamma$  y  $\theta$  diferentes a 1 pueden ser importantes a la hora de mejorar la capacidad predictiva de los modelos de crecimiento.

Los índices de competencia utilizados en este trabajo proporcionar evidencias empíricas de los efectos de la competencia asimétrica por luz (*KKL*) y los efectos de la competencia simétrica (*CI*), más relacionada con la competencia subterránea (Schwinning y Weiner 1998; Canham et al. 2004; Coomes y Allen 2007; Pretzsch y Biber 2010; del Río et al. 2014). El ranking de pesos de Akaike ( $w_i$ ) respalda la hipótesis de que la competencia simétrica limitó el incremento en área basimétrica más que la competencia asimétrica. Los resultados corroboraron los estudios hechos por Olivari et al. (2014) en el mismo sitio experimental, quien encontró que el incremento en diámetro estuvo principalmente controlado por la disponibilidad de agua en el suelo durante la estación de crecimiento. Los pinos mediterráneos, y particularmente los de este estudio, son especies que demandan mucha luz y están adaptadas a ambientes áridos (Niinemets y Valladares 2006). Como resultado de esto, estas especies presentan crecimiento en altura acelerado para alcanzar rápidamente posiciones superiores en el dosel y así satisfacer sus necesidades mayores de luz (Poorter et al. 2012). Así, pequeñas diferencias en altura inicial o en el desarrollo de crecimiento en altura podrán provocar una fuerte competencia por luz (Pretzsch 2009). Sin embargo, las restricciones del agua, tales como las sequías de verano típicas del mediterráneo, pueden imponer límites en la altura de los árboles mediante una mayor asignación de recursos hacia las raíces (Tilman 1988; Grams y Andersen 2007). Esto podría crear una ocupación completa del espacio subterráneo, pero no del espacio por encima del suelo, lo que podría disminuir la importancia relativa de la competencia por luz. Por otro lado, las características de rodales regulares y coetáneos que pueden reducir las diferencias en los patrones de crecimiento en altura (Pretzsch 2009), combinado con reducciones de la densidad como las de la clara, pueden generar uniformidad y condiciones de menor competencia que también pueden debilitar la competencia asimétrica (Schwinning y Weiner 1998; Larocque et al. 2012; Forrester 2014).

Diferentes índices de competencia con información similar a la usada en este estudio han sido ampliamente utilizados como variables *proxy* de la competencia simétrica y asimétrica en estudios previos (Canham et al. 2004; Coomes y Allen 2007; Pretzsch y Biber 2010; Forrester et al. 2013; Pretzsch y Schütze 2016). En los modelos empíricos de crecimiento de árbol individual, la competencia asimétrica por la luz generalmente se estima utilizando índices de competencia calculados a partir de las alturas de los árboles y el tamaño de sus copas, mientras que la competencia simétrica por recursos del suelo suele estimarse con índices de competencia que utilizan variables como los diámetros de los árboles, la masa de raíces o su profundidad (Pretzsch et al. 2017). Cuando el crecimiento de los árboles individuales está principalmente determinado por la disponibilidad de luz, los índices de competencia que incorporan variables de copa han demostrado superar a aquellos basados en área basimétrica (Bravo et al. 2001). A fin de cuantificar la competencia asimétrica, el índice *KKL* utilizado en este estudio se centró además en el sub-conjunto de los vecinos más altos. Sin embargo, en relación con la hipótesis de partición de materia causada por limitación (*LCMP*), Pretzsch y Biber (2010) señalan que, en sitios pobres o durante periodos muy secos, la competencia puede tornarse más simétrica y un índice de competencia asimétrica determinado puede perder su capacidad predictiva. Dado que la competencia entre los árboles puede posicionarse en cualquier lugar a lo largo del continuo entre competencia completamente simétrica y competencia completamente asimétrica (Schwinning y Weiner 1998), en determinadas situaciones los índices de competencia pueden compartir cierta cantidad de información, como puede observarse en los índices utilizados en este estudio (correlación entre los índices *CI* y *KKL* de 0,49 para *P. pinea* y 0,56 para *P. halepensis*). Sin embargo, dada las grandes diferencias en el desempeño de los modelos construidos para evaluar la competencia simétrica y asimétrica (modelos [5] y [6]), creemos que cada índice fue capaz de capturar información específica relacionada con diversos procesos de competencia. El pobre desempeño del índice *KKL* puede también haber estado relacionado con las relaciones  $d_c \sim d$  disponibles para calcular las variables de copa. Estas relaciones han sido obtenidas en rodales puros y pueden no haber capturado las diferencias de copa reales entre las especies. Tanto en estudios recientes como los resultados del tercer capítulo de esta tesis, indican que la mezcla de especies puede modificar la alometría de copas (Pretzsch y Schütze 2016), volviendo las relaciones alométricas menos precisas para predecir las dimensiones de copa en nuestras parcelas mixtas. Además, la ausencia de modelos de copa para las dos especies de estudio en

España, hizo imposible evaluar, en el índice *KKL*, áreas de sección transversal de copa diferentes de la que se da al máximo ancho de copa.

Los modelos no mejoraron cuando se consideraron efectos de competencia diferentes por parte de cada especie competidora. Los modelos solo con el índice de competencia *CI* (modelo [5]) y sin dividirlo por especies proporcionaron las mejores aproximaciones a los datos disponibles y demostraron la ausencia de efectos de mezcla. Aunque algunos modelos que dividieron por especie los efectos de competencia (modelos [8-9] en *P. pinea* y modelo [8] en *P. halepensis*) revelaron una reducción de la competencia interespecífica (esto es, valores no significativos o menores del coeficiente de regresión de competencia interespecífica en comparación con el coeficiente de competencia intraespecífico), sus desempeños estuvieron muy por debajo del desempeño del modelo [5]. Esto indicó que una medida de la competencia total fue lo más relevante para explicar la competencia en ambas especies, y que dos árboles vecinos del mismo tamaño tuvieron el mismo efecto de competencia, independientemente de la especie. De acuerdo con Jose et al. (2006), la posibilidad de solapamientos en de los requerimientos ecológicos entre las especies es más la regla que la excepción en los sistemas mixtos. Ejemplos de ausencia de efectos de mezcla cuando se combinan especies similares pueden encontrarse en Cavard et al. (2010), Chen et al.(2003) y Collet et al. (2017). Aunque estos sistemas podrían ser fáciles de administrar, relativamente pocos estudios se han enfocado en analizar tanto la productividad como la estabilidad de la composición en mezclas con especies similares (Collet et al. 2014). Aunque existan efectos de mezcla, los rodales mixtos con reducción de la competencia para una de las especies pero no para la otra, pueden no ser fáciles de manejar, dado que se necesitaría un esfuerzo extra para mantener a la especie menos competitiva (Larocque et al. 2012).

Luego de considerar los efectos del tamaño inicial y las características de crecimiento propias de cada especie, *P. halepensis* y *P. pinea* mostraron una respuesta a la competencia similar, lo que significa que las dos especies enfrentan la competencia de manera similar. Sin embargo, durante el periodo de crecimiento analizado, *P. halepensis* creció más rápido que *P. pinea*, y estas diferencias en el crecimiento podrían indicar distintas respuestas a la competencia que nuestros análisis no fueron capaces de detectar. Aunque se ha reportado que los árboles jóvenes de *P. halepensis* se desempeñan mejor que los de *P. pinea* durante el inicio de la primavera, principalmente debido a mayores tasas fotosintéticas (Puértolas et al. 2005) o a un inicio más temprano de su actividad cambial (Lipshchitz et al. 1984), en nuestro estudio, estos rasgos parecen conferir una mayor tasa de crecimiento pero no una

ventaja competitiva para *P. halepensis*. Estos rasgos, sin embargo, podrían originar diferencias en los efectos de competencia que podrán aparecer en estudios futuros al analizar intervalos de crecimiento mayores a los 5 años.

La coexistencia estable requiere necesariamente que las diferencias en los nichos ecológicos excedan las diferencias en la habilidad competitiva de las especies (Mayfield y Levine 2010). Dada la similitud de nichos ecológicos y de habilidades competitivas entre los dos pinos de este estudio, y la menor tasa de crecimiento de *P. pinea*, los resultados sugieren que esta especie podría ser reemplazada por *P. halepensis*, ya que las diferencias en las habilidades competitivas se vuelven más evidentes en el largo plazo. Sin embargo, el proceso de exclusión de especies es un fenómeno muy lento, cuya velocidad generalmente incrementa al aumentar la densidad y se reduce cuando la uniformidad dentro del rodal es alta (Collet et al. 2014). Por lo tanto, evitar que las dos especies exhiban grandes diferencias en su tamaño inicial a través de la generación de rodales regulares podría favorecer a *P. pinea*, con menor tasa de crecimiento, y retrasar la aparición de fenómenos de competencia interespecífica intensos. De esta manera, dos especies que compartan nichos ecológicos y habilidades competitivas similares, pero que sean capaces generar bienes y servicios diferentes, podrían resultar en un sistema ventajoso desde el punto de vista del manejo forestal.

## 6.2. Estudio de la eficiencia de crecimiento

En este estudio se analizaron diferentes medidas de ocupación a nivel de árbol individual, con el fin de seleccionar objetivamente una de ellas, para estudiar el efecto de la mezcla sobre la Eficiencia en el uso del Espacio disponible para el Crecimiento (*EEC*) en árboles individuales. La elección objetiva de una medida de espacio disponible a nivel de árbol individual tuvo como fin evaluar el efecto de la mezcla sobre la productividad de árboles individuales en los mismos términos en los que se evalúa este efecto sobre las especies individuales, a nivel de rodal.

En la mezcla estudiada (*P. pinaster* – *P. sylvestris*), la medida de ocupación que mejor describió el área ocupada por los árboles individuales de cada especie fue el área de proyección de copa (*cpa*). Los resultados de los diferentes análisis mostraron una estrecha relación entre la proporción de especies por área calculada con el *SDI* y la misma medida calculada con el *cpa*. De manera contraria a trabajos anteriores, que desaconsejan su uso como medida de ocupación en masas mixtas (Dirnberger y Sterba 2014; Dirnberger et al. 2017b), en nuestros análisis el *cpa* demostró ser una medida muy precisa, destacándose como una elección razonable para representar el espacio de crecimiento disponible para los árboles individuales de las dos especies.

La sumatoria del área de proyección de copas de los árboles individuales fue suficiente para estimar el nivel de ocupación de las especies, y este fenómeno permite además insinuar algunas particularidades sobre la forma de ocupar el espacio en estos rodales. En mezclas con especies que presentan formas de copa y temperamentos complementarios, pueden ocurrir solapamientos de copas por medio de menores restricciones a su expansión horizontal, fenómeno que depende también de la capacidad de las especies para ocupar espacios disponibles en el dosel (Pretzsch 2014). En consecuencia, la sumatoria del *cpa* puede sobreestimar el nivel de ocupación real de las especies. A nivel de árbol individual, esta diferencia entre el nivel de ocupación real (*ocupación nominal* según Assmann (1970), p. 102) y el nivel de ocupación obtenido a partir del *cpa* se ha denominado grado de desacoplamiento (*degree of disengagement*, Assmann (1970) p. 107). Sin embargo, cuando los árboles crecen rodeados de vecinos con características similares (como en nuestro estudio, con dos especies similares (Poorter et al. 2012)), las posibilidades de solapamiento y entremezclado de copas se reducen (Pretzsch et al. 2017, p. 305) y el grado de desacoplamiento tiende a ser muy bajo. Esto ocurre principalmente por la tendencia de los



árboles de la misma especie (o de especies similares) a ocupar la misma fracción del espacio vertical en el rodal, lo que aumenta la posibilidad de colisiones entre las copas y los procesos de abrasión mecánica (Putz et al. 1984; Hajek et al. 2015). La expresión más evidente de este proceso es el fenómeno de *crown shynnes* (Putz et al. 1984; Fish et al. 2006), manifiesto en la mayoría de nuestras parcelas y más perceptible en los tripletes más viejos (ver sección 3.3.3 y Figura 10). De esta manera, la relación estrecha entre *SDI* y *cpa* estaría indicando además escasos o nulos solapamientos o entremezclados entre las copas de los árboles en las parcelas mixtas.

La estrecha relación entre la sumatoria del *cpa* y el *SDI* también ha quedado evidenciada de manera indirecta en estudios pasados, en donde se intentó estimar la cobertura de copas (como sumatoria del *cpa*) a partir de variables más simples de obtener, como el área basimétrica (*G*) (Cade 1997; Mitchell y Popovich 1997; Gill et al. 2000; McIntosh et al. 2012). En estos estudios, las desviaciones en la cobertura de copas, originadas en los modelos que consideraban a *G* como única variable predictora de  $\sum cpa$ , se redujeron al incorporar como variable explicativa el número de árboles por hectárea (*TPH*), de lo que puede deducirse que, si la cobertura de copas es función del área basimétrica y el número de árboles por hectárea ( $\sum cpa = f(G, TPH)$ ), y  $SDI = f(dg, TPH) \Rightarrow \sum cpa \propto SDI$ .

A diferencia de trabajos anteriores (ver por ejemplo, Pretzsch y Schütze 2005, 2009), en este estudio evitamos utilizar el *cpa* para expresar el tamaño de los árboles en el lado derecho de la ecuación que modela la eficiencia de crecimiento. En contraposición con aquellos estudios, los coeficientes de determinación reportados por nuestros modelos de *EEC* fueron relativamente bajos (ver Tabla 9). Sin embargo, los parámetros de las diferentes variables utilizadas para controlar el efecto del tamaño y de la competencia sobre *EEC* fueron significativos. Este enfoque, además, nos permitió ajustar relaciones alométricas para las variables que intervienen en el cálculo de la *EEC* (*iv* y *cpa*), y de esta manera inspeccionar más a fondo los fenómenos que determinan la productividad de los árboles individuales de las dos especies involucradas en la mezcla.

En nuestros modelos de *EEC*, la mezcla solo afectó el valor medio de la relación en las dos especies, con efectos negativos en *P. sylvestris* y positivos en *P. pinaster*. Sin embargo, el comportamiento de *EEC* en relación a las co-variables utilizadas para estudiarla fue diferente entre las especies. En general, el valor medio de *EEC* en la relación alométrica de *P. pinaster* fue mayor al de *P. sylvestris* ( $e^{\beta_0} = 0,55$  vs  $e^{\beta_0} = 0,44$ , para *P. pinaster* y *P. sylvestris*

respectivamente; Tabla 9), y este fenómeno puede rastrearse a partir del valor medio (intercepto) en las alometrías individuales de *iv* y *cpa* (Tabla 10). En *P. pinaster* el valor del intercepto en la relación alométrica que describe el *iv* fue mayor al observado en *P. sylvestris* ( $e^{\beta_0 iv \propto v} = 15,92$  vs  $13,22$ ), mientras que el intercepto de la relación alométrica que describe al *cpa* fue menor ( $e^{\beta_0 cpa \propto v} = 28,67$  vs  $30,08$ , para *P. pinaster* y *P. sylvestris*, respectivamente). De esta manera, puede apreciarse que la mayor productividad ( $EEC = iv/cpa$  inherente de los árboles de *P. pinaster* en relación a los de *P. sylvestris* ocurre por vía de mayores crecimientos absolutos llevados a cabo sobre menores espacios disponibles (*cpa*). Así, la mayor productividad promedio de *P. pinaster* implicaría, además, que la simple incorporación de individuos de *P. pinaster* en masas puras de *P. sylvestris* en la zona estudiada podría incrementar la productividad del rodal, lo que constituye un efecto de mezcla aditivo.

El tamaño de los árboles (*v*) fue la variable más importante para explicar la eficiencia de crecimiento en volumen (Figuras 19-20), mostrando efectos positivos sobre *EEC* en ambas especies. El exponente alométrico de la relación  $EEC \propto v$  fue ligeramente mayor en *P. sylvestris* ( $\beta_1 EEC \propto v = 0,224$  vs  $0,238$ , *P. pinaster* y *P. sylvestris* respectivamente), señalando que la tasa de incremento en *EEC* conforme los árboles aumentan de tamaño es ligeramente más alta en esta especie. Este fenómeno también puede explicarse analizando las diferencias en el patrón de asignación (*allocation*) observado en las alometrías descritas en la Tabla 10. Un aumento de tamaño determinado estuvo acompañado de tasas de crecimiento mayores en *P. pinaster* ( $\beta_1 iv \propto v = 0,996$  vs  $0,818$ , *P. pinaster* y *P. sylvestris* respectivamente). Sin embargo, conforme los árboles de *P. pinaster* aumentan de tamaño ( $\uparrow v$ ), tienden a ocupar más espacio que los árboles de *P. sylvestris* ( $\beta_1 cpa \propto v = 0,750$  vs  $0,566$ , *P. pinaster* y *P. sylvestris* respectivamente). Así, debido principalmente a las diferencias entre especies en la dinámica de ocupación del espacio, la mayor *EEC* inherente de *P. pinaster* se vería diluida en el tiempo a medida que el rodal se hace más viejo y los árboles aumentan de tamaño y ocupan más espacio.

Las diferencias entre las especies en la dinámica de ocupación del espacio es un aspecto clave en la comprensión de la *EEC* a nivel de árbol individual. La disminución de la eficiencia a medida que los árboles aumentan el tamaño de sus copas es un fenómeno ampliamente estudiado (Assmann 1970; O'Hara 1988; Sterba y Amateis 1998; Webster y Lorimer 2003). Sin importar la medida de espacio disponible utilizada, siempre que el

espacio ocupado aumente de manera más rápida que el incremento en volumen, la *EEC* se verá disminuida (Webster y Lorimer 2003). La menor plasticidad de las copa de *P. sylvestris* (Poorter et al. 2012; Pretzsch 2014) y su consecuente menor tendencia a ocupar espacio horizontal (por medio de una menor asignación del crecimiento hacia las copas, ver coeficiente  $\beta_1$  de la relación  $cpa \propto v$ ), sugieren que la silvicultura puede jugar un rol importante en el incremento de su productividad dentro de estas masas mixtas. Así, una mejora de sus condiciones de crecimiento se traduciría más rápidamente a incrementos del volumen en pie que a incrementos en el tamaño de copa y del espacio ocupado, aumentando así la productividad individual.

La eficiencia de crecimiento resultó ser un fenómeno con una gran variabilidad, y el efecto del tamaño de los árboles fue necesario pero no suficiente para explicarlo. En las dos especies, el aumento de la competencia tiende a incrementar la *EEC*, y este efecto encontró explicaciones en la mayor sensibilidad del área de proyección de copa a la competencia (Tabla 10). Tanto en *P. pinaster* como en *P. sylvestris*, *iv* resultó insensible a la medida de competencia utilizada, posiblemente debido a que el volumen en pie ( $v = f(g, h)$ ) contiene información que suele ser relevante para cuantificar el estatus competitivo de los árboles (Pretzsch 2009, p. 291). Dentro del rango de densidades estudiado, la competencia influyó negativamente tanto la expansión de las copas como el crecimiento, aunque a tasas diferentes, lo que en última instancia repercute de manera positiva sobre la eficiencia de crecimiento. Fenómenos similares pueden encontrarse en trabajos en donde el espacio ocupado fue representado de diversas formas, pero en los que siempre los árboles ubicados en posiciones emergentes (esto es, no dominantes o con mayores niveles de competencia) presentaron mayores valores de *EEC* (Webster y Lorimer 2003; Mainwaring y Maguire 2004; Reid et al. 2004; Berrill y O'Hara 2007). Cabe señalar que, si bien para el rango de situaciones de competencia de este estudio verificamos una relación positiva  $EEC \sim Comp$ , en condiciones de competencia extrema o en árboles fuertemente suprimidos, la reducción del tamaño de la copa asociada a este incremento en la competencia puede tener impactos negativos que, en última instancia, condicionan la supervivencia de los árboles (Sumida et al. 2013).

De manera contraria a nuestra hipótesis de trabajo, la mezcla de especies modificó la *EEC* de los árboles individuales, con efectos opuestos en las especies estudiadas. En igualdad de condiciones, los árboles de *P. pinaster* fueron un 20% más productivos en masas mixtas ( $e^{\beta_3} = 1,20$ , Tabla 9), como consecuencia de un efecto positivo de la mezcla sobre el

crecimiento ( $\beta_{3\ iv\ \alpha\ v}=0.110$ ), de mayor intensidad que el efecto negativo sobre el área de proyección de copa ( $\beta_{3\ cpa\ \alpha\ v}=-0,058$ ). Por el contrario, los árboles de *P. sylvestris* fueron afectados de manera negativa por la mezcla, y aquellos que crecen en masas mixtas presentaron en promedio una productividad un 15% menor ( $e^{\beta_3}= 0,85$ , Tabla 9). Este fenómeno se explica tanto por un efecto positivo de la mezcla sobre el *cpa* ( $\beta_{3\ cpa\ \alpha\ v}=0,077$ ) como por un efecto negativo sobre el crecimiento ( $\beta_{3\ iv\ \alpha\ v}=-0,082$ ). Los efectos de la mezcla sobre *EEC* coinciden parcialmente con las observaciones a nivel de rodal hechas por (Riofrío et al. 2017a, b), que atribuyeron la mayoría de los cambios en la eficiencia a nivel de rodal a los efectos de la mezcla sobre *P. pinaster*, dada la escasa sensibilidad (especie poco plástica) de *P. sylvestris*. Sin embargo, aunque los análisis a nivel de árbol individual pueden arrojar luz acerca de los fenómenos detrás las observaciones a nivel del rodal, los efectos netos de la mezcla a este último nivel dependen fuertemente de las características de las especies involucradas. Así, como en nuestro caso, los efectos de la mezcla, positivos en una especie pero negativos en otra, pueden llegar a cancelarse y generar observaciones diferentes a escalas mayores (Pretzsch et al. 2017, p. 261).

Identificar una medida de ocupación a nivel de árbol individual que se encuentre en sintonía con el *SDI* es el primer paso para calcular la productividad en los mismos términos en los que se calcula esta medida a nivel del rodal. De esta manera, la sumatoria del espacio ocupado por cada uno de los árboles permite el escalado a nivel de la hectárea sin generar sobreestimaciones del espacio ocupado. La necesidad de generar medidas de ocupación que resuelvan este problema ha sido puesta en evidencia en diversos trabajos, en los que se evalúan diferentes metodologías para asignar el espacio entre los árboles individuales (Assmann 1970; O'Hara 1988; Webster y Lorimer 2003; Mainwaring y Maguire 2004; Gspaltl et al. 2012; Dirnberger y Sterba 2014; Dirnberger et al. 2017). Aunque nuestro enfoque nos permitió encontrar una medida capaz de solucionar este problema de escalado, los valores de eficiencia de crecimiento (*EEC*) calculados con ella distan de poder escalarse directamente a la hectárea. Esto es así dado que, para un valor dado de ocupación del suelo, los valores de *EEC* pueden variar de acuerdo a la dominancia relativa de los árboles dentro del rodal (Assmann 1970; Sterba y Amateis 1998; Mainwaring y Maguire 2004; Reid et al. 2004; Berrill y O'Hara 2007). Sumado a esto, en las parcelas mixtas analizadas, la estructura del rodal y la dominancia relativa de las especies estuvieron relacionadas con los incrementos de productividad a nivel del rodal (Riofrío et al. 2017b), poniendo en evidencia

la complejidad de la traducción de la *EEC* observada sobre árboles individuales hacia niveles de organización superiores.

Finalmente, es importante señalar que, aunque los rodales estudiados no fueron gestionados durante los últimos 10 años (período de estudio), algunos de los rasgos observados y su contribución a la caracterización de la *EEC* podrían representar en parte los efectos de la silvicultura pasada y no la capacidad actual de las especies para crecer y apropiarse espacio en estas masas mixtas.

### 6.3. Estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas

En este estudio se encontraron modificaciones en el volumen de copa por efecto de la mezcla de especies. En general, la mayoría de las métricas estudiadas estuvieron relacionadas con el tamaño de los árboles, y quedó demostrada la utilidad de las relaciones alométricas para el control del efecto del tamaño en el estudio de la variabilidad de copas asociada a los efectos de mezcla.

Con el fin de identificar modificaciones en las copas originadas por la mezcla y rasgos que permitan la complementariedad entre especies, se cuantificaron diferentes aspectos de las copas de árboles, en masas adultas puras y mixtas de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, utilizando una herramienta de medición precisa como el escáner laser terrestre (TLS). La información ofrecida por esta herramienta hizo posible cuantificar aspectos muy difíciles de detectar utilizando medidas convencionales como el ancho de la copa proyectada (*cpa*). Esto nos permitió inspeccionar con mayor rigurosidad tanto las diferencias entre las especies como los cambios que ocurren por efectos de la mezcla, y de esta manera ensayar explicaciones posibles detrás de los cambios en la productividad identificados a escalas mayores (Riofrío et al. 2017a, b), y a nivel de árbol individual en esta tesis.

Además de las modificaciones que ocurran como producto del ambiente interespecífico, la caracterización de las copas de cada especie en una mezcla es un aspecto relevante, dado que el arreglo particular de las diferentes especies en el dosel ha sido vinculado con una mayor productividad y variedad de servicios ecosistémicos (Ishii et al. 2004; Hardiman et al. 2011). Una caracterización utilizando múltiples medidas de copa permite, además, observar de qué manera cada una de las especies tiende a ocupar el espacio en el dosel, e inspeccionar su plasticidad. Por ejemplo, en nuestro estudio, el análisis del volumen de copas (*cv*) y de su superficie (*cs*), permite observar que el incremento en *cv* se traduce en aumentos ligeramente superiores de *cs* en *P. pinaster* comparado con *P. sylvestris* (esto es, para un mismo incremento en el volumen de copa, *P. pinaster* es capaz de exponer mayor superficie de copa que *P. sylvestris*, ver Tabla 11-12). Geometrías menos esféricas y más elipsoidales conforme los árboles aumentan sus tamaños, podrían explicar este fenómeno. Sin embargo a medida que los árboles de *P. pinaster* aumentan su tamaño, la relación *cl.cw* tiende a disminuir y sus copas a volverse más esféricas (ver Tabla 12). No obstante, una inspección de los valores del índice de captura del espacio (*CSI3d*) permite explicar el

fenómeno entre  $cv$  y  $cs$ . Este índice fue desarrollado inicialmente por Fleck et al. (2011) para medir el espacio explorado pero “no utilizado” por los árboles (*identations*). Calculado en 3 dimensiones como en nuestro estudio, funciona además como una medida de la rugosidad de las copas (ver forma de cálculo en la sección 4.3.1). De esta manera, para un mismo valor de  $cv$ , los árboles con mayor valor de  $SCI3d$  presentan, esencialmente, mayores rugosidades y, en última instancia, mayores superficies de copa. Así, el mayor aumento de la superficie de copa para *P. pinaster* descrito anteriormente, se verificó por medio de mayores rugosidades a medida sus copas se hacen más voluminosas, y quedó reflejado en los modelos de la Tabla 12, con  $\beta_{1\text{SCI3}} \propto d = 1.24$  vs 0.67 para *P. pinaster* y *P. sylvestris*, respectivamente. Este aspecto adquiere particular relevancia debido a que la superficie de copas ha sido indicada como una variable fuertemente relacionada con el área foliar (Laubhann et al. 2010; Dirnberger et al. 2017a), y a que es una variable de entrada de varios modelos de crecimiento (Weiskittel et al. 2011). Finalmente, el mayor escalado del volumen de copa en *P. pinaster* estuvo también relacionado con un aumento más acelerado de la razón de copa ( $cr$ ) (ver coeficientes de las relaciones alométricas en la Tabla 12). En *P. sylvestris*, con excepción a  $cv$  y  $cs$ , las demás métricas utilizadas para describir las copas de los árboles presentaron siempre efectos del tamaño ( $d$ ) más débiles (menores valores absolutos de sus exponentes alométricos) y ajustes menos precisos (menores  $R_m^2$  y mayores RMSE), lo que se encuentra en sintonía con estudios previos que observaron comportamientos de las dimensiones de copa muy estables en esta especie (Mäkelä y Vanninen 2001). Esta conducta, además, reflejaría una menor tendencia de esta especie a depender de incrementos del tamaño para mejorar la captura de luz por medio del aumento del tamaño de sus copas (ver más adelante en esta discusión).

En cuanto a la medida de excentricidad de las copas ( $exc$ ), su consideración estuvo relacionada al hecho de que el desplazamiento de las copas ha sido descrito como una estrategia adaptativa de varias especies para aclimatare a diferentes escenarios y evitar la competencia (Fleck et al. 2011; Seidel et al. 2011; Pretzsch 2014; Aakala et al. 2016), un comportamiento incluso descrito para *P. sylvestris* en masas puras (Uria-Diez y Pommerening 2017). Sin embargo, en las parcelas de estudio, esta característica pareciera no constituir una estrategia relevante para evitar la competencia interespecífica.

Nuestros análisis indicaron que la mezcla de especies no modificó la distribución vertical del material de las copas, y los parámetros  $\beta_1$  y  $\beta_2$  de las distribuciones *beta* en cada especie fueron similares entre masas mixtas y puras. Es importante señalar que el patrón de

distribución vertical de las copas, descrito en este estudio por las distribuciones *beta*, debe entenderse más como la probabilidad de encontrar ramas de una determinada longitud a una altura determinada, que como una descripción de la “forma real” de las copas. La forma de un sólido de revolución generado a partir de estas distribuciones *beta* puede desviarse considerablemente de la forma real de la copa, sobre todo cuando la rotundidad de la copa a diferentes alturas varía considerablemente (ver por ejemplo, Fleck et al. 2011; Metz et al. 2013; Ferrarese et al. 2015; Hajek et al. 2015; Martin-Ducup et al. 2016, y la Figura 10). A partir del análisis del perfil vertical descrito por las distribuciones *beta* pueden hacerse varias observaciones relativas a cada especie. En general, el comportamiento de la distribución vertical de las copas mantuvo una asociación estrecha con la relación entre la superficie de copa iluminada y sombreada (*r.II.Sh*). Así, el mayor porcentaje de copa iluminada en *P. pinaster* (esto es, un valor de *r.II.Sh* mayor a 1; ver valores de  $\beta_0$  para *r.II.Sh* en la Tabla 12) estuvo relacionado con el ancho de copa máximo posicionándose por debajo de la mitad de la copa (Figura 25). En *P. sylvestris*, la posición del ancho de copa máximo estuvo ubicada en la mitad de la copa, acorde con valores de *r.II.Sh* cercanos a 1.

El valor del coeficiente de escalado ( $\beta_0$ ) en las distribuciones *beta* de *P. pinaster* fue diferente para masas mixtas y puras, indicando que el ancho de copa máximo relativo (esto es, el ancho de copa máximo escalado por el largo de copa) fue mayor en masas mixtas. Este efecto no necesariamente se corresponde con anchos de copa máximos absolutos mayores en masas mixtas, y el fenómeno puede explicarse por medio 1) del efecto negativo del incremento del tamaño (*d*) sobre la relación *cl.cw* y 2) de la presencia de árboles con mayores diámetros a la altura del pecho (*d*) en masas mixtas (ver Tabla 11-12), lo que tiende a posicionar árboles con anchos de copa máximo relativo mayores en masas mixtas.

El comportamiento de las distribuciones *beta* en este estudio se corresponde con el descrito para las dos especies en estudios previos sobre masas puras de *P. pinaster* en Francia y de *P. sylvestris* en Finlandia (Porté et al. 2000; Mäkelä y Vanninen 2001), y la posición del ancho de copa máximo (modo de la función *beta*) dentro de las copas fue ligeramente inferior en *P. pinaster* respecto de *P. sylvestris* (Figura 25). Aunque las diferencias entre especies en relación a la distribución de las hojas dentro de sus copas ha mostrado correspondencia con las diferencias respecto a la tolerancia a la sombra (Horn 1971; Weiskittel et al. 2009; Guisasola et al. 2015), con especies más intolerantes posicionando más material en la parte alta de la copa, la distribución vertical del material las copas



también puede modificarse con la edad de los árboles (Horn 1971; Porté et al. 2000), el tamaño y la altura relativa (Maguire y Bennett 1996; Weiskittel et al. 2009), la densidad (Xu y Harrington 1998) y la composición del rodal (Garber y Maguire 2005). Si bien nuestras distribuciones *beta* podrían indicar a primera vista una mejor tolerancia a la sombra en *P. pinaster* respecto a *P. sylvestris* (en contraposición con las observaciones sobre plántulas hechas por Sanchez-Gomez et al. (2006) y a la clasificación calculada por Poorter et al. (2012)), la tolerancia a la sombra es un fenómeno determinado por múltiples rasgos funcionales, cuyas importancias relativas dependen fuertemente de los factores de estrés presentes, y las diferencias entre especies en estos rasgos pueden disminuir con la edad (Valladares y Niinemets 2008). De esta manera, entendemos que los patrones de distribución vertical de las copas encontrados en este estudio estarían relacionados con mejores condiciones generales de luz para *P. pinaster* y no con una mayor tolerancia a la sombra que *P. sylvestris*. Cabe destacar que, si bien los rodales estudiados no han sido manejados en los últimos 10 años, la silvicultura pasada pudo haber tenido cierto efecto residual sobre la estructura actual de los rodales, de manera que los árboles en posiciones menos favorecidas ya no existan en estas masas, y la variabilidad en la altura relativa puede ser menor a la presente en masas naturales o con menor intensidad de manejo, generando así mejores condiciones de luz en general. Por otro lado, una de las particularidades más importantes de las especies intolerantes a la sombra es la mayor plasticidad de sus rasgos relacionados con mejorar la captura de luz (Valladares y Niinemets 2008). Así, la menor tolerancia a la sombra de *P. pinaster* respecto a *P. sylvestris* descrita en estudios anteriores, y su consecuente superior plasticidad, quedarían en evidencia tanto con la mayor sensibilidad de las dimensiones de sus copas a los cambios en el tamaño (*d*) (mayores valores de escalado en las alometrías y ajustes más precisos; Tabla 12), la respuesta de las dimensiones de sus copas a la competencia interespecífica, como con la fuerte tendencia de esta especie a depender de incrementos en altura para mejorar el tamaño de sus copas (Figura 26).

Las características de ocupación del espacio descritas por el análisis de senderos, estuvieron en consonancia con las preferencias de las dos especies en relación a la disponibilidad de luz, y nos permitió explorar de qué manera pueden ocurrir fenómenos de estratificación vertical en las masas mixtas estudiadas. Mientras que en *P. pinaster* la capacidad para apropiarse del espacio en el dosel, incrementando el volumen de las copas, dependió fuertemente de los aumentos en altura (un comportamiento típico descrito para especies intolerantes a la sombra (Valladares y Niinemets, 2008)), en *P. sylvestris* la tendencia a ocupar mayores espacios en el dosel estuvo fuertemente determinada por la posibilidad de

mantener ramas en la parte baja de la copa (Figura 26). Estos comportamientos ponen en evidencia diferentes mecanismos por los cuales podría existir un mayor uso del espacio del dosel en la mezcla estudiada. Aunque la ocurrencia de estratificación en estas masas mixtas no fue una hipótesis a evaluar en este estudio, los fenómenos de estratificación originados por comportamientos similares a los descritos en nuestros análisis de sendero han sido vinculados con la mayor productividad de los bosques mixtos (Jucker et al. 2015; Williams et al. 2017). No obstante, estas observaciones, hechas en un momento puntual del estado de desarrollo de los árboles y bajo unas condiciones iniciales particulares, deben tomarse con precaución, dado que la ocupación del espacio en el dosel es un proceso dinámico, que puede cambiar con el estado de desarrollo y el estatus social de los árboles (Sumida et al. 2013). De esta manera, los esfuerzos futuros en el estudio de los fenómenos de estratificación deberían considerar tales efectos y ampliar tanto la escala temporal como las condiciones estructurales a evaluar.

El comportamiento del volumen de copa en nuestro estudio estuvo relacionado en cierta medida con las observaciones relativas a la eficiencia de crecimiento de los árboles individuales realizadas en esta tesis. Aunque la mezcla de especies tiene un ligero efecto positivo sobre el valor medio del volumen de copas en *P. pinaster*, la interacción de la mezcla con el tamaño de los árboles fue negativa, y los árboles ubicados en masas mixtas mostraron una mayor restricción a la expansión de sus copas, tendiendo a ocupar espacio (esto es, a aumentar el volumen de sus copas) a una velocidad menor que en masas puras (Figura 24).

De acuerdo con Riofrío et al. (2017b), las principales diferencias estructurales entre las dos especies dentro de las parcelas mixtas de este estudio se encuentran en términos del diámetro a la altura del pecho y del volumen en pie, con escasas diferencias de altura media de los árboles a favor de *P. pinaster*. Así, la disminución en la velocidad de expansión de las copas conforme los árboles de *P. pinaster* en parcelas mixtas se vuelven más grandes (Fig. 24), ocurriría por medio de restricciones impuestas por la especie acompañante (*P. sylvestris*) con la que comparte el estrato superior del dosel.

De manera contraria a estudios anteriores que observaron menores restricciones a la expansión de copas en masa mixtas de especies con arquitectura de copas marcadamente diferentes (Martin-Ducup et al. 2016; Barbeito et al. 2017; Pretzsch et al. 2017 p. 302), nuestros resultados sobre una masa mixta con dos especies de pinos similares mostraron disminuciones en la capacidad de explorar el espacio en la mezcla. De acuerdo con la

hipótesis de la competencia por el espacio entre las copas de árboles mediada por la luz (Koike 1989; Umeki 1995), una menor disponibilidad de luz, generada por las copas de *P. sylvestris*, podría originar el comportamiento observado sobre *P. pinaster* en masas mixtas. Aunque el valor medio de la densidad de copas (*c. dens*) fue similar para las dos especies (Tabla 11), la tasa de disminución en *c. dens* a medida que los árboles aumentan su tamaño fue menor en *P. sylvestris*, generando árboles con mayor capacidad de sombreado en el dosel para esta especie, lo que sugiere una posible explicación al fenómeno. Un mecanismo alternativo, aunque no excluyente, podría ser el aumento de la abrasión mecánica entre las copas, que ocurre entre los árboles en rodales densos a medida que incrementan su altura (Fish et al. 2006). Además, el fenómeno abrasión puede ser mayor a medida que la zona de contacto entre los árboles vecinos aumenta, y las restricciones por abrasión experimentadas por una especie determinada pueden variar considerablemente de acuerdo a la especie competidora considerada (Hajek et al. 2015).

Los árboles de *P. pinaster* ubicados en el extremo superior de la distribución diamétrica y en masa mixtas presentaron menores volúmenes de copa y ocuparon menos espacio que en masas puras. Así, de acuerdo a nuestros resultados, la mayor productividad individual de los árboles de *P. pinaster* ubicados en masas mixtas (apartado 6.2), podría explicarse no por una mayor cosecha de luz (esto es, un aumento del tamaño de sus copas), sino por una cosecha más eficiente, generada por un mejor empaquetamiento de los árboles dominantes en masas mixtas, que ocupan menos espacio total sin que se vean modificadas sus tasas de crecimiento.

## Conclusiones

A continuación, se presentan las conclusiones más importantes originadas a partir de cada uno de los estudios realizados en esta tesis:

- 1- Cualquier cambio en las condiciones del ambiente local originado por la mezcla de especies se traslada en primer lugar al funcionamiento de los árboles en términos de su crecimiento. Nuestros resultados señalan que, en ciertos estadios iniciales de masas mixtas de pinos mediterráneos, el ambiente competitivo no difiere significativamente del que ocurre en ambientes monoespecíficos, y la información del tamaño de los árboles y de su cercanía fue más importante para describir la competencia que la información relacionada con la identidad (especie) de los árboles competidores. La respuesta a la competencia por parte de los árboles tampoco se vio afectada por las condiciones de mezcla.
- 2- La utilización de un esquema con múltiples hipótesis nos permitió definir un marco de análisis integral para identificar el principal recurso por el que compiten los árboles en ciertas masas mixtas. En la mezcla de *P. pinea* y *P. halepensis* los procesos de competencia fueron principalmente simétricos, no relacionados con la competencia por luz.
- 3- En las mezclas estudiadas, el área de proyección de copa (*cpa*) resultó ser la medida del espacio de crecimiento disponible para los árboles individuales mejor correlacionada con el SDI. Su uso para calcular la eficiencia de crecimiento de los árboles individuales permitió analizar el efecto de la mezcla de especies sobre la productividad individual en términos comparables a los análisis del efecto de mezcla sobre la productividad a escala del rodal.
- 4- En las mezclas estudiadas, el tamaño de los árboles constituyó un rasgo conflictivo en el análisis del efecto de mezcla (*confounding factor*). Aunque los efectos de mezcla pasados pueden estar detrás de las diferencias de tamaño actuales observadas en las masas mixtas, para el análisis de los efectos de mezcla presentes, el efecto del tamaño de los árboles debe ser considerado y los análisis basados en modelos de crecimiento y en la teoría alométrica pueden ser muy útiles.

- 5- La mezcla de *P. pinaster* y *P. sylvestris* modificó la productividad de las especies con respecto a las masas puras. El efecto fue positivo para *P. pinaster* y negativo para *P. sylvestris*. El ajuste de relaciones alométricas para las variables que intervinieron en el cálculo de la productividad individual (*EEC*) nos permitió inspeccionar más a fondo los factores (tamaño, competencia y mezcla de especies) a partir de los cuales quedan definidas las diferencias en la productividad entre las especies estudiadas.
- 6- El análisis de múltiples rasgos de las copas de los árboles, cuantificados con una herramienta de precisión como el escáner laser terrestre, permitió analizar de qué manera la mezcla de especies modifica este compartimento del bosque, ensayar posibles explicaciones detrás de los incrementos en la productividad individual observados, y además estudiar rasgos particulares de cada especie capaces generar efectos de mezcla a nivel del rodal. Las aproximaciones para construir diferentes métricas, a partir de información TLS, sin recurrir a supuestos rígidos acerca de la forma de las copas, constituye una propuesta innovadora con vista a futuros trabajos que involucren información de este tipo en el análisis de diferentes hipótesis.
- 7- Las características de ocupación del espacio en el dosel demostraron que *P. pinaster* y *P. sylvestris* siguen estrategias diferentes para ocupar el espacio aéreo. Mientras que *P. pinaster* depende más de los incrementos en altura para aumentar el volumen de sus copas, *P. sylvestris* es capaz de ganar espacio por medio del posicionamiento de ramas en la parte más baja de sus copas.
- 8- Solo *P. pinaster* mostró un efecto de la mezcla sobre sus dimensiones de copa, con menores incrementos en el volumen de copa a medida los árboles se vuelven más grandes. Esta restricción en la capacidad de explorar el espacio en el dosel en los rodales mixtos, sin embargo, no generó disminuciones en las tasas de crecimiento, lo que podría explicar los aumentos de productividad encontrados. El comportamiento de las dimensiones de las copas de *P. sylvestris* resultó muy estable con escasas diferencias entre los rodales puros y mixtos para la mezcla estudiada.

## Conclusions

Below, the main conclusions from each one of the studies carried out in this thesis are presented.

- 1- Any change in local environmental conditions created by the mixture of species will translate, first, into the functioning of the trees in terms of their growth. Our results point out that, at certain developmental stages of Mediterranean pines mixed forests, the competitive environment does not differ significantly from that found in pure forests of the species involved and, the information of the size of and distance to the competitor was more relevant to describe the competition process than competitor's identity. The response to the competition from the target trees was also not affected by the mixing conditions.
- 2- An approach using multiple hypotheses allowed us to define a complete analytic framework able to identify the main resource by which trees compete in some mixed forests. In the mixture of *P. pinea* and *P. halepensis* studied, the main mode of competition was size-symmetric, not related to competition for light.
- 3- In the studied mixtures, crown projection area (*cpa*) was the measure of available growing space for individual trees that best correlated with the SDI. Using *cpa* to compute growing space efficiency of individual trees (*EEC*, equivalent to “individual tree productivity”) allow us to analyze the mixture effect on *EEC* in terms comparable to the analysis of the mixing effect on the productivity at stand level.
- 4- In the studied mixtures, the tree size constitutes a conflict trait in the analyses of mixing effects (i.e. a *confounding factor*). Although the past mixing effects could be behind the current size differences observed in the mixed stands, in the analysis of current mixing effects tree size effects should be taken into account. To deal with this problem, the analyzes based on the allometric theory and the use of growth models can be very useful.
- 5- Taking the pure plots as a reference, the mixture of *P. pinaster* and *P. sylvestris* modified the productivity of the individual trees. The mixture effect was positive for *P. pinaster* and negative for *P. sylvestris*. The fit of allometric relationships on the variables involved in the calculation of the *EEC* (i.e. *iv* and *cpa*) allowed us to

analyze how the *EEC* in the trees of each species was determined by the effects of size, competition and the species mixture in each of these variables.

- 6- The analysis of multiple traits from the tree crowns, quantified with a precision tool as the terrestrial laser scanner, allowed us to analyze how species mixture modified this forest compartment, try possible explanations behind the detected changes in individual tree productivity, and also to study species-specific traits that could generate mixing effects at the stand level. The approach used to quantify different crown metrics, using the TLS data and without resorting to rigid assumptions about the crown shapes, constitutes an innovative proposal in view to future research involving TLS information and the analysis of different hypothesis.
- 7- Analyses showed that *P. pinaster* and *P. sylvestris* followed different strategies to occupy the canopy space. While *P. pinaster* depends on the increments in tree height to increase its crown volume, *P. sylvestris* showed a clear tendency to increase their crown length (and consequently their crown volume) through a deceleration of the crown base recession.
- 8- The mixture modified the crown dimensions only in *P. pinaster*, with smaller increases in crown volume as the trees in mixed plots become larger. This restriction on the ability to explore the space in the canopy in the mixed stands, however, did not generate a decrease in growth rates, which could explain the increases in productivity found. The behavior of crown dimensions in *P. sylvestris* was rather stable, with little differences (statistically not significant) between pure and mixed stands.

## Agradecimientos

Personalmente, creo que es imposible escribir una tesis doctoral completamente solo. Aunque se me olviden algunos nombres, vayan mis más sinceros agradecimientos a todos los que colaboraron en el trajín.

Mi acercamiento a la investigación científica fue fruto de Susana Bologna y Elizabeth Rojas. Mi llegada a España no hubiese sido posible sin la ayuda de Stela Bogino y el apoyo de los amigos de la Dirección de Bosques. Además, muchas personas de Argentina estuvieron detrás de mi decisión de dedicarme todo este tiempo a la investigación científica.

Quiero dar las gracias a mis supervisores, Felipe Bravo y Andrés Bravo, tanto por el apoyo como por las aportaciones fundamentales que hicieron durante el desarrollo de esta tesis doctoral, así como al profesor Robert Schneider y a la Chaire de recherche sur la forêt habitée (UQAR) que fueron imprescindibles en las últimas etapas de la tesis.

Parte de esta tesis doctoral ha sido financiada por el programa de movilidad ERASMUS MUNDUS – PEACE, por los proyectos AGL2014-51964-C2-1-R, AGL2014-51964-C2-2-R y SIMWOOD (CL-PP2), y fundamentalmente por el apoyo del Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid).

Primordiales fueron TODOS los amigos, cuyas aportaciones en el ámbito académico, y sobre todo en el ámbito “recreativo” (☺), fueron DECISIVAS en el desarrollo de las facultades necesarias (y fundamentales) para escribir una tesis doctoral. Ustedes saben que les quiero muchísimo. Si no se enteraron, sépanlo.

A la gran familia Argentina, que hace todo lo necesario para que sienta que están aquí al lado, y a la Española, que se ha ganado una parte de mi corazón (más o menos así, como la mitad) y me hacen sentir como en casa.

Finalmente, quiero agradecer especialmente (quizás sea lo más importante de todo) a Marta Vergarechea, por confiar en mí de manera incondicional y darme todo su apoyo.



## Bibliografía

- Aakala T, Fraver S, D'Amato AW, et al (2013) Influence of competition and age on tree growth in structurally complex old-growth forests in northern Minnesota, USA. For Ecol Manage 308:128–135. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.057>
- Aakala T, Shimatani K, Abe T, et al (2016) Crown asymmetry in high latitude forests: disentangling the directional effects of tree competition and solar radiation. Oikos 125:1035–1043. doi: [10.1111/oik.02858](https://doi.org/10.1111/oik.02858)
- Abad Viñas R, Caudullo G, Oliveira S, de Rigo D (2016a) *Pinus pinea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species, Publication Office of the European Union, Luxembourg. Publ. Off. EU Luxembourg, pp 130–131
- Abad Viñas R, Caudullo G, Oliveira S, de Rigo D (2016b) *Pinus pinaster* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species, Publication Office of the European Union, Luxembourg. Publ. Off. EU Luxembourg, pp 128–129
- Adler D, Murdoch D, others (2018) rgl: 3D Visualization Using OpenGL
- Aldea J, Martínez-Peña F, Romero C, Díaz-Balteiro L (2014) Participatory Goal Programming in Forest Management: An Application Integrating Several Ecosystem Services. Forests 5:3352–3371. doi: [10.3390/f5123352](https://doi.org/10.3390/f5123352)
- Alía Miranda R, del Barrio JM, Sauce Iglesias S, et al (2009) Regiones de procedencia de especies forestales en España. Organismo Autónomo Parques Nacionales
- Anderson DR (2007) Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence. Springer New York
- Assmann E (1970) Principles of forest yield study
- Barbeito I, Dassot M, Bayer D, et al (2017) Terrestrial laser scanning reveals differences in crown structure of *Fagus sylvatica* in mixed vs. pure European forests. For Ecol Manage 405:381–390. doi: [10.1016/j.foreco.2017.09.043](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.043)
- Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. Ann Bot 99:375–407. doi: [10.1093/aob/mcl260](https://doi.org/10.1093/aob/mcl260)
- Barton K (2016) MuMIn: Multi-Model Inference
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. J Stat Softw 67:1–48. doi: [10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01)
- Bayer D, Seifert S, Pretzsch H (2013) Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. Trees 27:1035–1047. doi: [10.1007/s00468-013-0854-4](https://doi.org/10.1007/s00468-013-0854-4)
- Berrill J-P, O'Hara KL (2007) Patterns of leaf area and growing space efficiency in young even-aged and multiaged coast redwood stands. Can J For Res 37:617–626. doi: [10.1139/X06-271](https://doi.org/10.1139/X06-271)

- Bienert A, Scheller S, Keane E, et al (2007) Tree detection and diameter estimations by analysis of forest terrestrial laserscanner point clouds. In: ISPRS workshop on laser scanning. pp 50–55
- Biondi F (1999) Comparing tree-ring chronologies and repeated timber inventories as forest monitoring tools. *Ecol Appl* 9:216–227
- Bravo-Oviedo A, del Río M, Calama R, Valentine HT (2014a) New approaches to modelling cross-sectional area to height allometry in four Mediterranean pine species. *Forestry* 87:399–406. doi: 10.1093/forestry/cpt058
- Bravo-Oviedo A, del Río M, Montero G (2007) Geographic variation and parameter assessment in generalized algebraic difference site index modelling. *For Ecol Manage* 247:107–119. doi: 10.1016/J.FORECO.2007.04.034
- Bravo-Oviedo A, Pretzsch H, Ammer C (2014b) European Mixed Forests: definition and research perspectives. *For Syst* 23:518–533. doi: 10.5424/fs/2014233-06256
- Bravo F, Hann DW, Maguire DA (2001) Impact of competitor species composition on predicting diameter growth and survival rates of Douglas-fir trees in southwestern Oregon. *Can J For Res* 31:2237–2247. doi: 10.1139/x01-164
- Brisson J (2001) Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*. *Can J For Res* 31:2151–2159. doi: 10.1139/cjfr-31-12-2151
- Brown G (1965) Point density in stems per acre. Wellington, New Zealand
- Bunn AG (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26:115–124. doi: 10.1016/j.dendro.2008.01.002
- Burkhart HE, Tomé M (2012) Modeling forest trees and stands. Springer Science & Business Media
- Burton PJ (1993) Some limitations inherent to static indices of plant competition. *Can J For Res* 23:2141–2152
- Cade BS (1997) Comparison of Tree Basal Area and Canopy Cover in Habitat Models: Subalpine Forest. *J Wildl Manage* 61:326–335. doi: 10.2307/3802588
- Calama R, Montero G (2005) Multilevel linear mixed model for tree diameter increment in stone pine (*Pinus pinea*): a calibrating approach. *Silva Fenn* 39:37–54
- Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res* 34:778–787. doi: 10.1139/x03-232
- Cañadas MN, Güemes CG, Garriga E, Montero G (2001) Estimación de la dimensión de copa de los árboles de *Pinus pinea* L. en las masas del sistema central. In: III Congreso Forestal Español
- Castro EB (1997) Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica. GeoPlaneta, Editorial, SA
- Cavard X, Bergeron Y, Chen HYH, Pare D (2010) Mixed-species effect on tree aboveground carbon pools in the east-central boreal forests. *Can J For Res* 40:37–47
- Chen HYH, Klinka K, Mathey A-H, et al (2003) Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Can J For Res* 33:1227–1237

- Coll L, Ameztegui A, Collet C, et al (2018) Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide? For Ecol Manage 407:106–115. doi: 10.1016/j.foreco.2017.10.055
- Collet C, Manso R, Barbeito I (2017) Coexistence, association and competitive ability of *Quercus petraea* and *Quercus robur* seedlings in naturally regenerated mixed stands. For Ecol Manage 390:36–46. doi: 10.1016/j.foreco.2017.01.021
- Collet C, Ningre FF, Barbeito I, et al (2014) Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species. Ann Bot 113:711–719. doi: 10.1093/aob/mct285
- Condés S, Sterba H (2005) Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. For Ecol Manage 217:203–218. doi: 10.1016/j.foreco.2005.06.002
- Coomes DA, Allen RB (2007) Effects of size, competition and altitude on tree growth. J Ecol 95:1084–1097
- Cubbage F, Harou P, Sills E (2007) Policy instruments to enhance multi-functional forest management. For Policy Econ 9:833–851
- Dassot M, Constant T, Fournier M (2011) The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. Ann For Sci 68:959–974. doi: 10.1007/s13595-011-0102-2
- de Luis M, Novak K, Čufar K, Raventós J (2009) Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. Trees - Struct Funct 23:1065–1073. doi: 10.1007/s00468-009-0349-5
- del Río M, Calama R, Cañellas I, et al (2008) Thinning intensity and growth response in SW-European Scots pine stands. Ann For Sci 65:308
- del Río M, Condés S, Pretzsch H (2014) Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. For Ecol Manage 325:90–98
- del Río M, Pretzsch H, Alberdi I, et al (2015) Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. Eur J For Res 135:1–27. doi: 10.1007/s10342-015-0927-6
- del Río M, Sterba H, Miren R, Hubert S (2009) Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. Ann For Sci 66:502
- Dirnberger G, Kumer A-E, Schnur E, Sterba H (2017a) Is leaf area of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and European larch (*Larix decidua* Mill.) affected by mixture proportion and stand density? Ann For Sci 74:8. doi: 10.1007/s13595-016-0614-x
- Dirnberger G, Sterba H, Condés S, et al (2017b) Species proportions by area in mixtures of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Eur J For Res 136:. doi: 10.1007/s10342-016-1017-0
- Dirnberger GF, Sterba H (2014) A comparison of different methods to estimate species

- proportions by area in mixed stands. For *Syst* 23:534–546. doi: 10.5424/fs/2014233-06027
- Ducey MJ (2012) Evergreenness and wood density predict height–diameter scaling in trees of the northeastern United States. For *Ecol Manage* 279:21–26. doi: 10.1016/J.FORECO.2012.04.034
- Durrant TH, De Rigo D, Caudullo G (2016) *Pinus sylvestris* in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species, Publication Office of the European Union, Luxembourg. Publ. Off. EU Luxembourg, pp 132–133
- Faro (2012) Faro Scene 5.0
- Felton A, Nilsson U, Sonesson J, et al (2016) Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio* 45:124–139. doi: 10.1007/s13280-015-0749-2
- Fernández-Sarría A, Martínez L, Velázquez-Martí B, et al (2013) Different methodologies for calculating crown volumes of *Platanus hispanica* trees using terrestrial laser scanner and a comparison with classical dendrometric measurements. *Comput Electron Agric* 90:176–185. doi: <https://doi.org/10.1016/j.compag.2012.09.017>
- Ferrarese J, Affleck D, Seielstad C (2015) Conifer crown profile models from terrestrial laser scanning. *Silva Fenn* 49:1–25. doi: 10.14214/sf.1106
- Fish H, Lieffers VJ, Silins U, Hall RJ (2006) Crown shyness in lodgepole pine stands of varying stand height, density, and site index in the upper foothills of Alberta. *Can J For Res* 36:2104–2111. doi: 10.1139/x06-107
- Fleck S, Mölder I, Jacob M, et al (2011) Comparison of conventional eight-point crown projections with LIDAR-based virtual crown projections in a temperate old-growth forest. *Ann For Sci* 68:1173–1185. doi: 10.1007/s13595-011-0067-1
- Forrester DI (2014) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. For *Ecol Manage* 312:282–292. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.003
- Forrester DI, Benneter A, Bouriaud O, Bauhus J (2017a) Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. *J Ecol* 105:761–774. doi: 10.1111/1365-2745.12704
- Forrester DI, Kohnle U, Albrecht AT, Bauhus J (2013) Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. For *Ecol Manage* 304:233–242. doi: 10.1016/j.foreco.2013.04.038
- Forrester DI, Tachauer IHH, Annighoefer P, et al (2017b) Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. For *Ecol Manage* 396:160–175. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011
- Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The mis-measurement of plant competition. *Funct Ecol* 13:285–287
- Ganatsas P, Thanasis G (2010) *Pinus halepensis* invasion in *Pinus pinea* habitat in Strofylia forest

- (Site of NATURA 2000 network), southern Greece. *J Nat Conserv* 18:106–117. doi: 10.1016/j.jnc.2009.04.006
- Garber SM, Maguire DA (2005) The response of vertical foliage distribution to spacing and species composition in mixed conifer stands in central Oregon. *Ecol Manage* 211:341–355. doi: 10.1016/j.foreco.2005.02.053
- García O (2014) Siplab, a spatial individual-based plant modelling system. *Comput Ecol Softw* 4:215–222
- Gaudio N, Balandier P, Perret S, Ginisty C (2011) Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *For An Int J For Res* 84:187–195. doi: 10.1093/forestry/cpr005
- Gill SJ, Biging GS, Murphy EC (2000) Modeling conifer tree crown radius and estimating canopy cover. *Ecol Manage* 126:405–416. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00113-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00113-9)
- Goldberg DE (1996) Simplifying the study of competition at the individual plant level: consequences of distinguishing between competitive effect and response for forest vegetation management. *NZJ For Sci* 26:19–38
- Goldberg DE, Werner PA (1983) Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *Am J Bot* 1098–1104
- Grams TEE, Andersen CP (2007) Competition for Resources in Trees: Physiological Versus Morphological Plasticity. In: Esser K, Löttge U, Beyschlag W, Murata J (eds) *Progress in Botany*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 356–381
- Grivet D, Climent J, Zabal-Aguirre M, et al (2013) Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Mol Phylogenet Evol* 68:555–566. doi: 10.1016/j.ympev.2013.03.032
- Gspaltl M, Sterba H, O’Hara KL (2012) The relationship between available area efficiency and area exploitation index in an even-Aged coast redwood (*Sequoia sempervirens*) stand. *Forestry* 85:567–577. doi: 10.1093/forestry/cps052
- Guisasola R, Tang X, Bauhus J, Forrester DI (2015) Intra- and inter-specific differences in crown architecture in Chinese subtropical mixed-species forests. *Ecol Manage* 353:164–172. doi: 10.1016/j.foreco.2015.05.029
- Habel K, Grasman R, Gramacy RB, et al (2015) geometry: Mesh Generation and Surface Tesselation
- Hajek P, Seidel D, Leuschner C (2015) Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominant canopy interaction in a temperate mixed forest. *Ecol Manage* 348:108–116. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.019>
- Hardiman BS, Bohrer G, Gough CM, et al (2011) The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology* 92:1818–1827. doi: 10.1890/10-2192.1
- Horn HS (1971) *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press
- Huber MO, Sterba H, Bernhard L (2014) Site conditions and definition of compositional

- proportion modify mixture effects in *Picea abies* - *Abies alba* stands. *Can J For Res* 44:1281–1291. doi: 10.1139/cjfr-2014-0188
- Ishii H, Tanabe S, Hiura T (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Sci* 50:342–355
- Jose S, Williams R, Zamora D (2006) Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *For Ecol Manage* 233:231–239
- Jucker T, Bouriaud O, Coomes DA (2015) Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Funct Ecol* 29:1078–1086. doi: 10.1111/1365-2435.12428
- Kelty MJ (1992) Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. In: *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Springer, pp 125–141
- Kenny DA (2001) *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference*. *Biometrics* 57:989
- Kindermann G (2015) Acre. <https://github.com/GeorgKindermann/acre>
- Koike F (1989) Foliage-Crown Development and Interaction in *Quercus Gilva* and *Q. Acuta*. *J Ecol* 77:92–111
- Kunstler G, Falster D, Coomes DA, et al (2016a) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:204–207
- Kunstler G, Falster D, Coomes DA, et al (2016b) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:1–15. doi: 10.1038/nature16476
- Lafarge T, Pateiro-Lopez B (2017) alphashape3d: Implementation of the 3D Alpha-Shape for the Reconstruction of 3D Sets from a Point Cloud
- Lara W, Bravo F, Sierra CA (2015) measuRing: An R package to measure tree-ring widths from scanned images. *Dendrochronologia* 34:43–50
- Larocque GR, Luckai N, Adhikary SN, et al (2012) Competition theory - science and application in mixed forest stands: review of experimental and modelling methods and suggestions for future research. *Environ Rev* 21:71–84. doi: 10.1139/er-2012-0033
- Laubhann D, Eckmüllner O, Sterba H (2010) Applicability of non-destructive substitutes for leaf area in different stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) focusing on traditional forest crown measures. *For Ecol Manage* 260:1498–1506. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.048>
- Lecigne B, Delagrangé S, Messier C (2018) Exploring trees in three dimensions: VoxR, a novel voxel-based R package dedicated to analysing the complex arrangement of tree crowns. *Ann Bot* 121:589–601. doi: 10.1093/aob/mcx095
- Lecigne B, Delagrangé S, Messier C (2014) VoxR: Metrics extraction of trees from T-LiDAR data
- Liang J, Crowther TW, Picard N, et al (2016a) Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354:aaf8957
- Liang X, Kankare V, Hyyppä J, et al (2016b) Terrestrial laser scanning in forest inventories. *ISPRS J Photogramm Remote Sens* 115:63–77. doi: <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2016.01.006>

- Liphschitz N, Lev-Yadun S, Rosen E, Waisel Y (1984) The annual rhythm of activity of the lateral meristems (cambium and phellogen) in *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *IAWA J* 5:263–274. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Lizarralde I (2008) Dinámica de rodales y competencia en las masas de Pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y Pino negral (*Pinus pinaster* Ait.) de los Sistemas Central e Ibérico meridional. Universidad de Valladolid
- Llorente M, Turrión MB (2010) Microbiological parameters as indicators of soil organic carbon dynamics in relation to different land use management. *Eur J For Res* 129:73–81. doi: 10.1007/s10342-008-0249-z
- Longuetaud F, Piboule A, Wernsdörfer H, Collet C (2013) Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest. *Eur J For Res* 132:621–634. doi: 10.1007/s10342-013-0699-9
- López Marcos D, Martínez-Ruiz C, Turrión Nieves MB, Bravo F (2017) Influencia de la composición del estrato arbóreo en el secuestro de carbono edáfico. In: 7th Spanish Forestry Congress. Plascencia-Spain, p 7CFE01-158
- Lorimer CG (1983) Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *For Ecol Manage* 6:343–360
- Maguire DA, Bennett WS (1996) Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. *Can J For Res* 26:1991–2005. doi: 10.1139/x26-225
- Mainwaring DB, Maguire DA (2004) The effect of local stand structure on growth and growth efficiency in heterogeneous stands of ponderosa pine and lodgepole pine in central Oregon. *Can J For Res* 34:2217–2229. doi: 10.1139/x04-108
- Mäkelä A, Vanninen P (2001) Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes. *Trees* 15:385–392. doi: 10.1007/s004680100118
- Martin-Ducup O, Schneider R, Fournier RA (2016) Response of sugar maple (*Acer saccharum*, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. *For Ecol Manage* 374:20–32. doi: 10.1016/J.FORECO.2016.04.047
- Mauri A, Di Leo M, de Rigo D, Caudullo G (2016) *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. *Eur Atlas For Tree Species*, Publ Off Eur Union, Luxemb 122–123
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol Lett* 13:1085–1093
- McIntosh ACS, Gray AN, Garman SL (2012) Estimating canopy cover from standard forest inventory measurements in western Oregon. *For Sci* 58:154–167
- Metz J, Seidel D, Schall P, et al (2013) Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra- and interspecific competition on tree growth. *For Ecol Manage* 310:275–288. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.014>
- Mitchell JE, Popovich SJ (1997) Effectiveness of basal area for estimating canopy cover of

- ponderosa pine. *For Ecol Manage* 95:45–51. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00002-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00002-9)
- Moore JA, Budelsky CA, Schlesinger RC (1973) A New Index Representing Individual Tree Competitive Status. *Can J For Res* 3:495–500. doi: 10.1139/x73-073
- Moorthy I, Miller JR, Hu B, et al (2007) Extracting tree crown properties from ground-based scanning laser data. In: *Geoscience and Remote Sensing Symposium, 2007. IGARSS 2007. IEEE International*. pp 2830–2832
- Niinemets Ü, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* 76:521–547
- Ninyerola M, Pons X, Roure J (2005) Atlas climático digital de la Península Ibérica: metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Universitat Autònoma de Barcelona, Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia (Unitat de Botànica)
- O'Hara KL (1988) Stand structure and growing space efficiency following thinning in an even-aged Douglas-fir stand. *Can J For Res* 18:859–866. doi: 10.1139/x88-132
- O'Hara KL (2016) What is close-to-nature silviculture in a changing world? *For An Int J For Res* 89:1–6. doi: 10.1093/forestry/cpv043
- Olivar J, Bogino S, Rathgeber C, et al (2014) Thinning has a positive effect on growth dynamics and growth–climate relationships in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Ann For Sci* 71:395–404
- Oliver CD, Larson BC (1990) *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, Inc.
- Papaik MJ, Canham CD (2006) Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forests. *Ecol Appl* 16:1880–1892
- Pommerening A, Maleki K (2014) Differences between competition kernels and traditional size-ratio based competition indices used in forest ecology. *For Ecol Manage* 331:135–143
- Pommerening A, Sánchez Meador AJ (2018) Tamm review: Tree interactions between myth and reality. *For Ecol Manage* 424:164–176. doi: 10.1016/j.foreco.2018.04.051
- Poorter L, Lianes E, Moreno-de Las Heras M, Zavala MA (2012) Architecture of Iberian canopy tree species in relation to wood density, shade tolerance and climate. *Plant Ecol* 213:707–722
- Porté A, Bosc A, Champion C, Loustau D (2000) Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Ann For Sci* 57:73–86. doi: 10.1051/forest:2000110
- Pretzsch H (1995) On the effect of the spatial distribution of trees on the stand growth.[Conference paper, short version]. *Allg Forst-und Jagdzeitung*
- Pretzsch H (2009) *Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model*. Springer Science & Business Media
- Pretzsch H (2014) Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For Ecol Manage* 327:251–264. doi: 10.1016/j.foreco.2014.04.027



- Pretzsch H, Biber P (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can J For Res* 40:370–384. doi: 10.1139/X09-195
- Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J (2017) *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. Springer
- Pretzsch H, Schütze C (2005) Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biol* 7:628–639. doi: 10.1055/s-2005-865965
- Pretzsch H, Schütze G (2009) Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur J For Res* 128:183–204. doi: 10.1007/s10342-008-0215-9
- Pretzsch H, Schütze G (2016) Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *Eur J For Res* 135:1–22
- Puértolas J, Sierra R, Pardos JA (2005) Comportamiento fisiológico de una plantación de *Pinus halepensis* y *Pinus pinea* en un antiguo terreno agrícola. In: IV Congreso Forestal Español
- Puettmann KJ, Coates KD, Messier CC (2012) *A critique of silviculture: managing for complexity*. Island Press
- Pukkala T, Miina J, Palahí M (2002) Thinning response and thinning bias in a young Scots pine stand. *Silva Fenn* 36:827–840
- Purves DW, Lichstein JW, Pacala SW (2007) Crown plasticity and competition for canopy space: A new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS One* 2:. doi: 10.1371/journal.pone.0000870
- Putz FE, Parker GG, Archibald RM (1984) Mechanical Abrasion and Intercrown Spacing. *Am Midl Nat* 112:24–28. doi: 10.2307/2425452
- R Core Team (2018) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*
- Raventós J, De Luis M, Gras MJ, et al (2001) Growth of *Pinus pinea* and *Pinus halepensis* as affected by dryness, marine spray and land use changes in a Mediterranean semiarid ecosystem. *Dendrochronologia* 19:211–220
- Reid DEB, Lieffers VJ, Silins U (2004) Growth and crown efficiency of height repressed lodgepole pine; are suppressed trees more efficient? *Trees* 18:390–398. doi: 10.1007/s00468-003-0317-4
- Reineke LH (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forests
- Riofrío J, del Río M, Bravo F (2017a) Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *For An Int J For Res* 90:381–392. doi: 10.1093/forestry/cpw056
- Riofrío J, del Río M, Pretzsch H, Bravo F (2017b) Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. *For Ecol Manage* 405:219–228. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.036
- Rodríguez P, Broto M (2003) Ecuaciones de volumen comercial para las principales especies

- maderables de Castilla y León. Junta Castilla y León CESEFOR Soria, España 40
- Rojo A, Montero G (1996) El pino silvestre en la Sierra de Guardarrama. MAPA, Madrid (Spain)
- Rouvinen S, Kuuluvainen T (1997) Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Can J For Res* 27:890–902. doi: 10.1139/x97-012
- Ruano I, Rodríguez-García E, Bravo F (2013) Effects of pre-commercial thinning on growth and reproduction in post-fire regeneration of *Pinus halepensis* Mill. *Ann For Sci* 70:357–366. doi: 10.1007/s13595-013-0271-2
- San-Miguel-Ayanz J, de Rigo D, Caudullo G, et al (2016) European atlas of forest tree species
- Sanchez-Gomez D, Valladares F, Zavala M (2006) Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiol* 26:1425–1433. doi: 10.1093/treephys/26.11.1425
- Schwinning S, Weiner J (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113:447–455. doi: 10.1007/s004420050397
- Seidel D, Ammer C, Puettmann K (2015a) Describing forest canopy gaps efficiently, accurately, and objectively: New prospects through the use of terrestrial laser scanning. *Agric For Meteorol* 213:23–32. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.06.006>
- Seidel D, Hoffmann N, Ehbrecht M, et al (2015b) How neighborhood affects tree diameter increment - New insights from terrestrial laser scanning and some methodical considerations. *For Ecol Manage* 336:119–128. doi: 10.1016/j.foreco.2014.10.020
- Seidel D, Leuschner C, Müller A, Krause B (2011) Crown plasticity in mixed forests-Quantifying asymmetry as a measure of competition using terrestrial laser scanning. *For Ecol Manage* 261:2123–2132. doi: 10.1016/j.foreco.2011.03.008
- Serrada R (2008) Apuntes de selvicultura. Servicio de Publicaciones. EUIT Forestal. Madrid, España
- Serrada R, Montero G, Reque JA (2008) Compendio de selvicultura aplicada en España. 1177
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) A quantitative analysis of plant form;the pipe model theory,1. *JAPANESE J Ecol* 14:97–105. doi: 10.18960/seitai.14.3\_97
- Sierra-De-Grado R, Pando V, Martínez-Zurimendi P, et al (2008) Biomechanical differences in the stem straightening process among *Pinus pinaster* provenances. A new approach for early selection of stem straightness. *Tree Physiol* 28:835–846. doi: 10.1093/treephys/28.6.835
- Silva CA, Crookston NL, Hudak AT, et al (2017) rLiDAR: LiDAR Data Processing and Visualization
- Sterba H, Amateis RL (1998) Crown efficiency in a loblolly pine (*Pinus taeda*) spacing experiment. *Can J For Res* 28:1344–1351. doi: 10.1139/x98-115
- Sterba H, del Rio M, Brunner A, Condes S (2014) Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. Mixed stands. *For Syst* 23:547–559. doi: 10.5424/fs/2014233-06051

- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* 5:537–542. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01797-0
- Sumida A, Miyaura T, Torii H (2013) Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged *Chamaecyparis obtusa* stand. *Tree Physiol* 33:106–118. doi: 10.1093/treephys/tps127
- Tilman D (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton, University Press
- Tomé M, Burkhart HE (1989) Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *For Sci* 35:816–831
- Toromani E, Pasho E, Alla AQ, et al (2015) Radial growth responses of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. forests to climate variability in Western Albania. *Geochronometria* 42:91–99. doi: 10.1515/geochr-2015-0012
- Turner R (2018) *deldir: Delaunay Triangulation and Dirichlet (Voronoi) Tessellation*
- Umeki K (1995) Modeling the relationship between the asymmetry in crown display and local environment. *Ecol Modell* 82:11–20. doi: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)00081-R](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)00081-R)
- Uria-Diez J, Pommerening A (2017) Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors. *Ecol Modell* 356:117–126. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2017.03.018
- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* 176:749–763. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:237–257. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506
- Vilà M, Carrillo-Gavilán A, Vayreda J, et al (2013) Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. *PLoS One* 8:. doi: 10.1371/journal.pone.0053530
- Vogt DR, Murrell DJ, Stoll P (2010) Testing Spatial Theories of Plant Coexistence: No Consistent Differences in Intra- and Interspecific Interaction Distances. *Am Nat* 175:73–84. doi: 10.1086/648556
- von Oheimb G, Lang AC, Bruelheide H, et al (2011) Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: The role of local neighbourhood competition. *For Ecol Manage* 261:499–507. doi: 10.1016/j.foreco.2010.10.035
- Wang D, Brunner J, Ma Z, et al (2018) Separating Tree Photosynthetic and Non-Photosynthetic Components from Point Cloud Data Using Dynamic Segment Merging. *Forests* 9:
- Waring R, Newman K, Bell J (1981) Efficiency of Tree Crowns and Stemwood Production at Different Canopy Leaf Densities. *For An Int J For Res* 54:129–137. doi: 10.1093/forestry/54.2.129
- Waskiewicz J, Kenefic L, Weiskittel A, Seymour R (2013) Refurbishment Cycle S an D Th E

Managemen T O F. 298:71–81

- Webster CR, Lorimer CG (2003) Comparative growing space efficiency of four tree species in mixed conifer–hardwood forests. For Ecol Manage 177:361–377. doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00394-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00394-8)
- Weiskittel AR, Hann DW, Kershaw Jr JA, Vanclay JK (2011) Forest growth and yield modeling. John Wiley & Sons
- Weiskittel AR, Kershaw JA, Hofmeyer P V, Seymour RS (2009) Species differences in total and vertical distribution of branch- and tree-level leaf area for the five primary conifer species in Maine, USA. For Ecol Manage 258:1695–1703. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.035>
- Weston S, Calaway R (2015) Getting Started with doParallel and foreach. Available <https://cran.r-project.org/web/packages/doparallel/vignettes/gettingstartedparallel.pdf>
- Williams LJ, Paquette A, Cavender-Bares J, et al (2017) Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. Nat Ecol Evol 1:1–13. doi: 10.1038/s41559-016-0063
- Xu M, Harrington TB (1998) Foliage biomass distribution of loblolly pine as affected by tree dominance, crown size, and stand characteristics. Can J For Res 28:887–892. doi: 10.1139/x98-060
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, et al (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R

## Apéndice 1

Descripción de las parcelas puras y mixtas en los tripletes escaneados para el estudio del efecto de la mezcla sobre la estructura de copas. Las variables se presentan por especie en parcelas puras (**-puro**) y parcelas mixtas (**-mixto**).

Triplete		P. sylvestris-puro	P. pinaster-puro	P. sylvestris-mixto	P. pinaster-mixto
1	N (árboles ha <sup>-1</sup> )	780	481	226	227
	G (m <sup>2</sup> h <sup>-1</sup> )	50,26	58,36	19,66	30,24
	dg (cm)	28,64	39,28	33,21	41,19
	ho (m)	18,70	19,17	18,09	18,10
	Edad (años)	100	118	118	113
	SI	20,00	17,40	17,00	16,84
	2	N (árboles ha <sup>-1</sup> )	537	382	424
G (m <sup>2</sup> h <sup>-1</sup> )		55,87	42,02	39,23	23,01
dg (cm)		36,37	37,41	34,29	47,95
ho (m)		25,21	22,45	26,70	26,94
Edad (años)		122	130	135	133
SI		23,00	19,40	23,00	23,02
3		N (árboles ha <sup>-1</sup> )	636	541	327
	G (m <sup>2</sup> h <sup>-1</sup> )	52,77	66,52	25,80	39,19
	dg (cm)	32,48	39,53	31,70	44,16
	ho (m)	24,01	20,87	22,63	25,47
	Edad (años)	126	108	138	140
	SI	23,00	19,90	20,00	21,23
	4	N (árboles ha <sup>-1</sup> )	411	637	226
G (m <sup>2</sup> h <sup>-1</sup> )		49,73	52,25	21,74	35,90
dg (cm)		39,25	32,32	34,97	36,69
ho (m)		23,27	17,87	22,38	21,32
Edad (años)		136	109	123	133
SI		20,00	16,98	20,00	18,22
5		N (árboles ha <sup>-1</sup> )	611	710	355
	G (m <sup>2</sup> h <sup>-1</sup> )	52,55	70,29	46,03	20,72
	dg (cm)	33,10	35,50	40,63	37,81
	ho (m)	23,00	21,40	24,25	25,75
	Edad (años)	103	116	112	119
	SI	23,00	19,63	23,00	23,30

SI: índice de sitio medido como altura dominante (m) a la edad de 100 años, basado en las curvas de calidad de Rojo and Montero (1996) y (Bravo-Oviedo et al. (2007), para *P. sylvestris* y *P. pinaster*, respectivamente.

## Apéndice 2

Ecuaciones de los modelos utilizados en el Estudio de las interacciones entre árboles.

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(CI_{il} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [5]$$

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(KKL_{il} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [6]$$

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(CI_{il,piha} + 1) + \beta_3 \log(CI_{il,pipin} + 1) + \beta_4 \log(CI_{il,all\_ot} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [8]$$

$$\log(ig_{il}) = (\beta_0 + u_{0,l}) + \beta_1 \log(g_{10_{il}}) + \beta_2 \log(KKL_{il,piha} + 1) + \beta_3 \log(KKL_{il,pipin} + 1) + \beta_4 \log(KKL_{il,all\_ot} + 1) + \varepsilon_{il} \quad [9]$$

Las ecuaciones [10-13] son variantes de las ecuaciones [5-6, 8-9], en las que se incluyó un efecto aleatorio cruza de la especie (no anidado en la parcela), con dos niveles (*P. pinea* y *P. halepensis*), afectando al intercepto y al término de tamaño inicial de los árboles.

<i>Pinus halepensis</i>					
Modelo	Efecto	Parámetro	Estimación	Error. Std.	p-value
ecuación [5]	Intercepto	$\beta_0$	1.5773	0.5036	0.0024
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.5087	0.0781	<0.0001
	$\log(CI_{il} + 1)$	$\beta_2$	-0.3028	0.0845	<0.0006
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.2576	-	-
		$\sigma_\varepsilon^2$	0.3000	-	-
ecuación [6]	Intercepto	$\beta_0$	0.9003	0.4463	0.0470
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.5746	0.0777	<0.0001
	$\log(KKL_{il} + 1)$	$\beta_2$	-0.4329	0.2070	0.0397
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.3159	-	-
		$\sigma_\varepsilon^2$	0.3114	-	-
ecuación [8]	Intercepto	$\beta_0$	0.9888	0.4921	0.0478
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.5994	0.0794	<0.0001
	$\log(CI_{il,piha} + 1)$	$\beta_2$	-0.1847	0.0679	0.0081
	$\log(CI_{il,pipin} + 1)$	$\beta_3$	0	-	-
	$\log(CI_{il,all\_ot} + 1)$	$\beta_4$	0	-	-
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.2730	-	-
	$\sigma_\varepsilon^2$	0.3021	-	-	
ecuación [9]	Intercepto	$\beta_0$	1.1826	0.4845	0.0169
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.5264	0.0815	<0.0001
	$\log(KKL_{il,piha} + 1)$	$\beta_2$	-0.5111	0.2045	0.0146
	$\log(KKL_{il,pipin} + 1)$	$\beta_3$	-2.9136	1.0131	0.0052
	$\log(KKL_{il,all\_ot} + 1)$	$\beta_4$	0	-	-
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.2977	-	-
	$\sigma_\varepsilon^2$	0.2932	-	-	

<i>Pinus pinea</i>					
Modelo	Efecto	Parámetro	Estimación	Error. Std.	p-value
ecuación [5]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.7744	0.0583	<0.0001
	$\log(CI_{il} + 1)$	$\beta_2$	-0.2354	0.0533	<0.0001
		$\sigma_u^2$ <i>intercepto</i>	0.2769	-	-
		$\sigma_\varepsilon^2$	0.2066	-	-
ecuación [6]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.6842	0.0729	<0.0001
	$\log(KKL_{il} + 1)$	$\beta_2$	-0.4944	0.1533	0.0019
		$\sigma_u^2$ <i>intercepto</i>	0.2828	-	-
		$\sigma_\varepsilon^2$	0.2181	-	-
ecuación [8]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.7960	0.060	<0.0001
	$\log(CI_{il,piha} + 1)$	$\beta_2$	-0.1690	0.0705	0.0194
	$\log(CI_{il,pipin} + 1)$	$\beta_3$	-0.1965	0.0489	0.0002
	$\log(CI_{il,all\_ot} + 1)$	$\beta_4$	0	-	-
		$\sigma_u^2$ <i>intercepto</i>	0.2736	-	-
	$\sigma_\varepsilon^2$	0.2070	-	-	
ecuación [9]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.6678	0.0720	<0.0001
	$\log(KKL_{il,piha} + 1)$	$\beta_2$	0	-	-
	$\log(KKL_{il,pipin} + 1)$	$\beta_3$	-0.7927	0.2088	0.0003
	$\log(KKL_{il,all\_ot} + 1)$	$\beta_4$	0	-	-
		$\sigma_u^2$ <i>intercepto</i>	0.2885	-	-
	$\sigma_\varepsilon^2$	0.2106	-	-	

<i>Pinus halepensis</i> y <i>P. pinea</i>					
Modelo	Efecto	Parámetro	Estimación	Error. Std	p-value
ecuación [10]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.6500	0.0941	<0.0001
	$\log(CI_{il} + 1)$	$\beta_2$	-0.2527	0.04913	<0.0001
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.0834	-	-
		$\sigma_v^2 intercepto$	0.7626	-	-
		$\sigma_v^2 \log(g_{10})$	0.0132	-	-
		$\sigma_\varepsilon^2$	0.0677	-	-
ecuación [11]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.6317	0.0637	<0.0001
	$\log(KKL_{il} + 1)$	$\beta_2$	-0.4722	0.1320	0.0004
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.0993	-	-
		$\sigma_v^2 intercepto$	0.2142	-	-
		$\sigma_v^2 \log(g_{10})$	0.0025	-	-
		$\sigma_\varepsilon^2$	0.0736	-	-
ecuación [12]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.6980	0.0835	<0.0001
	$\log(CI_{il,piha} + 1)$	$\beta_2$	-0.1653	0.0463	0.0004
	$\log(CI_{il,pipin} + 1)$	$\beta_3$	-0.2043	0.0493	<0.0001
	$\log(CI_{il,all\_ot} + 1)$	$\beta_4$	0	-	-
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.08523	-	-
		$\sigma_v^2 intercepto$	0.5528	-	-
		$\sigma_v^2 \log(g_{10})$	0.0093	-	-
	$\sigma_\varepsilon^2$	0.0688	-	-	
ecuación [13]	Intercepto	$\beta_0$	0	-	-
	$\log(g_{10_{il}})$	$\beta_1$	0.6118	0.0556	<0.0001
	$\log(KKL_{il,piha} + 1)$	$\beta_2$	-0.3838	0.1355	0.0052
	$\log(KKL_{il,pipin} + 1)$	$\beta_3$	-0.9962	0.2314	<0.0001
	$\log(KKL_{il,all\_ot} + 1)$	$\beta_4$	0	-	-
		$\sigma_u^2 intercepto$	0.0965	-	-
		$\sigma_v^2 intercepto$	0.0971	-	-
		$\sigma_v^2 \log(g_{10})$	0.0007	-	-
	$\sigma_\varepsilon^2$	0.0704	-	-	



Resultado del análisis de la varianza entre el modelo [10] y el modelo [14]. Estos son dos modelos anidados. El modelo 14, el efecto aleatorio de la especie se expandió para afectar el término de la competencia ( $\log(CI + 1)$ ).

	Df	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Chi	Df	Pr(>Chisq)
LMer9	8	60.654	85.256	-22.327	44.654				
LMer13	11	66.357	100.184	-22.178	44.357	0.2976		3	0.9605

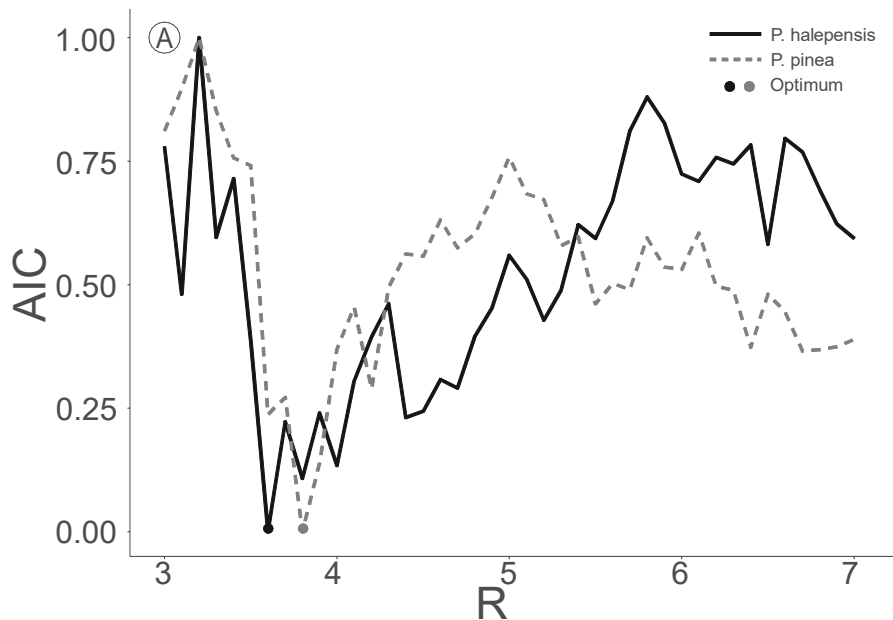
## Apéndice 3

Reducciones en el criterio de información Akaike (AIC) generadas por las variaciones en los parámetros  $R$  (A),  $\gamma$  (B) y  $\theta$  (C) del índice de competencia  $CI$ . Para representar líneas de las dos especies en el mismo panel, los valores de AIC para cada especie se escalaron con relación a su valor máximo, creando un índice de 0 a 1 donde los límites representaban el AIC mínimo y máximo observados para cada parámetro en particular. El eje x incluye valores probados para cada parámetro, manteniendo los otros parámetros en valores óptimos.

$$\log(ig_u) = (\beta_0 + \mu_{0i}) + \beta_1 \log(g_{10_i}) + \sum_{j=1}^n \beta_k \left( \frac{d_j^{0.2}}{dist_{ij}^1} \right) + \epsilon_{iu} \quad \text{P. halepensis}$$

$$\log(ig_i) = (\beta_0 + \mu_{0i}) + \beta_1 \log(g_{10_i}) + \sum_{j=1}^n \beta_k \left( \frac{d_j^{0.8}}{dist_{ij}^{2.4}} \right) + \epsilon_{iu} \quad \text{P. pinea}$$

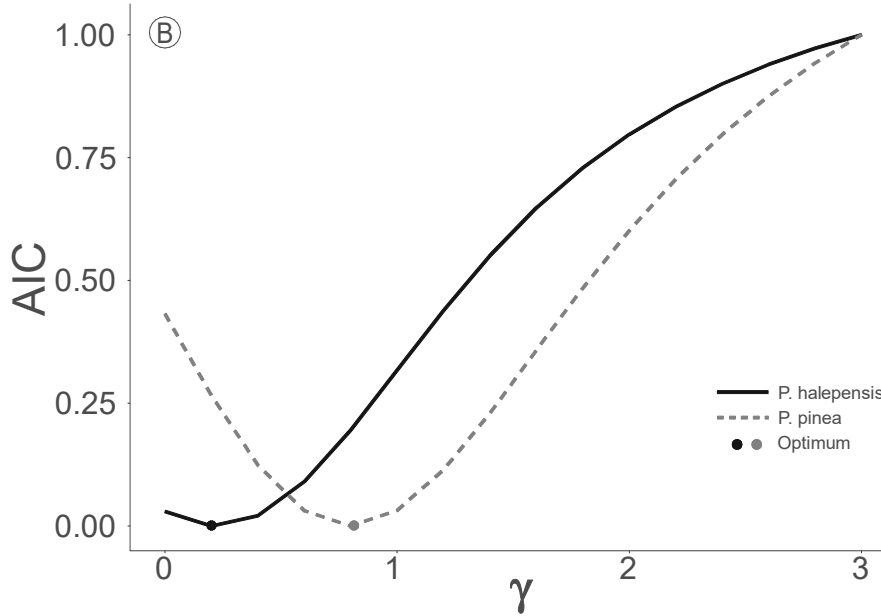
$R = 3..7$



$$\log(ig_u) = (\beta_0 + \mu_{0i}) + \beta_1 \log(g_{10_i}) + \sum_{j=1}^n \beta_k \left( \frac{d_j^{0...3}}{dist_{ij}^1} \right) + \varepsilon_u \quad \text{P. halepensis}$$

$$\log(ig_i) = (\beta_0 + \mu_{0i}) + \beta_1 \log(g_{10_i}) + \sum_{j=1}^n \beta_k \left( \frac{d_j^{0...3}}{dist_{ij}^{2,4}} \right) + \varepsilon_u \quad \text{P. pinea}$$

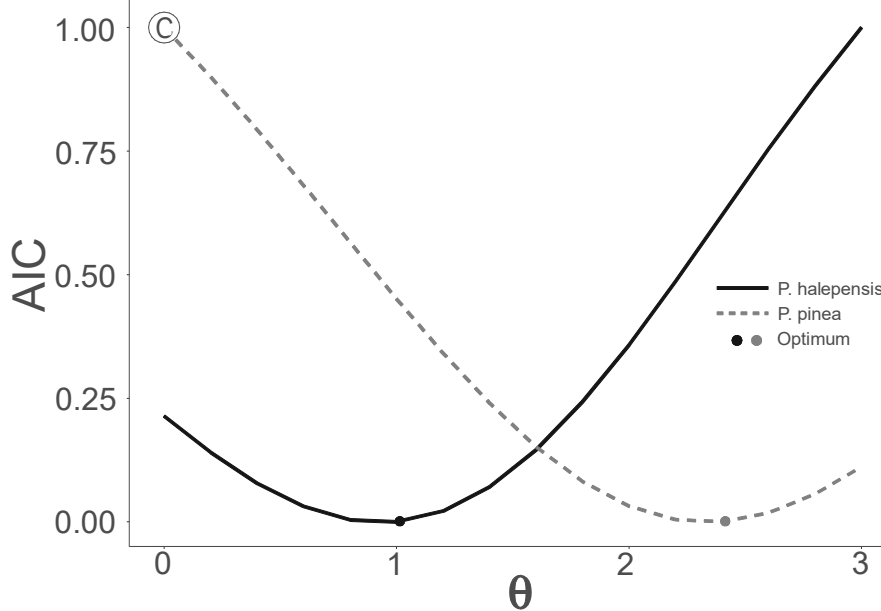
R = 3.6 (P. halepensis); 3.8 (P. pinea)



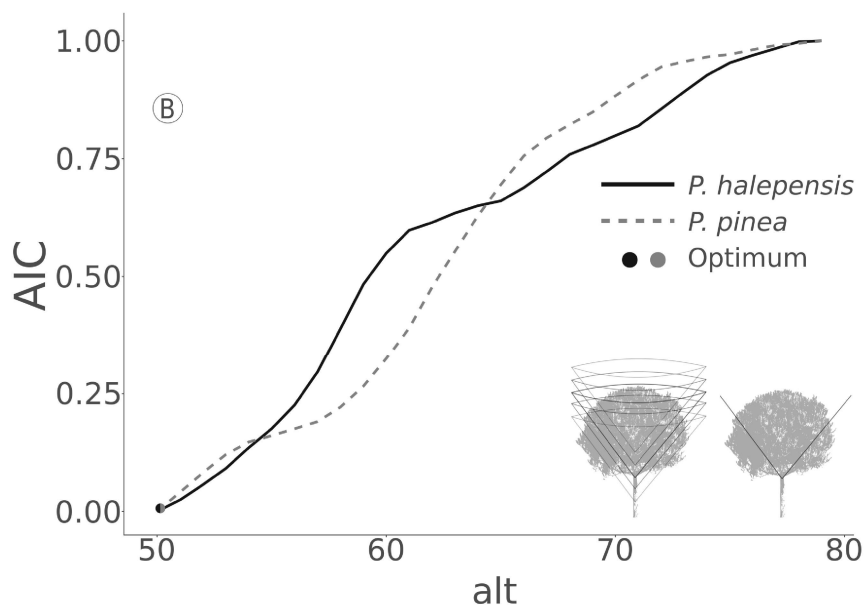
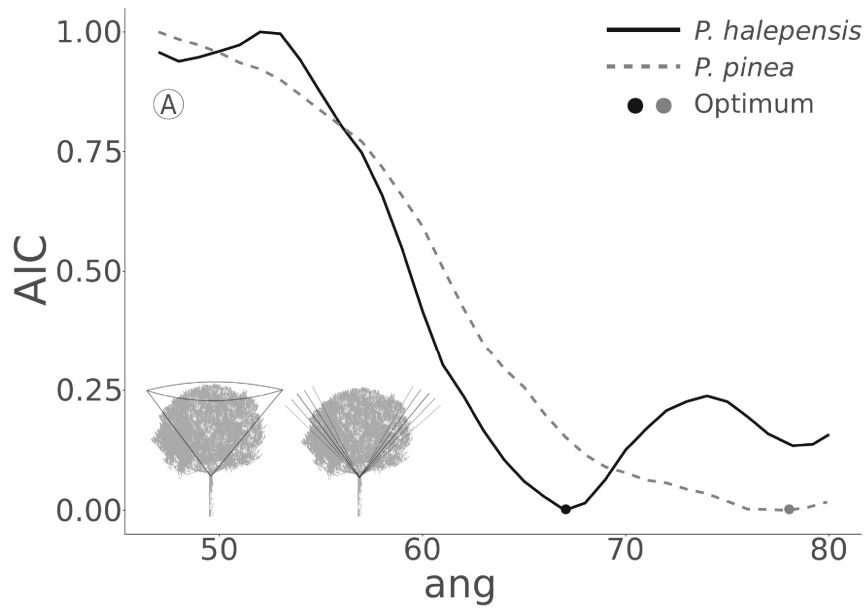
$$\log(ig_u) = (\beta_0 + \mu_{0i}) + \beta_1 \log(g_{10_i}) + \sum_{j=1}^n \beta_k \left( \frac{d_j^{0.2}}{dist_{ij}^{0...3}} \right) + \varepsilon_u \quad \text{P. halepensis}$$

$$\log(ig_i) = (\beta_0 + \mu_{0i}) + \beta_1 \log(g_{10_i}) + \sum_{j=1}^n \beta_k \left( \frac{d_j^{0.8}}{dist_{ij}^{0...3}} \right) + \varepsilon_u \quad \text{P. pinea}$$

R = 3.6 (P. halepensis); 3.8 (P. pinea)

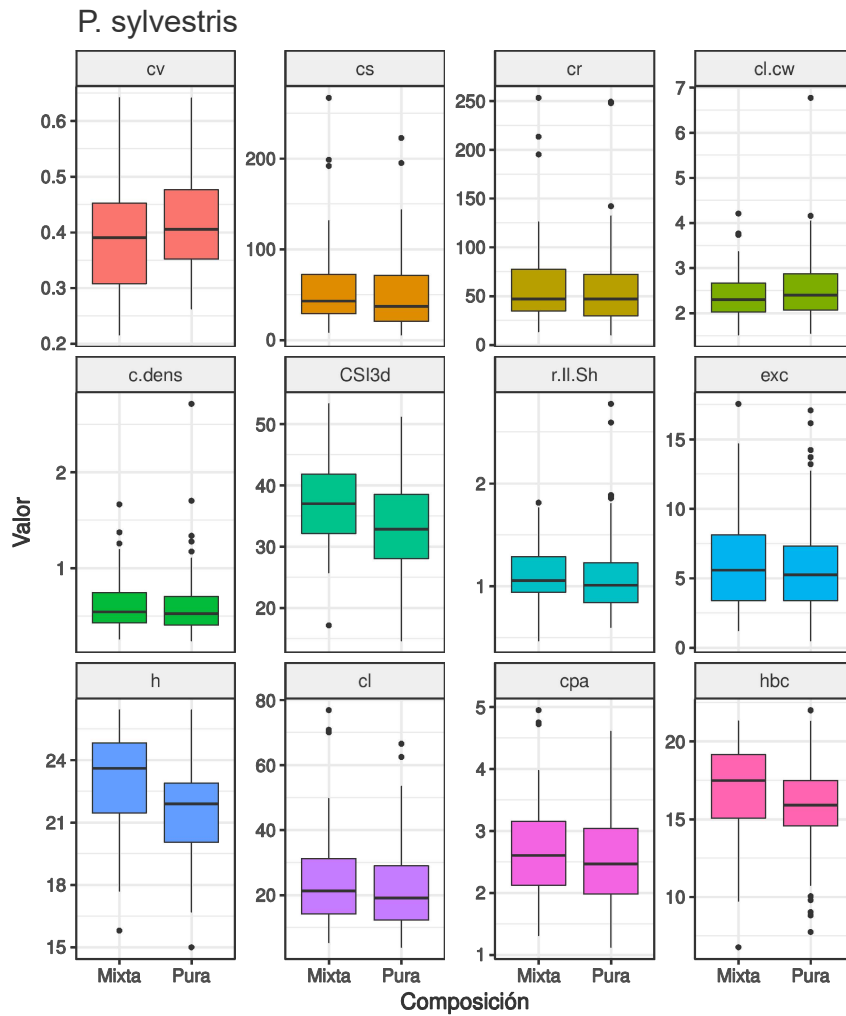


Reducciones en el criterio de información Akaike (AIC) generadas por las variaciones en los parámetros *ang* (A), y *alt* (C) del índice de competencia *KKL*. Para representar líneas de las dos especies en el mismo panel, los valores de AIC para cada especie se escalaron con relación a su valor máximo, creando un índice de 0 a 1 donde los límites representaban el AIC mínimo y máximo observados para cada parámetro en particular. El eje x incluye valores probados para cada parámetro, manteniendo los otros parámetros en valores óptimos.

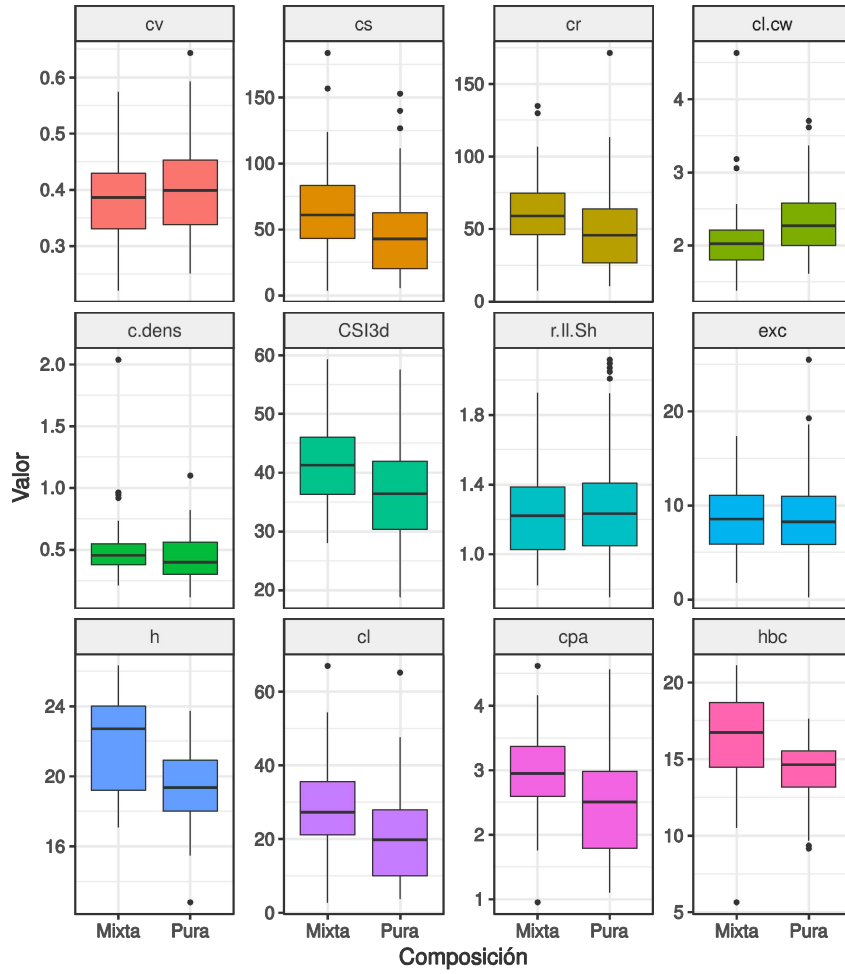


## Apéndice 4

Resumen de las principales variables calculadas para analizar el efecto de la mezcla sobre la estructura de las copas.



P. pinaster



## Apéndice 5

Esta tesis está basada en tres trabajos originales, uno de los cuales ha sido publicado en una revista internacional. Los dos restantes se encuentran en preparación. Los títulos de los trabajos son los siguientes:

**Cattaneo N**, Bravo-Oviedo A, Bravo F. 2018. Analysis of tree interactions in a mixed Mediterranean pine stand using competition indices. *European Journal of Forest Research* 137(1), 109-120. DOI: 10.1007/s10342-017-1094-8.

**Cattaneo N**, Bravo-Oviedo A, Riofrío J, Bravo F. Growing Space Efficiency of individuals maritime pine and Scots pine in pure and mixed stands. En preparación.

**Cattaneo N**, Bravo-Oviedo A, Bravo F, Schneider R. Terrestrial LIDAR as a tool to analyze mixture effects in Mediterranean pine forests. Insights at the individual tree level. En preparación.