



Universidad de Valladolid
Campus de Palencia

**ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR
DE INGENIERÍAS AGRARIAS**

**Máster en Investigación en Ingeniería para la
Conservación y Uso Sostenible
de Sistemas Forestales**

“Crecimiento y competencia en una masa mixta de
Pinus halepensis Mill. y *Pinus pinea* L.”

Alumno: Nicolás Cattaneo

Tutor: Felipe Bravo
Cotutor: Andrés Bravo-Oviedo

Septiembre de 2015

ÍNDICE.

Resumen	1
Abstract	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. OBJETIVOS	6
3. MATERIALES Y MÉTODOS	7
3.1. Toma de datos	7
3.2. Procesamiento de datos	8
3.3. Índices de competencia	10
3.4. Modelización del crecimiento y la competencia	13
3.5. Software	16
4. RESULTADOS	16
4.1. Crecimiento de cada especie	16
4.2. Selección de índices de competencia	17
4.2.1. <i>P. pinea</i>	17
4.2.2. <i>P. halepensis</i>	19
4.3. Índices de competencia simétrica y asimétrica finales	20
4.4. Competencia simétrica/asimétrica – íter/intraespecífica	20
5. DISCUSIÓN	22
5.1. Cuantificación de la competencia	22
5.2. Competencia simétrica y asimétrica	24
5.3. Diferencias en el crecimiento y competencia íter/intraespecífica	25
6. CONCLUSIONES	27
7. BIBLIOGRAFÍA	29
8. AGRADECIMIENTOS	35
Anexo 1	36
Anexo 2	39
Anexo 3	44

Al verano que se fue...

Resumen.

El estudio las interacciones entre las especies de una masa mixta es fundamental para evaluar su productividad y estabilidad a través del tiempo. Cuando existen fenómenos de facilitación y/o complementación de nichos ecológicos entre las especies de la mezcla, la competencia interespecífica puede ser menor que la competencia intraespecífica. A su vez, la competencia íter e intraespecífica pueden ocurrir por debajo y/o por encima del suelo. La competencia por debajo del suelo tiende a ser simétrica mientras que la competencia por encima del suelo es normalmente por luz, casi siempre asimétrica. Los modelos de árbol individual permiten evaluar estos tipos de interacciones por medio del uso de diferentes índices de competencia. *Pinus halepensis* y *Pinus pinea* son dos pinos mediterráneos que forman masas mixtas naturales en determinadas condiciones, y existen evidencias de la inestabilidad de esta mezcla cuando se encuentra fuera de las zonas de ocurrencia espontánea. El objetivo de este estudio es analizar el crecimiento de las dos especies y su relación con la competencia simétrica/asimétrica e íter/intraespecífica, en una masa mixta ubicada fuera de su zona de ocurrencia espontánea. Se utilizaron modelos de incremento en área basimétrica y diferentes índices de competencia dependientes de la distancia para cuantificar los distintos modos de competencia (simétrica y asimétrica). Los índices de competencia se calcularon sin discriminar la especie de competidor, y dividiéndolos en sus formas íter e intraespecífica para investigar si existen efectos de la mezcla. Los resultados muestran que los fenómenos de competencia tienen lugar en un vecindario reducido (<5 m) y que son principalmente por recursos del subsuelo (competencia simétrica). Aunque las dos especies crecieron a tasas diferentes durante el período de tiempo analizado, con mayores crecimientos para *P. halepensis*, no se evidenciaron efectos de la mezcla, y la competencia inter e intraespecífica no se pueden considerar diferentes en esta mezcla.

Palabras clave: masa mixta, *P. pinea*, *P. halepensis*, modo de competencia, índice de competencia.

Abstract

Studying species interactions in mixed forests is essential to assess their productivity and stability through time. Interspecific competition can be less than intraspecific competition when there are facilitative interactions and/or niche complementary between species of the mixture. At the same time, inter- and intraspecific competition can take place at below and and/or aboveground levels. Belowground competition tends to be size-symmetric while aboveground competition is usually for light and almost always size-asymmetric. Individual-tree growth models allow assessing these types of interactions by use different competition indices. *Pinus halepensis* and *Pinus pinea* are two Mediterranean pines forming natural mixed forests under certain conditions and there is evidence of the instability of these formations outside of their natural occurrence area. The aim of this work is to analyses growth for both species and their relationships with size-symmetric/size-asymmetric and inter-/intraspecific competition, in a mixed forest situated outside of their natural occurrence area. Basal area growth models and different distance-dependent competition indices to account for both mode of competition (size-symmetric and size-asymmetric) were used. Competition indices were computed without differentiating the species of competitor and by dividing them in their inter- and intraspecific components for assess mixing effects. Results showed that competition take place in a reduced neighborhood (< 5m), mainly for belowground resources (size-symmetric competition). Although the two species grew at different rates during the period analyzed, with higher growth for *P. halepensis*, no mixing effects were detected and inter- and intraspecific competition cannot be considered different in this mixture.

Key words: mixed-stand, *P. pinea*, *P. halepensis*, competition-mode, competition-index.

1. INTRODUCCIÓN.

Aunque la mayor parte de las plantaciones forestales a nivel mundial son monoespecíficas (FAO, 2010) y en consecuencia, la mayoría de la investigación forestal se ha centrado en ellas (Kelty, 1992; McCarthy 2001), los bosques mixtos (más de una especie arbórea) están tomando mayor protagonismo como alternativas capaces de satisfacer las necesidades cambiantes de la sociedad (Kelty, 2006). De esta manera, la comprensión de los procesos ecológicos que tienen lugar en las masas mixtas se torna imprescindible a la hora de desarrollar herramientas eficientes de manejo forestal (Puettmann et al., 2008).

La utilización de masas mixtas está siendo seriamente considerada en la actualidad debido a que distintas investigaciones han demostrado las ventajas potenciales que se pueden obtener por medio del uso adecuado de ciertas mezclas. Entre estas ventajas se destacan el incremento de la productividad por una complementariedad de nichos ecológicos y/o fenómenos de facilitación, la reducción de riesgos de plagas y cambios en el mercado, y la aceleración de procesos de restauración de tierras degradadas (Kelty, 2006). Sin embargo, el manejo de masas mixtas puede ser más complejo que el de masas puras, principalmente debido a que los procesos de competencia entre las especies, sus patrones de desarrollo y sus respuestas a los diferentes tratamientos selvícolas pueden ser mucho más variables que aquellos que ocurren en masas puras (Oliver y Larson, 1996).

Uno de los puntos en donde más se ha centrado la investigación en masas mixtas es en el estudio de su productividad (Pretzsch et al., 2009; 2015), intentando identificar aquellas combinaciones de especies capaces de incrementar la producción total del rodal con respecto a sus respectivas masas puras (Forrester, 2013). Los incrementos en la productividad de estas mezclas ocurren cuando existen interacciones positivas entre las especies, por medio de fenómenos de complementación de sus nichos ecológicos y/o eventos de facilitación (Río et al., 2014).

Una manera de investigar las interacciones entre las especies de una mezcla consiste en analizar si existen diferencias en su crecimiento cuando conviven, e investigar estas diferencias en función de la competencia ínter e intraespecífica, por medio de la utilización de índices de competencia (Canham et al., 2004; Zhao et al., 2006; Pretzsch y Schütze, 2009; Perot et al., 2010). Cuando no existe una complementariedad de nichos ecológicos, la competencia interespecífica puede ser mayor que la competencia intraespecífica. Por el contrario, la competencia interespecífica puede ser más baja que la competencia intraespecífica cuando existe una fuerte complementación de nichos ecológicos (Perot y Picard, 2012; Río et al.,

2014).

A su vez, las interacciones (positivas o negativas) entre las especies pueden ocurrir por debajo o por encima del suelo, y una forma de identificar las posibles causas de la complementación de nichos entre especies es por medio de estudio de la competencia íntra e interespecífica en relación al modo de competencia; simétrica o asimétrica (Río et al., 2014). La competencia simétrica ocurre cuando los recursos son compartidos (igual o proporcionalmente a su tamaño) por todos los árboles, mientras que la competencia asimétrica ocurre cuando los árboles más grandes captan los recursos en disputa de una manera desproporcionada en relación a su tamaño respecto de los árboles más pequeños (Weiner, 1990). Generalmente se asume que la competencia simétrica ocurre por recursos que se ubican por debajo del suelo (agua, nutrientes minerales, etc.), y la competencia asimétrica por recursos que se ubican por encima del suelo como la luz (Weiner, 1990; Schwinning y Weiner, 1998).

En bosques monoespecíficos y homogéneos, las aproximaciones a nivel de rodal suelen ser apropiadas para estudiar el crecimiento de los árboles (Bravo et al., 2012). Sin embargo, existen evidencias de que en rodales mixtos y con cierto grado de heterogeneidad espacial, el crecimiento de los árboles se encuentra fuertemente afectado por las características de su vecindario local (Canham et al., 2004; D'Amato y Puettmann 2004; Zhao et al., 2004), y los estudios a nivel de árbol individual pueden ser más eficientes a la hora de evaluar las interacciones que tienen lugar dentro de la masa (Pretzsch, 2009; Lang et al., 2010; von Oheimb et al., 2011), proporcionan información más detallada (García, 1994), y generalmente funcionan mejor para el estudio de períodos de crecimiento cortos (Burkhardt, 2003).

Los modelos de árbol individual utilizan diferentes índices de competencia para cuantificar la competencia simétrica y asimétrica (Bravo et al., 2012). Cuando en el cálculo del índice de competencia solo se consideran aquellos árboles más grandes que el árbol para el que se computa el índice, solo se estaría expresando un valor de la competencia asimétrica. Cuando se utilizan todos los árboles en el cálculo, los índices pueden expresar ambos modos de competencia dependiendo de su formulación (Weiskittel et al., 2011; Burkhardt y Tomé, 2012). A su vez, los índices de competencia (y el modelo de crecimiento en donde se incorporarán) pueden clasificarse en dependientes o independientes de la distancia, de acuerdo a si necesitan o no información de la ubicación espacial de los árboles para su cálculo.

El pino piñonero (*Pinus pinea* L.) puede alcanzar alturas de hasta 20-25 metros, es una especie exigente luz y a la madurez presenta una copa típica aparasolada, densamente cubierta de acículas. La base del aprovechamiento de la mayoría de los

pinos de esta especie es la recolección de sus piñones, de gran valor comestible (Moussouris y Regato, 1999; Calama et al., 2005). Su rango natural dentro del mediterráneo resulta muy difícil de identificar debido a su temprana utilización y expansión por parte del hombre (Martínez y Montero, 2004). Actualmente, su distribución geográfica incluye toda la cuenca del mediterráneo. En el mediterráneo oriental (Líbano y Turquía), así como en el occidental (España y Portugal) se la considera una especie espontánea, mientras que su presencia espontánea en el interior de la península Ibérica es fuente de controversias. La mayor parte de sus formaciones se encuentran por debajo de los 100 m, no llegando nunca a superar el límite de 800-1000 m. Es una especie frugal y el rango de precipitaciones de las estaciones donde se la encuentra va desde 400-1000 mm anuales, soportando periodos de sequías estivales. Llega a tolerar temperaturas mínimas de hasta -14 °C con buenas condiciones de humedad (Castro et al., 2005).

El pino carrasco (*P. halepensis* Mill.) generalmente presenta un porte mediano y tortuoso. Se distingue fácilmente de los demás pinos mediterráneos por su copa, que en estado adulto tiende a volverse irregularmente globosa, clara, luminosa y sobrecargada de piñas. Es una especie pionera típica y poco longeva, extremadamente frugal. Puede crecer en condiciones ambientales severas y es la principal especie utilizada para la recuperación de zonas áridas y semiáridas en el mediterráneo, por medio del restablecimiento de la cobertura boscosa. Esta especie es capaz de regenerar luego de incendios, a partir del banco de semillas aéreo (Tapias et al., 2001), dando origen en muchos casos a una regeneración excesiva que puede responder de manera positiva a los tratamientos selvícolas tendientes a disminuir la densidad (Ruano et al., 2013). Se considera la especie de *Pinus* más ampliamente repartida por todo el mediterráneo y en la península Ibérica presenta su mayor amplitud climática. Su óptimo de distribución se encuentra por debajo de los 800 m. Soporta precipitaciones menores a los 400 mm y temperaturas medias del mes más frío de hasta -3 °C (Castro et al., 2005). *P. pinea* y *P. halepensis* forman masas mixtas espontáneas solo en determinadas zonas de la costa adriática y del Levante ibérico, cuando las condiciones de humedad restringen en cierta medida el desarrollo del pino piñonero y favorecen el del pino carrasco (Castro et al., 2005; Toromani et al., 2015). En España, se han utilizado mezclas de estas dos especies en repoblaciones orientadas principalmente al control de la erosión del suelo, la mayoría ubicadas en zonas de arenales costeros (Raventós et al., 2001; De Luis et al., 2009).

Existen muy pocos estudios acerca de las relaciones entre estas dos especies cuando cohabitan en masas mixtas, 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 Albania. El estudio de Gnatsas y Thanasis (2009) es quizás el único en donde se analizan las diferencias en el crecimiento de las dos especies, y su relación a procesos de 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.

Según Pretzsch (2009) 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 (interacciones positivas) una mezcla será más estable, pudiendo incluso (aunque no siempre) llegar a aumentar su productividad. En el caso contrario, cuanto más fuertes (y asimétricos) sean los fenómenos de competencia entre las especies de la mezcla, más inestable será esta en el tiempo.

De esta manera, el estudio de las diferencias en el crecimiento entre las especies de una masa mixta y su relación con procesos de competencia es una pieza clave a la hora de determinar la estabilidad en el tiempo de la mezcla, cuando esta se encuentra fuera de su zona de ocurrencia natural. En este estudio se han establecido dos hipótesis de trabajo, la primera es que existen diferencias entre el crecimiento de *P. halepensis* y *P. pinea* cuando cohabitan en una masa mixta fuera de la zona de su ocurrencia natural, y la segunda hipótesis es que estas diferencias se deben a los efectos de la competencia entre los árboles de la masa mixta, que son principalmente interespecíficos.

2. OBJETIVOS.

El objetivo principal de este trabajo es evaluar si existen diferencias en el crecimiento de dos especies con características ecológicas similares (*Pinus pinea* y *Pinus halepensis*) cuando crecen en una masa mixta coetánea ubicada fuera de su zona de ocurrencia natural, y si estas diferencias pueden ser explicadas por medio de los fenómenos de competencia intra e interespecíficos.

Los objetivos específicos que se plantearon fueron:

- 1) Identificar si existen diferencias en el crecimiento de las dos especies cuando la mezcla crece fuera de su rango de distribución natural.
- 2) Evaluar el efecto de la competencia simétrica y asimétrica sobre el crecimiento de las dos especies, sin discriminar a los competidores por su identidad, y dividiendo el efecto de la competencia en sus formas ínter e intraespecífica.

3. MATERIALES Y MÉTODOS.

3.1. Toma de datos.

Se trabajó con datos de crecimiento de una masa mixta regular, de *Pinus pinea* y *Pinus halepensis* ubicada en la zona de Montes Torozos, cercana a la Localidad de Ampudia (Palencia), en España (41°51.822'N, 4°46.229'O). La masa tiene su origen en una repoblación llevada a cabo durante la segunda mitad del siglo XX, y forma parte de un ensayo de claras multisitio perteneciente al Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (www.research4forestry.eu) que es monitoreado de manera regular. El área de estudio se caracteriza por un clima Mediterráneo continental, con temperaturas bajas en invierno y periodos secos en verano. Para los últimos 30 años, la temperatura media anual y el promedio de precipitaciones anuales fueron de 11.3 °C y 418 mm, respectivamente (Olivar et al., 2014).

En este sitio de estudio, a principios del 2009 se instalaron 4 parcelas de 2000 m² cada una (40 m x 50 m), distanciadas entre sí no más de 20 m, en las que se realizaron claras con 4 niveles de intensidad (Fig. 1). Durante el año 2009 se aplicaron 4 intensidades de corta para las claras, una intensidad por parcela, eliminando: 45% del área basal, 30% del área basal, 15% del área basal, y 0% en la parcela testigo. Las tablas 1 a 4 del anexo I, resumen las principales variables de masa en las parcelas luego de la clara.

El resultado de la clara generó todo un rango de situaciones de competencia en los individuos remanentes, desde árboles en situación de competencia alta (parcela testigo/sin-clara) hasta árboles en situación de competencia más baja en las parcelas aclaradas. Haciendo uso de la heterogeneidad generada por la clara, para el análisis del crecimiento se trabajó con los árboles de todas las parcelas juntos. Las especies principales de la masa se encuentran acompañadas por ejemplares de *Cupressus sempervirens* L., *Quercus faginea* L. y *Quercus ilex* L., que en ninguna de las parcelas representaron más del 15% del total del área basimétrica (G) luego de la clara.

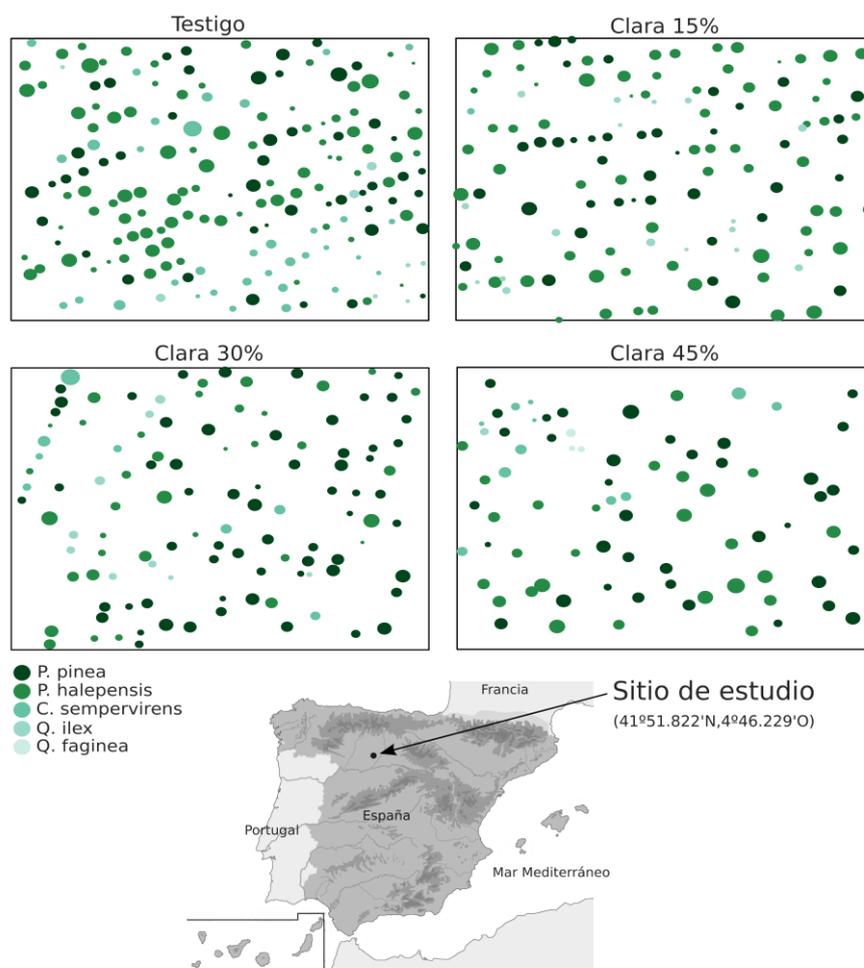


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio y representación de las parcelas. El tamaño de los círculos es proporcional al diámetro a la altura del pecho de los árboles.

A principios del 2009 y del 2014, para todos los árboles con diámetro normal $d > 10$ cm se determinó: su posición espacial dentro de la parcela (coordenadas x , y), la especie y su d con corteza (d_{2009} , d_{2014}) en cm. En marzo del 2015, con la ayuda de una barrena de Pressler se extrajeron testigos de crecimiento a 1,3 de altura, orientados hacia el norte, en los árboles de todas las parcelas, para las especies *P. pinea*, *P. halepensis* y *C. sempervirens* (1 testigo por árbol, $n = 520$). Además, se midieron las variables altura total h_{2015} (m) de todos los árboles, y el espesor de corteza e_c (mm) y d (d_{2015}) en una submuestra de individuos de *P. halepensis* y *P. pinea* (40 árboles por especie) para ajustar una relación $e_c \sim d$.

3.2. Procesamiento de datos.

Los testigos de crecimiento fueron secados al aire, lijados con lijas de grano progresivamente más fino (60-200) hasta la correcta visualización de los anillos de crecimiento, y escaneados a una resolución de 1200 ppi. Sobre las imágenes

escaneadas se fecharon y midieron los anillos de crecimiento de todos árboles siguiendo la metodología dendrocronológica estándar (Stokes y Smiley, 1968) con el uso del programa measuRing (Lara et al., 2015). La calidad del fechado se controló con el uso de del software dplR (Bunn, 2008). Se obtuvieron series de ancho de anillo con una longitud variable, en todos los casos no menor a 10 años. A partir de los testigos que tocaron la médula del tronco, se pudo determinar que la edad normal de las parcelas es de 43 años.

Con los datos de e_c y d_{2015} , se calcularon valores de diámetros sin corteza al 2015 $d_{u\ 2015}$, y se ajustó una relación local $d_{2015} \sim d_{u\ 2015}$ para cada especie (*P. pinea* y *P. halepensis*). A partir de estas relaciones, con los datos de d_{2014} se estimaron los diámetros sin corteza al 2014 $d_{u\ 2014}$ de todos los árboles de *P. halepensis* y *P. pinea*. Se intentó medir el espesor de la corteza de los árboles de *C. sempervirens*, *Q. faginea* y *Q. ilex* (en estas dos últimas especies, individuos jóvenes), pero sus valores resultaron insignificantes, de manera que en estas especies se trabajó con el diámetro con corteza.

A partir de los datos de $d_{u\ 2014}$ y de las series de ancho de anillo, se obtuvieron los diámetros de sin corteza en los años 2010 y 2015 ($d_{u\ 2010}$ y $d_{u\ 2015}$) de todos los árboles barrenados. Estas variables constituyen el inicio y el final del periodo de crecimiento a analizar. En el caso de los árboles de las especies *Q. faginea* y *Q. ilex*, así como para los árboles en los que no fue posible datar correctamente su testigo de crecimiento (15 árboles), los valores de $d_{u\ 2010}$ y $d_{u\ 2015}$ se obtuvieron dividiendo la diferencia $d_{2014} - d_{2009}$ por 5 (5 temporadas de crecimiento entre mediciones), restando este resultado 4 veces a d_{2014} y sumándole el mismo valor una vez (Fig. 2). En el caso de *P. pinea* y *P. halepensis*, a estos valores también se les sustrajo el espesor de la corteza.

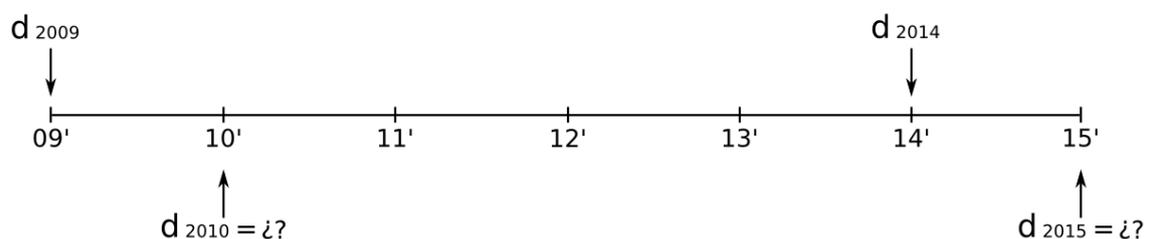


Figura 2. Estimación del diámetro para árboles sin testigo de crecimiento. d_{2009} , diámetro del inventario 2009. d_{2014} , diámetro del inventario 2014. d_{2010} , diámetro al 2010, a estimar; d_{2015} , diámetro al 2015, a estimar. Este procedimiento solo se utilizó en los individuos de las especies *Q. faginea* y *Q. ilex*, así como para los pinos (15) en los que no fue posible datar correctamente su testigo de crecimiento.

Como no se contó con datos de altura al inicio del periodo de crecimiento a analizar, y dado que existen fuertes evidencias del nulo o escaso efecto de las claras sobre el incremento en altura en especies del mismo género (Valinger et al., 2000; Mäkinen y Isomäki, 2004; Zeide, 2004; Río et al., 2008) los valores de altura total al 2010 (h_{2010}) se estimaron a partir de una relación $h \sim d$ local, ajustada con los datos de h_{2015} (datos del ajuste, Tabla 5 del anexo 1). La mayor parte de los árboles de *Q. faginea* y *Q. ilex* forman parte a estrato inferior de las parcelas, y presentaron relaciones $h \sim d$ muy variables. Esta característica, sumada a la escasa disponibilidad de datos, hizo que no fuese posible el ajuste adecuado de una relación $h \sim d$, de manera que se utilizaron sus valores de h_{2015} como valores de las mismas variables al 2010.

Finalmente, a partir de los modelos desarrollados por de Condés y Sterba (2005), se estimó el diámetro de copa al 2010 $d_{c\ 2010}$ para *P. halepensis* y *Q. ilex*. En *P. pinea*, se utilizó el modelo desarrollado por Cañadas et al. (2001) para calcular la misma variable. En las especies *Q. faginea* y *C. sempervirens*, sobre una muestra de al menos 25% del total de árboles de las parcelas, se ajustó una relación local $d_c \sim d$, y con ella se estimó el diámetro de copa de todos los árboles al 2010. A partir del $d_{c\ 2010}$ se obtuvo para todos los árboles su área de sección transversal a la máxima anchura de copa al 2010 cca_{2010} , por medio de la relación $cca_{2010} = (\pi * d_{c\ 2010}) / 4$.

La base de datos final, consistió en un inventario con los valores de $d_{u\ 2010}$ y $d_{u\ 2015}$ para los árboles de las especies *P. pinea* y *P. halepensis* (excepto aquellos donde no se pudo datar correctamente el testigo de crecimiento), y las medidas de $d_{u\ 2010}$, h_{2010} , cca_{2010} y posición espacial de todos los árboles de las parcelas.

3.3. Índices de competencia.

Los modelos de crecimiento utilizan diferentes índices de competencia para cuantificar los distintos modos de competencia. Dependiendo de su respectiva formulación, los índices de competencia asumen implícitamente una partición simétrica o asimétrica de los recursos en disputa (Weiskittel et al., 2011; Burkhart y Tomé 2012). Aunque no existe una relación general entre el grado de simetría o asimetría de la competencia y un recurso limitante en particular, varios estudios han resaltado una fuerte asociación entre la competencia simétrica y la competencia por recursos del subsuelo, y la competencia asimétrica y la competencia por luz (Weiner et al., 1990; Vanclay 1994; Schwinning y Weiner, 1998; Wichmann, 2001).

El computo de un índice de competencia dependiente de la distancia se lleva a cabo en dos pasos: el primero consiste en una rutina de selección de competidores y el segundo en un cálculo que sintetiza en grado en que el árbol central comparte los

recursos con sus competidores (Burkhardt y Tomé, 2012). Los índices de competencia dependientes de la distancia incluyen información del tamaño de los árboles vecinos/competidores y de su distancia al árbol central. En estos índices la influencia de la competencia de un árbol vecino debe decrecer en función de su distancia al árbol central e incrementar en función de su tamaño (Weiner y Solbrig, 1984). El resultado final es siempre un número adimensional que sintetiza las condiciones de crecimiento de cada árbol individual.

Para caracterizar la competencia simétrica, se utilizó índice de Hegyi (1984), que es un índice de relación de tamaños ponderada por la distancia. La formulación del índice es la siguiente:

$$IC_i = \sum_{j=1}^n \frac{D_j}{D_i} \times \frac{1}{dist_{ij}}$$

Donde D_j es el $d_{u\ 2010}$ del árbol vecino j , D_i el $d_{u\ 2010}$ del árbol central i para el que se calcula el índice y $dist_{ij}$ la distancia que los separa. Para este índice se utilizaron dos rutinas de selección de competidores: radio fijo (índices IC_1) y cono invertido de búsqueda (índices IC_2). El método de selección por radio fijo consiste en considerar como competidores del árbol central i a todos aquellos arboles j que se encuentren dentro de un círculo de radio fijo r alrededor del árbol i (Fig. 1 del anexo 1). En el segundo método, un cono vertical invertido se ubica con su vértice en la base del tronco del árbol i , y todos aquellos árboles cuyas copas se encuentren dentro del cono de búsqueda se consideran como competidores (Biging y Dobbertin, 1992) (Fig. 2 del anexo 1). El ángulo de apertura del cono (β) puede tomar diferentes valores. Para un ángulo de apertura del cono β , un vecino j se considerará competidor si se cumple que.

$$\tan(90 - \beta/2) * dist_{ij} < h_j$$

Para buscar la mejor combinación de método de selección de competidores/índice de competencia, se probaron radios de búsqueda de 3, 4, 5, 6 y 7 metros (índices IC_{11}), y valores de β de 40° hasta 70° de a 5° (índices IC_{21}). Los valores máximos de radio de búsqueda y apertura de cono quedaron determinados en función de la zona delimitada para evitar los efectos de borde (ver más abajo). De acuerdo con De Luis et al. (1998) para fijar un valor mínimo de radio de búsqueda, se utilizó como criterio un valor menor al promedio de la distancia al vecino más cercano de todos los árboles estudiados (3,2 metros).

Se evaluaron también modificaciones de los índices anteriores, en donde solo se contó

la cantidad de vecinos que rodea al árbol central (índices IC_{12} e IC_{22}). En los índices IC_{12} se contaron los vecinos utilizando los mismos radios de búsqueda que en IC_{11} , y en los índices IC_{22} se contaron los vecinos utilizando los mismos ángulos de apertura de cono que en IC_{12} .

Para cuantificar la competencia asimétrica, se utilizaron dos índices diferentes que intentan caracterizar la competencia por luz. El primero se denomina KKL (IC_3) y es el índice utilizado por el simulador SILVA (Pretzsch, 2002). En este índice la selección de los competidores se lleva a cabo por medio de un cono invertido, de la misma manera que la descrita anteriormente. Sin embargo en este caso el vértice del cono se ubica a un porcentaje de la altura total del árbol i . Luego, se calcula para todos los árboles competidores el ángulo $BETA_{ij}$ (en radianes) que existe entre la línea de superficie del cono de búsqueda y la línea que conecta la punta del árbol j con el vértice del cono (Fig. 3 del anexo 1). Cuanto más cerca y más alto sea el árbol j , mayor será su ángulo $BETA_{ij}$ y su capacidad competitiva. El ángulo $BETA_{ij}$ se multiplica luego por la relación del área de sección transversal de copas entre el árbol j y el árbol i de la siguiente manera:

$$KKL_i = \sum_{j=1}^n BETA_{ij} \times \frac{cca_j}{cca_i}$$

El segundo índice se denomina BDC (IC_4) y fue descrito inicialmente por Biging y Dobbertin (1992). La selección de competidores se lleva a cabo de la misma manera que en el índice KKL, sin embargo la cuantificación del nivel de competencia se hace por medio de una relación entre el área de sección transversal de copas del árbol j y el árbol i , ponderada por la distancia que los separa más 1.

$$BDC_i = \sum_{j=1}^n \frac{cca_j}{cca_i \times (dist_{ij} + 1)}$$

Tanto el índice KKL como el BDC se pueden ensayar con valores de la sección transversal de copas a distintas alturas. Para ello, es necesario contar con ecuaciones de forma de copa. En la actualidad no existen dichas ecuaciones para las especies de estudio y en las relaciones de tamaño de estos índices se utilizó el área de sección transversal a la máxima anchura de copa (cca_{2010}).

De acuerdo Biging y Dobbertin (1992) y Pretzsch (2012), en estos dos últimos índices las mayores correlaciones con el crecimiento ocurren cuando la inserción del cono de búsqueda se ubica entre el 50% y 60% de la altura total del árbol i , y con ángulos de apertura del cono de búsqueda entre 40°-70°. De esta manera, cada uno de los índices IC_3 e IC_4 se calcularon con aperturas del cono de búsqueda de 40°, 50°, 60° y

70° grados, y a dos alturas diferentes de inserción del cono de búsqueda: 50% y 60% de la altura total del árbol central i (IC_{31} e IC_{41} para alturas de inserción del cono al 50% de la altura total del árbol central, e IC_{32} e IC_{42} para alturas de inserción del cono al 60% de la altura total del árbol central).

Para evitar las estimaciones poco precisas de los índices de competencia en algunos árboles del borde de la parcela, se eliminaron de los análisis del crecimiento todos los árboles que se encontraron a una distancia menor de 7 m del borde de cada parcela, ya que este valor se corresponde con el máximo radio de búsqueda en los índices.

Tabla 1. Resumen de los índices de competencia utilizados en este trabajo. h_i , altura total del árbol central. d_{uj} , diámetro del árbol competidor. d_{ui} diámetro del árbol central. $dist_{ij}$ distancia entre el árbol central i y el árbol competidor j . n^o , número de árboles competidores. $BETA_{ij}$, ángulo entre la línea de superficie del cono de búsqueda y la línea que va desde el extremo del árbol competidor al vértice del cono. cca_j , área de sección transversal del árbol competidor. cca_i área de sección transversal del árbol central. r , radio de búsqueda. β ángulo de apertura del cono de búsqueda.

Índice	Método de selección	Relación	Símbolo	r / β
Hegyí	Radio fijo	$\sum_{i \neq j} (d_{uj}/d_{ui})/dist_{ij}$	IC_{11}	3, 4, 5, 6, 7
Hegyí	Radio fijo	$\sum_{i \neq j} (n^o_j)/dist_{ij}$	IC_{12}	3, 4, 5, 6, 7
Hegyí	Cono invertido	$\sum_{i \neq j} (d_{uj}/d_{ui})/dist_{ij}$	IC_{21}	40°, 45°, 50°, 55°, 60°, 70°
Hegyí	Cono invertido	$\sum_{i \neq j} (n^o_j)/dist_{ij}$	IC_{22}	40°, 45°, 50°, 55°, 60°, 70°
KKL	Cono invertido, vértice a 50% h_i	$\sum_{i \neq j} BETA_{ij}^*(cca_j/cca_i)$	IC_{31}	40°, 50°, 60°, 70°
KKL	Cono invertido, vértice a 60% h_i	$\sum_{i \neq j} BETA_{ij}^*(cca_j/cca_i)$	IC_{32}	40°, 50°, 60°, 70°
BDC	Cono invertido, vértice a 50% h_i	$\sum_{i \neq j} (cca_j/cca_i)/dist_{ij}+1$	IC_{41}	40°, 50°, 60°, 70°
BDC	Cono invertido, vértice a 60% h_i	$\sum_{i \neq j} (cca_j/cca_i)/dist_{ij}+1$	IC_{42}	40°, 50°, 60°, 70°

3.4. Modelización del crecimiento y la competencia.

Para evaluar cada una de las hipótesis de estudio se construyeron modelos lineales empíricos de crecimiento de árbol individual. Como variable dependiente se utilizó el incremento en área basimétrica (g) entre los años 2010 y 2015 (ig) ($cm^2 \text{ año}^{-1}$). Este es un periodo de tiempo suficientemente largo para reducir las variaciones interanuales del clima que afectan el crecimiento de estas especies (De Luis et al., 1998; Calama y Montero, 2005). La variable ig se obtuvo como la diferencia entre g_{2015} y g_{2010} , estos últimos calculados a partir de los valores de d_{2015} y d_{2010} . El crecimiento de los árboles en un periodo determinado se encuentra principalmente relacionado con su tamaño inicial, su edad, las condiciones generales de la masa y la calidad del sitio (Tomé y Burkhart, 1989). De esta manera, el modelo general del crecimiento que se utilizó fue:

$$\log(ig_i) = \beta_0 + \beta_1 \log(g_{i2010}) + \beta_2 \log(N_i) + \varepsilon \quad [1]$$

donde $\log(ig_i)$ es el logaritmo del incremento en área basimétrica del árbol i , $\log(g_{i2010})$ el logaritmo del área basimétrica del árbol i al inicio del periodo de crecimiento, N_i la densidad de la parcela donde se encuentra el árbol i , β_0 , β_1 y β_2 los parámetros del modelo a estimar, y ε el error. Este modelo se denominó **modelo base**. Dado que parcelas se encuentran distanciadas por no más de 20 metros, no se consideró conveniente incluir el índice de sitio en el modelo ya que la calidad de la estación es homogénea. La información previa sobre el rodal, así como los datos de los testigos de crecimiento, indicaron que se trata de una masa coetánea, de manera que tampoco fue necesario incluir la edad de los árboles como variable explicativa. De acuerdo con Olivar et al. (2014), las condiciones de crecimiento antes de la clara fueron similares en todas las parcelas.

La primera hipótesis de trabajo se evaluó por medio de una prueba de razón de verosimilitudes (*likelihood-ratio test*), sobre dos modelos de crecimiento anidados, uno reducido y uno aumentado. El modelo [1] se utilizó como modelo reducido para ajustar el crecimiento de todos los árboles, independientemente de su especie. Luego, se construyó un modelo aumentado incorporando a la ecuación [1] una variable *dummy* (SP) que toma diferentes valores (1,0) de acuerdo la especie de cada árbol.

$$\log(ig_i) = \beta_0 + \beta_1 \log(g_{i2010}) + \beta_2 \log(N_i) + \beta_3 SP + \varepsilon \quad [2]$$

donde SP es una variable que toma valores entre 0 y 1 de acuerdo a la identidad de las especies (1 = *P. halepensis*, 0 = *P. pinea*), y β_3 su parámetro a estimar. Con los datos del ajuste de los dos modelos, se calculó el estadístico F

$$F = [(SSE_r - SSE_a) / (gl_r - gl_a)] / [SSE_a / gl_a]$$

que sigue una distribución F de Fisher con grados de libertad $u = gl_r - gl_a$ y $\mu = gl_a$, donde gl_r y gl_a son los grados de libertad del modelo reducido y aumentado respectivamente. Si el valor calculado de $F > F_{crítico}$, el modelo aumentado disminuye de manera significativa el error respecto del modelo reducido, la identidad de los árboles (SP) es una variable importante para explicar el crecimiento en la masa mixta y será necesario un modelo base por especie para evaluar los efectos de la competencia.

Para evaluar la segunda hipótesis se asumió que el crecimiento es modificado por la situación de competencia local de cada árbol individual, expresada por medio de la incorporación al modelo [1] de los diferentes índices de competencia, de la siguiente manera:

$$\log(i g_i) = \beta_0 + \beta_1 \log(g_{i2010}) + \beta_2 \log(N_i) + \sum \beta_k \log(IC_n + 1) + \varepsilon \quad [3]$$

donde IC_n son los n índices de competencia simétrica/asimétrica y β_k sus parámetros a estimar. Este modelo se denominó **modelo extendido**.

En el primer paso de este análisis se seleccionó la mejor combinación de método de selección de competidores/índice-de-competencia, por medio de la comparación del modelo extendido con cada una de las combinaciones, con el modelo base. Se evaluó la contribución de cada índice a la mejora del modelo base por medio de la disminución tanto del Criterio de Información de Akaike corregido para pocas muestras (AICc) como del error cuadrático medio (MSE) (en porcentaje). También se evaluó el signo y la significación de los parámetros de los modelos ajustados.

Una vez determinadas las mejores combinaciones para cada uno de los índices de competencia, se seleccionaron dentro de cada grupo ($IC_{11,12,21,22}$ e $IC_{31,32,41,42}$) el mejor índice de competencia simétrica (ICs) y el mejor índice de competencia asimétrica ($ICas$), en términos de su mejora en el AICc y el MSE respecto del modelo base.

Para evaluar si el crecimiento está mejor explicado por la competencia simétrica y/o asimétrica, se incorporaron al modelo base los índices ICs e $ICas$ en todas las combinaciones posibles.

Modelo base + ICs

Modelo base + $ICas$

Modelo base + ICs + $ICas$

Para evaluar los efectos de la mezcla de especies en el crecimiento, se compararon dos estructuras de competencia diferentes en relación a la composición de especies. La primera considera que las dos especies compiten de manera similar (la competencia íter e intraespecífica son iguales) y la segunda asume que la competencia íter e intraespecífica pueden ser diferentes. La primera estructura está expresada por la incorporación al modelo base de los índices ICs e $ICas$, que fueron calculados sin discriminar la especie de competidor, y la segunda fue construida calculando los índices ICs e ICs en sus componentes íter e intraespecíficos, para después incorporarlos al modelo base de la siguiente manera:

Modelo base + $ICs_{\text{íter}}$ + ICs_{intra}

Modelo base + $ICas_{\text{íter}}$ + $ICas_{\text{intra}}$

Modelo base + $ICs_{\text{íter}}$ + ICs_{intra} + $ICas_{\text{íter}}$ + $ICas_{\text{intra}}$

Si la inclusión al modelo de los índices de competencia sin discriminar por especie resulta en un mejor ajuste que la inclusión de los mismos índices calculados en sus formas íter e intraespecífica, esto significa que la competencia íter e intraespecífica es similar y que no existe un efecto de la mezcla (Río, et al., 2014). Los árboles de las especies *C. sempervirens*, *Q. ilex* y *Q. faginea* se computaron como competidores interespecíficos en todos los casos.

Todos los modelos se ajustaron por mínimos cuadrados ordinarios. Para corregir problemas de normalidad de los residuos se utilizaron transformaciones logarítmicas tanto de la variable dependiente como de las independientes. Para evaluar modelos, se chequeó la distribución de sus residuales por medio del análisis de los siguientes gráficos para asegurar: 1) la independencia de los errores en los gráficos de residuales vs predichos, 2) la igualdad de varianza de los errores en los gráficos de $\sqrt{}$ (residuales estandarizados) vs predichos y 3) la normalidad de los residuos en los gráficos qqplot.

3.5. Software.

Todos los cálculos y análisis se llevaron a cabo utilizando el software estadístico R (R Development core Team 2009). Para la datación y medición de los anillos de crecimiento se utilizó el paquete “measuRing” (Lara et al., 2015), para la corrección del fechado de las muestras dendrocronológicas y el proceso de *backdating* se utilizó el paquete “dplR” (Bunn, 2008), para la construcción de los índices de competencia se utilizaron los paquetes “spatstat” (Baddeley y Turner, 2005) y “siplab” (García, 2014), y para los análisis estadísticos se utilizaron los paquetes “stats” (R Development core Team, 2009) y “MuMIn” (Bartoń, 2009) (Ver ejemplos de Scripts en el anexo 2).

4. RESULTADOS.

Luego de un procedimiento de detección y eliminación de datos atípicos, y de la eliminación de los individuos del borde de la parcela, se contó con $n = 75$ individuos de *P. pinea* y $n = 86$ de individuos *P. halepensis* para modelar las relaciones entre el crecimiento y la competencia (Fig. 4 del anexo 1).

4.1. Crecimiento de cada especie.

Los resultados del ajuste del modelo reducido y aumentado, indican que el tamaño inicial de los árboles, la densidad de la parcela, así como la especie de los árboles son variables estadísticamente significativas para explicar el crecimiento en esta masa mixta (Tabla 2). Los resultados de la prueba de razón de verosimilitudes arrojan un

valor del estadístico F muy superior al valor crítico, e indican que el crecimiento de las dos especies en la masa mixta es diferente (crecimientos mayores para *P. halepensis*), y que deberá utilizarse un modelo diferente en cada especie para evaluar los efectos de la competencia.

Tabla 2. Parámetros estimados para los modelos reducido y aumentado. **AICc**, Criterio de información de Akaike corregido. **MSE**, Error cuadrático medio. **F-fisher**, Estadístico de Fisher. En negrita, el valor significativo para la variable *dummy* (SP), y el valor del estadístico de Fisher.

Modelo	β_0	sd.error	β_1	sd.error	β_2	sd.error	β_3	sd.error	R^2_{adj}	AICc	MSE	$\Delta MSE\%$
Reducido	4.5936***	0.8019	0.7009***	0.0645	-0.7301***	0.1086			0.49	172.4	0.1512	0
Aumentado	6.1267***	0.7096	0.6808***	0.0550	-0.9833***	0.0978	0.4335***	0.0538	0.63	118.3	0.1092	27.8
										F_{fisher}	Pr(>F)	
										64.92	1.344e-13***	

4.2. Selección de índices de competencia.

La tabla 3 muestra las mejores combinaciones de método-de-selección-de-competidores/índice-de-competencia para cada uno de los índices de competencia calculados. En general, los índices de competencia que no utilizaron información de copa fueron los que originaron las mayores reducciones del AICc y el MSE respecto del modelo base. En las figuras 3 y 4, se pueden observar gráficamente las reducciones del error que generó cada combinación, para cada uno de los índices evaluados.

4.2.1. *P. pinea*.

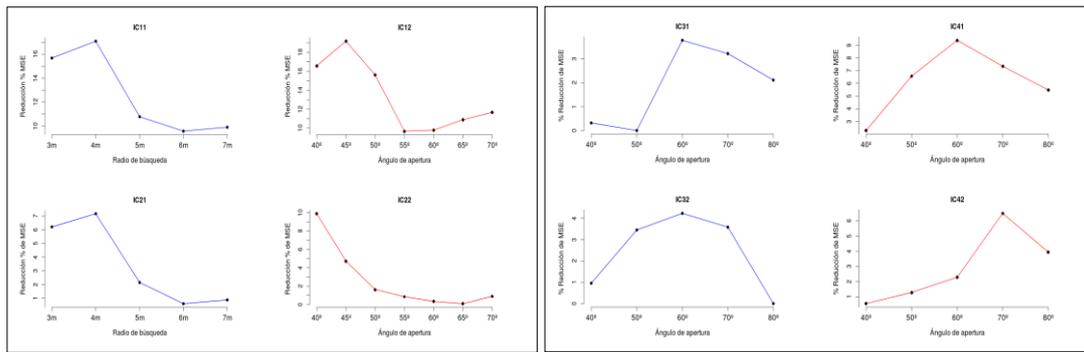
Los mejores índices de competencia simétrica en esta especie fueron lo que utilizaron para cuantificar la competencia una relación de tamaños (d_u) entre los individuos (IC_{11} , IC_{21}).

El simple conteo de vecinos (IC_{12} , IC_{22}) generó índices con parámetros significativos cuando se incorporaron al modelo, pero con menores disminuciones en el AICc y MSE. En cuanto a los métodos de selección de competidores, los ángulos de búsqueda funcionaron mejor que los radios de búsqueda. Los vecindarios de búsqueda que generaron las mayores disminuciones del MSE quedaron definidos por ángulos entre 40 y 45°, y radios de búsqueda de 4 m (Fig. 3).

Tabla 3. Mejores índices de competencia simétrica y asimétrica para *P. pinea* y *P. halepensis*. Solo se muestran los índices con parámetros significativos. **Modelo**, modelos base (primera fila para cada especie) y modelos extendidos con cada uno de los mejores índices de competencia. **AICc**, criterio de información de Akaike corregido. **MSE**, error cuadrático medio. **Δ MSE%**, disminución del MSE en por ciento respecto del modelo base. En negrita, los mejores modelos para cada especie.

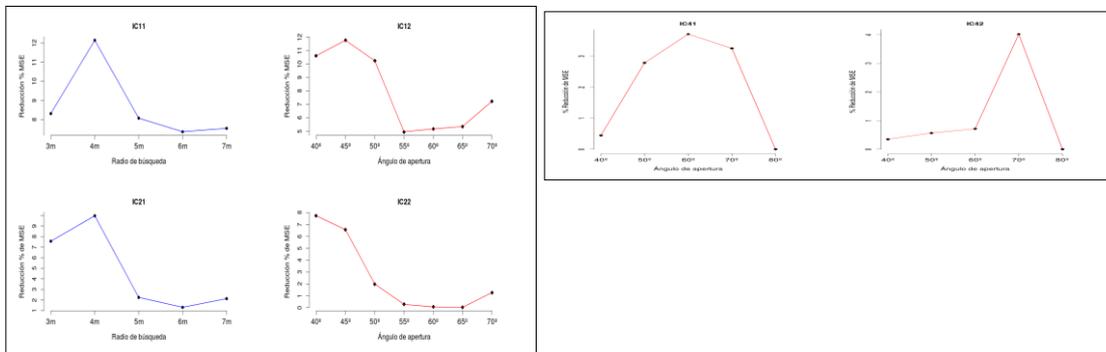
	Modelo	β_0	sd.error	β_1	sd.error	β_2	sd.error	β_3	sd.error	R ² adj	AICc	MSE	Δ MSE%
<i>P. pinea</i>	Base	6.02731***	0.835	0.80448***	0.070	-1.06996***	0.116	-	-	0.736	16.1874	0.064807	0
Simétrica	IC ₁₁ (r = 4 m)	5.45123***	0.780	0.6950***	0.071	-0.84487***	0.121	-0.43137***	0.112	0.7788	4.1493	0.0537	17.2
	IC ₁₂ (r = 4 m)	5.34177***	0.861	0.80824***	0.068	-0.93248***	0.127	-0.16970***	0.072	0.7523	12.90626	0.06016159	7.2
	IC₂₁ (β = 45°)	5.43769***	0.769	0.67950***	0.071	-0.83384***	0.120	-0.43009***	0.104	0.7844	2.512029	0.05237579	19.2
	IC ₂₂ (β = 40°)	5.09081***	0.865	0.80235***	0.067	-0.89687***	0.127	-0.17861**	0.063	0.7596	10.67315	0.05839670	9.9
Asimétrica	IC ₃₁ (β = 70°)	5.79319***	0.83680	0.73582***	0.08126	-0.96500***	0.13099	-0.20032.	0.11995	0.7433	15.59586	0.06235822	3.8
	IC ₃₂ (β = 60°)	5.76109***	0.83664	0.73998***	0.07884	-0.96372***	0.12940	-0.24854.	0.14031	0.7445	15.24208	0.06206476	4.3
	IC₄₁ (β = 60°)	5.87641***	0.80250	0.67004***	0.08416	-0.91575***	0.12519	-0.35575**	0.13116	0.7583	11.09090	0.05872287	9.4
	IC ₄₂ (β = 70°)	5.99559***	0.81334	0.69681***	0.08439	-0.96052***	0.12354	-0.27482*	0.12368	0.7506	13.44314	0.06059380	6.6
<i>P. halepensis</i>	Base	8.18965***	1.062	0.66803***	0.075	-1.21745***	0.151	-	-	0.6125	63.27870	0.11070972	0
Simétrica	IC₁₁ (r = 4 m)	6.99143***	1.063	0.50036***	0.086	-0.84098***	0.181	-0.49041**	0.145	0.6554	54.39726	0.09726163	12.2
	IC ₁₂ (r = 4 m)	6.87187***	1.104	0.60463***	0.074	-0.89956***	0.178	-0.30306**	0.100	0.6469	56.49813	0.09966686	10
	IC ₂₁ (β = 55°)	6.52195***	1.123	0.50541***	0.086	-0.76309***	0.198	-0.48165**	0.145	0.654	54.75641	0.09766865	11.8
	IC ₂₂ (β = 50°)	6.22455***	1.271	0.64399***	0.073	-0.83521***	0.206	-0.26182*	0.099	0.6381	58.61287	0.1021480	7.8
Asimétrica	IC ₃₁							ns					
	IC ₃₂							ns					
	IC ₄₁ (β = 60°)	7.68668***	1.08619	0.59696***	0.08428	-1.07130***	0.17048	-0.28363.	0.15956	0.6224	62.28327	0.1066020	3.8
	IC₄₂ (β = 70°)	7.52981***	1.10585	0.58212***	0.08738	-1.03493***	0.17868	-0.28395***	0.15318	0.6236	62.00462	0.1062572	4.1

Figura 3.



Porcentaje de disminución del MSE respecto del modelo base, de los índices de competencia evaluados, en *P. pinea*

Figura 4



Porcentaje de disminución del MSE respecto del modelo base, de los índices de competencia evaluados, en *P. halepensis*.

Todos los índices de competencia asimétrica (con variables de copa), dieron valores significativos de los parámetros, aunque con disminuciones menores en el AICc y MSE que los índices de competencia simétrica. En general, el índice KKL ($IC_{31,32}$) funcionó peor que el índice BDC, la significación de sus parámetros fue mucho menor, y fue de todos los índices el que generó las menores disminuciones del error respecto al modelo base. Para el índice BDC, la inserción del cono de búsqueda al 50% de la altura total del árbol central (IC_{41}) fue la que generó los mejores resultados. En todos los casos, los ángulos de búsqueda entre 60° y 70° grados fueron los que mejores resultados dieron (Fig. 3).

4.2.2. *P. halepensis*.

Las reducciones del error de los índices de competencia simétrica en esta especie fueron menores que las que se dieron en *P. pinea*, aunque siempre con mejores

resultados que los índices de competencia asimétrica. Los mejores índices de competencia simétrica también fueron los que utilizaron una relación de tamaños (d_u) entre los individuos (IC_{11} , IC_{22}) para cuantificar la competencia, sin embargo las diferencias entre estos índices y aquellos que utilizaron el simple conteo de vecinos fueron menores que en *P. pinea*. Los vecindarios de competencia quedaron definidos por radios de búsqueda pequeños (4m), similares a los obtenidos para *P. pinea*, y ángulos de apertura de cono entre 50° y 55°, mayores que los obtenidos para la otra especie analizada. Los radios de búsqueda fijos en esta especie funcionaron siempre mejor que los conos de búsqueda (Fig. 4), aunque las diferencias entre los dos métodos fueron menores. De los índices de competencia asimétrica, solo el índice BDC entregó parámetros significativos cuando se lo incorporó al modelo base. En este índice, la inserción del cono de búsqueda al 60% de la altura total del árbol central (IC_{42}) generó los mejores resultados y en todos los casos, los ángulos de búsqueda entre 60° y 70° grados fueron los que mejores resultados dieron (Fig. 4).

4.3. Índices de competencia simétrica y asimétrica finales.

Entre los índices de competencia simétrica y asimétrica, los primeros dieron siempre mejores resultados en todos los casos. El mejor índice de competencia simétrica para *P. pinea* fue el índice de competencia de Hegyi con un vecindario delimitado por un cono con ángulo de apertura de 40°, y en *P. halepensis* el mismo índice pero con un vecindario delimitado por un radio de búsqueda de 4 metros.

El mejor índice de competencia asimétrica en *P. pinea* fue el índice BDC, con un vecindario delimitado por un cono con su base al 50% de la altura total del árbol central y un ángulo de apertura de 60°, mientras que para *P. halepensis* fue el mismo índice pero con el cono ubicado a 60% de la altura total del árbol central, y con un ángulo de apertura de 70°.

4.4. Competencia simétrica/asimétrica – íter/intraespecífica.

La tabla 4 muestra los valores del ajuste del modelo aumentado con los mejores índices de competencia simétrica (ICs) y asimétrica ($ICas$) calculados, sin discriminar la especie de los competidores, y en sus formas íter e intraespecífica.

La inclusión del efecto de la competencia generó siempre una mejora en el modelo de crecimiento de las dos especies, con descensos en los valores de MSE y AICc importantes en algunos casos. En general, cuando los índices de competencia no se dividieron en sus formas íter e intraespecífica, y los modos de competencia se evaluaron de manera independiente, las mayores reducciones en el AICc y MSE las

Tabla 4. Índices de competencia simétrica y asimétrica totales y divididos por especie. **ICs**, es el mejor índice de competencia simétrica de la tabla 3 (calculado sin discriminar la especie del competidor). **ICas**, es el mejor índice de competencia asimétrica de la tabla 3 (calculado sin discriminar la especie del competidor). **inter,intra**, son **ICs** e **ICas** calculados en sus formas inter e intraespecífica.

Especie	Modelo	Intercepto	$\log(g)$	$\log(dens)$	IC simétrica	IC asimétrica	IC simétrica inter	IC simétrica intra	IC asimétrica inter	IC asimétrica intra	R ² adj	AICc	MSE	Δ MSE%
P. pinea	Base	5.45123***	0.80448***	-1.06996***							0.736	4.1493	0.06480	0
	ICs	5.43769***	0.67950***	-0.83384***	-0.43009***						0.7844	2.5120	0.0523757	19.2
	inter,intra	6.20185***	0.79851***	-1.09369***			ns	ns			0.7323	20.0374	0.0641082	1.1
	ICas	5.87641 ***	0.67004***	-0.91575***		-0.35575**					0.7583	11.0909	0.0587228	9.4
	inter,intra	6.31064***	0.63946***	-0.95650***					ns	-0.37119**	0.7691	8.9691	0.0553123	14.7
	ICs+ICas	5.46098***	0.65458***	-0.81584***	-0.38102**	ns					0.7828	4.3676	0.0520208	19.8
inter, intra	6.56611***	0.62673***	-0.98522***			ns	ns	ns	-0.39034***	0.7683	11.9797	0.0539029	16.9	
P. halepensis	Base	8.18965***	0.66803***	-1.21745***							0.6125	63.2787	0.1107097	0
	ICs	6.99143***	0.50036***	-0.84098***	-0.49041**						0.6554	54.3972	0.0972616	12.2
	inter,intra	6.96191***	0.55126***	-0.90363***			ns	-0.18098**			0.64	59.4279	0.1003839	9.4
	ICas	7.52981***	0.58212***	-1.03493***		-0.28395.					0.6236	62.0046	0.106257	4.1
	inter,intra	7.69430***	0.64031***	-1.11323***					ns	ns	0.617	64.7541	0.106797	3.6
	ICs +ICas	6.97519***	0.49846***	-0.83732***	-0.48134**	ns					0.6512	56.7012	0.0972511	12.2
inter,intra	6.77996***	0.59941***	-0.91413***			ns	-0.26095*	ns	ns	0.638	62.5637	0.0984521	11.1	

produjo el índice de competencia simétrica en las dos especies. La mejora del modelo con la incorporación de este índice fue mayor en *P. pinea*. Las reducciones del error variaron desde un 19.2% para el índice de competencia simétrica en *P. pinea*, hasta un 4.1% para el índice de competencia asimétrica en *P. halepensis*.

Cuando los índices de competencia se evaluaron de manera conjunta, el efecto de la competencia simétrica fue muy fuerte, y el índice de competencia asimétrica no entregó parámetros significativos en ninguna de las especies.

En el caso de la competencia simétrica, la división por especies solo entregó parámetros significativos en *P. halepensis* para los efectos de la competencia intraespecífica, y ningún parámetro significativo en *P. pinea*. Para este modo de competencia, la división por especies no fue mejor en ninguno de los casos respecto del enfoque sin discriminar por especies.

La división de la competencia asimétrica en sus formas íter e intraespecífica, entregó parámetros significativos solo en *P. pinea* para los efectos de la competencia intraespecífica. La misma división de la competencia en *P. halepensis* no entregó parámetros significativos. Tampoco en este caso la división por especies fue mejor que el enfoque sin discriminar por especies.

Cuando se incorporaron al modelo de manera conjunta los dos modos de competencia divididos por especie, los comportamientos se mantuvieron, y solo fue significativa la competencia simétrica intraespecífica en *P. halepensis*, la competencia asimétrica intraespecífica en *P. pinea*, y el modelo no fue mejor que el enfoque sin discriminar por especies.

5. DISCUSIÓN.

El presente estudio analiza el crecimiento y competencia en una masa mixta de *P. pinea* y *P. halepensis*, ubicada fuera de su zona de ocurrencia natural. Aunque los resultados de este estudio indican que las dos especies crecieron de manera diferente durante el periodo de estudio, no se evidenciaron efectos de la mezcla. Es último significa que la competencia interespecífica e intraespecífica no se pueden considerar diferentes en esta mezcla.

5.1. Cuantificación de la competencia.

Los índices de competencia utilizados en este trabajo lograron caracterizar la situación de competencia local en la mayoría de los casos. El enfoque utilizado para evaluarlos ha sido propuesto por varios autores, debido a que permite controlar algunos factores

importantes que influyen el crecimiento del árbol individual, como el ambiente general de competencia de la masa y la edad/tamaño de los individuos (Daniels et al., 1986; Tomé y Burkhart, 1998; Bravo et al., 2001). Tanto el tamaño inicial de los árboles y la densidad de la masa, como la situación de competencia local fueron variables importantes para explicar de manera conjunta el crecimiento de los árboles en las dos especies, logrando explicar entre el 78% (*P. pinea*) y el 65% (*P. halepensis*) de la variabilidad del conjunto de datos analizados.

Las mejoras en el crecimiento generadas por la incorporación de los índices de competencia al modelo fueron mayores en *P. pinea* (19.2%) que en *P. halepensis* (12.2%). De acuerdo con Welden y Slauson (1986), la mejora en el modelo de crecimiento que origina un índice de competencia representa la importancia de la competencia en relación a los demás factores que modifican el crecimiento, mientras que el valor de su coeficiente de regresión representa la intensidad de la competencia. Al igual que con la densidad, el signo de los coeficientes de regresión en los índices de competencia fue siempre negativo, indicando una relación inversa entre el aumento de la competencia y el crecimiento.

La introducción de los índices de competencia al modelo base de crecimiento no fue siempre significativa. Esto es particularmente cierto para el índice KKL, que en *P. halepensis* no fue capaz de mejorar el modelo base, e incluso en *P. pinea*, donde su incorporación generó las menores reducciones del error y los parámetros fueron ligeramente significativos ($p < 0.1$). De acuerdo con Pretzsch et al. (2002), la sección transversal de copas utilizada en la relación de tamaños del índice KKL puede ser diferente a la que se da a la máxima anchura de copa, cuando el vértice del cono de búsqueda se ubica por encima de la altura de la base de la copa. Desafortunadamente, con la información de copas disponible para las especies no fue posible evaluar estas variantes del índice y su posible mejora en la contribución del modelo.

En todos los índices que dieron parámetros significativos, el ambiente local de competencia quedó delimitado en por ángulos y radios pequeños, lo que indica que el sitio de estudio se trata de una masa joven, en donde los procesos de competencia tienen lugar en un vecindario restringido. De acuerdo con Daniels et al. (1986) y Burton (1993), los radios de vecindad se relacionan inversamente con la zona de influencia del árbol, y estas zonas tienden a ser mayores a medida que el tamaño y la edad de los individuos incrementan.

Con excepción del índice IC_{22} , para todos los demás índices fue posible encontrar un valor óptimo de radio de búsqueda o ángulo de apertura de cono por medio de un

proceso iterativo (Fig. 3 y 4). Un punto importante a destacar al respecto es que los vecindarios de competencia más adecuados siempre tuvieron distancias mayores que la que delimita promedio de la distancia al vecino más cercano (3,2 m) y, según De Luis (1998) esto indicaría que la competencia en esta masa es principalmente por recursos del suelo, lo que se corresponde con las características de clima mediterráneo de la zona de estudio.

Por último, las diferencias entre los índices que utilizaron información de la distancia y el tamaño de los competidores y aquellos que solo contaron la cantidad de competidores (densidad local) dentro de un vecindario determinado, fueron escasas en *P. halepensis*, lo que indica que, para esta especie, la masa puede considerarse relativamente homogénea, y que en un vecindario dado, la presencia del competidor puede ser suficiente información para estimar su contribución al nivel de competencia local.

5.2. Competencia simétrica y asimétrica.

Los índices de competencia simétrica fueron, para las dos especies, los que mejor explicaron la situación de competencia local. Cuando se evaluaron de manera conjunta con los índices de competencia asimétrica, estos últimos no fueron significativos, indicando que los principales procesos de competencia en esta masa no están caracterizados por la disponibilidad de luz.

Los índices de competencia basados en variables de copa han demostrado ser mejores para caracterizar los procesos de competencia asimétrica que los índices basados en el diámetro a la altura del pecho, debido a que las diferencias en la morfología de las copas entre las especies se encuentran estrechamente relacionadas con la competencia por luz, cuando ésta es un recurso limitante (Bravo et al., 2001). Aunque las dos especies presentan características de copa distintas, lo que podría llegar a definir aptitudes de competencia por luz diferentes, existen fuertes evidencias de que los procesos de competencia asimétrica puede no a ocurrir a densidades bajas, o cuando la luz no es un recurso limitante (Schwinning y Weiner, 1998). Los resultados de este estudio están en línea con los Olivar et al. (2014), que en el mismo sitio experimental, estudiando el crecimiento diamétrico quincenal de *P. halepensis* durante dos años consecutivos luego de la clara, encontró que la humedad de suelo fue el principal factor ambiental relacionado con el crecimiento, lo que puede explicar el bajo rendimiento de los índices de competencia asimétrica en este estudio.

Por otro lado el resultado en el tiempo de la competencia asimétrica (y uno de los factores que la promueven) son las grandes diferencias de tamaño entre los

individuos, principalmente en altura (Weiner, 1990; Pretzsch, 2012). Las tablas 1-4 del anexo 1, describen las principales variables de masa de las parcelas, y en ellas se puede observar que no existen grandes diferencias en alturas ni entre especies, ni dentro de cada especie.

5.3. Diferencias en el crecimiento y competencia íter/intraespecífica.

De acuerdo con nuestra primera hipótesis, los individuos de las diferentes especies crecieron a tasas distintas durante el periodo de crecimiento analizado. El modelo que incluye la especie de los árboles indicó que los individuos de *P. halepensis* crecieron significativamente más que los individuos de *P. pinea*.

Sin embargo, los resultados de los análisis no permitieron confirmar la segunda hipótesis de trabajo. El crecimiento de ninguna de las especies estuvo influenciado de manera particular por la presencia de la otra especie y, en ninguna de las combinaciones de índices de competencia evaluadas, el efecto por separado de la competencia interespecífica parece ser relevante para modelar el crecimiento de las dos especies en la mezcla.

Esto parece indicar que, al menos en esta etapa del desarrollo, las dos especies desempeñan roles parecidos en la masa, de manera que pueden coexistir en equilibrio, pero que *P. halepensis* encuentra mejores condiciones de crecimiento que *P. pinea*, sin llegar a perjudicarla.

Aunque en este estudio no se ha medido la respuesta al clima de las dos especies, los estudios previos de Olivar et al. (2014) en el mismo sitio experimental, que indican que la humedad del suelo es un factor determinante en el crecimiento del pino carrasco, así como la mejor adaptación de esta especie a las condiciones de sequía respecto del pino piñonero (Castro et al., 2005), inducen a pensar que son las causas de su mejor desempeño respecto al *P. pinea*. Por otro lado, a diferencia de *P. pinea* donde las fallas en la fase de regeneración han sido puestas de manifiesto en numerosos estudios (Manso et al. 2012, 2013; Barbeito et al., 2008), *P. halepensis* ha demostrado también poseer varias estrategias reproductivas que permiten su regeneración exitosa luego de diferentes disturbios (Ne'eman et al., 2004, Ruano et al., 2013). Sin embargo, la producción de frutos de pino piñonero constituye un mercado muy importante, capaz de generar ingresos en ocasiones mayores que la producción de madera (Calama y montero, 2007), de manera que las prácticas selvícolas tendientes a estimular a esta especie en la mezcla no deberían descartarse.

La mayor parte de la investigación en masas mixtas, se ha llevado a cabo en mezclas de especies con características ecológicas contrastantes (tolerante/intolerante a la

sombra, grandes diferencias en el crecimiento en altura, etc.). En la actualidad, el volumen de información sobre masas mixtas con especies que presenten características ecológicas similares, como el caso del presente trabajo, es considerablemente menor. Puede citarse el trabajo de Erickson et al. (2009), sobre una masa mixta con dos coníferas similares, en donde la identidad (especie) de los competidores no tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento. Sin embargo, la comprensión de los mecanismos que determinan la estabilidad y coexistencia de mezclas con especies similares puede ser atractiva desde el punto de vista de la gestión forestal, ya que supondrían un sistema relativamente fácil de manejar (Collet et al. 2014), con las ventajas de la diversificación de productos (piñones, madera, por ejemplo) y servicios (protección contra la erosión, conservación de la biodiversidad, esparcimiento).

Los modelos de crecimiento de árbol individual incorporan el efecto de la clara por medio de la descripción de la competencia local y de la densidad de la masa, sin la necesidad de utilizar parámetros que describan la intensidad, el tipo o el tiempo desde la clara. Aunque estos modelos asumen que un árbol en una parcela recientemente aclarada crecerá exactamente igual que un árbol en condiciones de competencia similares pero sin el efecto de la clara (Pukkala, 1998), algunos estudios han remarcado que estos modelos pueden sobrestimar el efecto de la reducción de competencia en árboles recientemente liberados por la clara, debido a factores como el estrés post-clara, que pueden retardar la respuesta por parte de los árboles (Courbaud, 2000). Sin embargo también existen estudios en los que no se han encontrado tales efectos (Norgrove y Hauser, 2002). Pukkala et al. (2002) en *P. silvestris*, encontró ligeras sobre-estimaciones del crecimiento en modelos de árbol individual solo en los dos primeros años luego de la clara, e indica que para períodos de crecimiento de 5 años o más, los modelos no produjeron estimaciones sesgadas del crecimiento, y no fueron necesarias correcciones especiales para contabilizar un efecto de la clara más allá de los cambios en las condiciones de competencia.

Sin embargo, los efectos de la clara pueden haber jugado un papel determinante en la aparición de las interacciones entre especies. Numerosos estudios han puesto de manifiesto que, tanto la disponibilidad (temporal/espacial) de recursos como aumento (o la disminución) de la densidad son factores claves para la manifestación de interacciones entre las especies (Larocque et al., 2012). Forrester (2014), señala que a densidades muy bajas, la mayor parte de las interacciones pueden ser muy débiles como para detectarse. Sin embargo, Olivar et al. (2014) sobre las mismas parcelas de este trabajo, encontraron que el crecimiento radial en los dos años posteriores a la

clara solo presentó respuestas significativamente diferentes en la parcela más aclarada (45% del área basimétrica), y que la intensidad de la clara no fue suficiente para generar una liberación del crecimiento en las demás parcelas, indicando que los árboles en las parcelas menos aclaradas aún pueden encontrarse en condiciones de densidad elevada.

Por otro lado, existen evidencias de que las interacciones entre las especies de una masa mixta pueden cambiar en función del estado de desarrollo del rodal (Cavar et al., 2011). Ganatsas y Thanasis (2009), en la costa sureste de Grecia, estudiaron los procesos de invasión del pino carrasco sobre masas coetáneas habitadas originalmente por *P. pinea*, y concluyen que la mayor tasa de crecimiento en altura de *P. halepensis* y su alta producción de semillas, sumadas a la escasa regeneración de *P. pinea*, son factores determinantes que definen, en el largo plazo, una sustitución del pino piñonero por el pino carrasco en la zona estudiada. Por otro lado, De Luis et al. (2009) estudiaron la dinámica de crecimiento de individuos sin competencia en una masa mixta coetánea de *P. halepensis* y *P. pinea* en la costa de Alicante (España), y encontraron mayores diferencias en el crecimiento entre individuos de diferente clase social dentro de una misma especie, que entre individuos de la misma clase social de diferentes especies. Estos dos estudios parecen indicar que, cuando *P. halepensis* no tiene una ventaja inicial sobre *P. pinea*, el crecimiento de las especies puede ser similar y la masa puede permanecer estable, al menos hasta el próximo período de regeneración.

De acuerdo con Pretzsch et al. (2012), las interacciones negativas entre las especies de una mezcla, ocurren frecuentemente cuando alguna de las especies adquiere una ventaja inicial, principalmente por un mayor crecimiento en altura, que en el largo plazo determina la aparición de procesos de competencia interespecífica, que pueden generar la exclusión de la especie menos favorecida. Por último este autor además sugiere que en muchos casos, la ventaja de una especie sobre otra en una masa mixta no necesariamente tiene que generar a un aumento de su biomasa, sino que también puede traducirse en una mejora de su aptitud reproductiva (*fitness*), o en una disminución de la aptitud reproductiva de la otra especie. Esta última observación puede ser particularmente relevante, si se tiene en cuenta que la principal fuente de aprovechamiento de *P. pinea* es la cosecha de sus frutos.

6. CONCLUSIONES.

Aunque existen evidencias que ponen en duda la inestabilidad de las masas mixtas de *P. pinea* y *P. halepensis* cuando se encuentran fuera de su zona de ocurrencia natural

(Gnatsas y Thanasis, 2009), la masa mixta analizada no muestra efectos de interacciones entre las especies, y los efectos de la competencia interespecífica no fueron importantes para explicar el incremento en área basimétrica durante el periodo de tiempo analizado en ninguna de las especies.

En las dos especies fue posible caracterizar la situación de competencia local por medio de la utilización de índices de competencia dependientes de la distancia, que generaron mejoras importantes en el modelo de crecimiento. En esta mezcla, la competencia ocurre en un vecindario restringido, y está mejor explicada por los fenómenos de competencia simétrica, relacionados con la disponibilidad de recursos del suelo.

Aunque las dos especies crecieron de manera diferente durante el periodo de crecimiento analizado, con mayores incrementos para *P. halepensis*, estas diferencias no se pueden atribuir a la presencia de interacciones interespecíficas

7. BIBLIOGRAFÍA.

- Baddeley A, Turner R, 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *J. Stat. Softw* 12(6): 1-42.
- Barbeito I, Pardos M, Calama R, Canellas I, 2008. Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81(5): 617-629.
- Bartoń K, 2009. MuMIn: multi-model inference. R package, version 0.12.2. Available at: <http://rforge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Biging GS, Dobbertin M, 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *For Sci* 38: 695-720.
- 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(12): 2237-2247.
- BRAVO ET AL., 2011. Growth and yield models in Spain: historical overview, contemporary examples and perspectives. Research Institute of Sustainable Forest Management (University of Valladolid-INIA) and Forest Management Unit (University of Santiago de Compostela), Madrid, Spain, 72 pp.
- Bunn A, 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26(2): 115-124.
- Burkhart HE, 2003. Suggestions for choosing an appropriate level for modelling forest stands, En: *Modelling Forest Systems* (Amaro A., Reed D., Soares P., eds.). pp: 3-10. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- Burkhart HE, Tomé M, 2012. *Modeling forest trees and stands*. Springer, Dordrecht, Heidelberg, New York, London. 457 pp.
- Burton PJ, 1993. Some limitations inherent to static indices of plant competition. *Can J Forest Res* 23(10): 2141-2152.
- Calama R, Cañadas N, Montero G, 2003. Inter-regional variability in site index models for even-aged stands of stone pine (*Pinus pinea* L.) in Spain. *Ann For Sci* 60(3): 259-269.
- 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.
- Calama R, Montero G, 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *Eur J For Res* 126(1): 23-35.
- Canham CD, LePage PT, Coates KD, 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res* 34(4): 778-787.
- Cañadas MN, Güemes CG^a, Garriga E, Montero G, 2001. Estimación de la dimensión de copa de los árboles de *Pinus pinea* L. en las masas del sistema central. Disponible en:

http://secforestales.org/publicaciones/index.php/congresos_forestales/article/view/15771/15614

- Castro EB et al., 2005. Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica. Editorial Planeta, Barcelona, España. 597 pp.
- Cavard X, Bergeron Y, Chen YH, Paré D, Laganière J, Brassard B, 2011. Competition and facilitation between tree species change with stand. *Oikos* 120(11): 1683-1695.
- Collet C, Ningre F, Barbeito I, Arnaud A, Piboule A, 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(4): 711-719.
- Condés S, Sterba H, 2005. Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. *For Ecol Manage* 217(2): 203-218.
- Courbaud B, 2000. Comparing light interception with stand basal area for predicting tree growth. *Tree Physiol* 20: 407-414.
- D'Amato AW, Puettmann KJ, 2004. The relative dominance hypothesis explains interaction dynamics in mixed species *Alnus rubra*/*Pseudotsuga menziesii* forests. *J Ecol* 92: 450-463.
- Daniels RF, Burkhart HE, Clason TR. 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Can J For Res* 16: 1230-1237.
- De Luis M, Raventós J, Cortina J, Moro MJ, Bellot J, 1998. Assessing components of a competition index to predict growth in an even-aged *Pinus nigra* stand. *New Forests* 15(3): 223-242.
- De Luis M, Klemen N, Čufar K, Raventós J, 2009. Size mediated climate-growth relationships in *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. *Trees* 23: 1065-1073.
- Erickson HE, Harrington CA, Marshall DD, 2009. Tree growth at stand and individual scales in two dual-species mixture experiments in southern Washington State, USA. *Can J Forest Res* 39: 1119-1132.
- 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.
- Fao. (2002). Evaluacion de los recursos forestales mundiales 2000. Informe principal. FAO Forestry Paper. Etude FAO Forests. Estudio FAO: Montes (FAO), (62).
- 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(2): 106-117.
- García O, 1994. The state-space approach in growth modelling. *Can J For Res* 24: 1894-1903.

- García O, 2014b. Siplab, a spatial individual-based plant modelling system. *Comput Ecol Softw* 4(4): 215-222.
- Hegyí F, 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. In: Fries J (ed) *Growth models for tree and stand simulation*. Royal College of Forestry, Stockholm, pp 74-90, Research Notes 30.
- Kelty MJ, 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. En: *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests*; Kelty, MJ, Larson, BC, Oliver, CD (eds.). pp: 125–141. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston.
- Kelty MJ, 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *For Ecol Manage* 233: 195-204.
- Lang AC, Härdtle W, Bruehlheide H, von Oheimb G, 2014. Local neighborhood competition following an extraordinary snow break event: implications for tree-individual growth. *IFOREST* 7(1): 19.
- Lara W, Bravo F, Sierra C, 2015. measuRing: An R package to measure tree-ring widths from scanned images. *Dendrochronologia* 34: 43-50.
- Larocque GR, Luckai N, Adhikary SN, Groot A, Bell FW, Sharma M, 2012. Competition theory science and application in mixed forest stands: review of experimental and modelling methods and suggestions for future research. *Environ Rev* 21(2): 71-84.
- Manso R, Pardos M, Keyes CR, Calama R, 2012. Modelling the spatio-temporal pattern of primary dispersal in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Ecol Model* 226: 11-21.
- Manso R, Calama R, Madrigal G, Pardos M, 2013. A silviculture-oriented spatio-temporal model for germination in *Pinus pinea* L. in the Spanish Northern Plateau based on a direct seeding experiment. *Eur J For Res* 132(5-6): 969-982.
- Mäkinen H, Isomäki A, 2004. Thinning intensity and long-term changes in increment and stem form of Norway spruce trees. *For Ecol Manage* 201(2): 295-309.
- Martínez F, Montero G, 2004. The *Pinus pinea* L. woodlands along the coast of the South-western Spain: Data for a new geobotanical interpretation. *Plant Ecol* 175: 1-18.
- McCarthy J, 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environ Rev* 9(1): 1-59.
- Moussouris Y, Regato P, 1999. An overview of non timber forest products in the Mediterranean region. FAO on-line publications, <http://www.fao.org/docrep/x5593e/x5593e00.htm>.
- Ne'eman G, Goubitz S, Nathan R, 2004- Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire - a critical review. *Plant Ecol* 171: 69-79

- Norgrove L, Hauser S, 2002. Measured growth and tree biomass estimates of *Terminalia ivorensis* in the 3 years after thinning to different stand densities in an agrisilvicultural system in southern Cameroon. *For Ecol Manage* 166: 261-270.
- Olivar J, Bogino S, Rathgeber C, Bonnesoeur V, Bravo F, 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(3): 395-404.
- Oliver CD, Larson BL, 1996. Forest stand dynamics. Update edition. John Wiley & Sons, Inc., New York. 520 pp.
- Perot T, Goreaud F, Ginisty C, Dhôte JF, 2010. A model bridging distance-dependent and distance-independent tree models to simulate the growth of mixed forests. *Ann For Sci* 67(5): 502.
- Perot T, Picard N, 2012. Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecol Res* 27(1): 83-94.
- Pretzsch H, 2009. Forest dynamics, growth, and yield. From Measurement to Model. Springer Berlin, Heidelberg. 663 pp.
- Pretzsch H, Bibera P, Ďurský J, 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For Ecol Manage* 162: 3-21.
- 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.
- PRETZSCH H ET AL., 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur J For Res* 134(5): 927-947.
- Puettmann KJ, Coates KD, Messier C, 2008. A critique of silviculture: managing for complexity. Island Press, Washington, D.C. 208 pp.
- Pukkala T, Miina J, Kellomäki S, 1998. Response to different thinning intensities in young *Pinus sylvestris*. *Scand J Forest Res* 13: 141-150.
- Pukkala T, Miina J, Palahi M, 2002. Thinning response and thinning bias in a young Scots pine stand. *Silva Fenn* 36: 827-840.
- Raventós J, De Luis M, Gras MJ, Čufar K, González-Hidalgo JC, Bonet A, Sánchez JR, 2001. Growth of *Pinus pinea* and *Pinus halepensis* as affected by dryness and marine spray in a semiarid sand dune ecosystem. *Dendrochronologia* 19:211-220.
- Río M, Calama R, Cañellas I, Roig S, Montero G, 2008. Thinning intensity and growth response in SW-European Scots pine stands. *Ann For Sci* 65(3): 308-308.
- 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.
- 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(4): 357-366.
- Schwinning S, Weiner J, 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113(4): 447-455.
- Stokes M, Smiley T, 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago. 73 pp.
- Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P, Pardos JA, 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: A comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *J Ecol* 89: 629-638.
- Tomé M, Burkhardt HE. 1989. Distance-Dependent Competition Measures for Predicting Growth of Individual Trees. *Forest Sci* 35(3) 816-831.
- Toromani E, Pasho E, Alla AQ, Mine V, Çollaku N, 2015. Radial growth responses of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. forests to climate variability in Western Albania. *Geochronometria* 42(1): 91-99.
- Valinger E, Elfving B, Mörling T, 2000. Twelve-year growth response of Scots pine to thinning and nitrogen fertilisation. *For Ecol Manage* 134(1): 45-53.
- Vanclay JK, 1994. Modeling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests. CAB International, Oxon, U.K. 312 pp.
- von Oheimb G, Lang AC, Bruelheide H, Forrester DI, Wäsche I, Yu M, Härdtle W, 2011. Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: the role of local neighbourhood competition. *For Ecol Manage* 261(3): 499-507.
- Weiner J, 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol Evol* 5(11): 360-364.
- Weiner J, Solbrig OT, 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61: 334-336.
- Weiskittel AR, Hann DW, Kershaw Jr. JA, Vanclay JK, 2011. Forest growth and yield modeling. John Wiley & Sons. 405 pp.
- Welden CW, Slauson WL, 1986. The intensity of competition versus its importance: An overlooked distinction and some implications. *Q Rev Biol* 61: 23-46
- Wichmann L, 2001. Annual variations in competition symmetry in even-aged sitka spruce. *Ann Bot* 88: 145-151.

Zeide B, 2004. How to measure density. *Trees* 19: 1-14.

Zhao D, Borders B, Wilson M, Rathbun SL, 2006. Modeling neighborhood effects on the growth and survival of individual trees in a natural temperate species-rich forest. *Ecol Model* 196(1): 90-102.

8. AGRADECIMIENTOS.

Este trabajo no hubiese sido posible sin la colaboración de muchas personas que fueron fundamentales tanto en el trabajo de campo como para resolver muchas de mis dudas. Quiero agradecer a Cristobal, José, Jorge, María y a toda la gente de “la 217” y “la 218”. A Wilson por su tenacidad para predicar el uso del software R y por resolver muchas de nuestras dudas. A Felipe Bravo y Andrés Bravo-Oviedo por las valiosas aportaciones y correcciones del manuscrito.

Es posible que olvide a muchas personas. Pido disculpas y agradezco a los anónimos, de corazón.

Quiero agradecer a la familia Argentina que siempre ha hecho todo lo necesario para que no extrañe la querencia, y a toda la familia Española que también ha hecho su parte para que me sienta como en casa.

También quiero agradecer al Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible por permitirme utilizar todas las instalaciones necesarias para el trabajo, y al programa de movilidad ERASMUS MUNDUS – PEACE que es quien financia mi estancia en España y mi formación en la Universidad de Valladolid.

Finalmente, agradecer a Marta Vergarechea por darme todo el apoyo necesario y confiar en mí de manera incondicional.

ANEXO 1. Tablas y Figuras.

Tablas 1-5. Principales variables de masa en las cuatro parcelas de estudio, para cada una de las especies presentes. **N**, densidad. **d_{u2010}**, diámetro sin corteza al 2010. **h₂₀₁₀**, altura total al 2010. **G₂₀₀₉**, área basimétrica antes y después de la clara.

Tabla 1

Parcela 1	N (ha ⁻¹)	d _{u 2010} (cm)				h ₂₀₁₀ (m)				G ₂₀₀₉ (m ² *ha ⁻¹)	
		Media	sd	Min.	Máx.	Media	sd	Min.	Máx.	Antes-clara	después-clara
P. halepensis	455	16.72	5.62	5.33	28.66	10.12	1.58	6.13	12.55	15.95	15.95
P. pinea	255	16.73	4.77	6.39	27.32	8.48	1.03	5.82	10.21	6.85	6.85
C. sempervirens	170	13.96	4.28	7.33	30.46	8.04	0.77	6.42	9.85	2.60	2.60
Q. faginea	40	10.47	3.56	7.56	16.2	5.85	1.28	4.00	7.50	0.35	0.35
Q. ilex	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	920									25.75	25.75

Tabla 2

Parcela 2	N (ha ⁻¹)	d _{u 2010} (cm)				h ₂₀₁₀ (m)				G ₂₀₀₉ (m ² *ha ⁻¹)	
		Media	sd	Min.	Máx.	Media	sd	Min.	Máx.	Antes-clara	después-clara
P. halepensis	360	18.08	4.55	5.61	27.31	10.58	1.27	6.26	12.42	19.75	12.95
P. pinea	215	17.26	4.00	6.79	25.86	8.62	0.87	5.96	10.06	7.55	7.30
C. sempervirens	5	12.11	-	-	-	7.74	-	-	-	0.85	0.15
Q. faginea	85	9.64	2.09	6.58	13.28	6.35	1.51	4.20	9.00	0.65	0.65
Q. ilex	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	665									28.8	21.05

Tabla 3

Parcela 3	N (ha ⁻¹)	d _{u 2010} (cm)				h ₂₀₁₀ (m)				G ₂₀₀₉ (m ² *ha ⁻¹)	
		Media	sd	Min.	Máx.	Media	sd	Min.	Máx.	Antes-clara	después-clara
P. halepensis	180	15.79	5.51	6.08	26.95	9.87	1.60	6.47	12.39	10.85	6.50
P. pinea	305	17.48	3.74	8.94	24.62	8.68	0.77	6.62	9.23	9.30	9.25
C. sempervirens	40	18.05	6.12	12.00	31.53	8.71	0.69	7.72	9.82	2.65	0.70
Q. faginea	45	11.84	2.31	8.61	15.25	6.72	0.86	5.6	7.80	0.60	0.60
Q. ilex	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	570									23.4	17.05

Tabla 4

Parcela 4	N (ha ⁻¹)	d _{u 2010} (cm)				h ₂₀₁₀ (m)				G ₂₀₀₉ (m ² *ha ⁻¹)	
		Media	sd	Min.	Máx.	Media	sd	Min.	Máx.	Antes-clara	después-clara
P. halepensis	135	20.94	3.88	13.70	29.33	11.30	0.80	9.46	12.61	13.00	4.30
P. pinea	185	19.08	4.04	10.10	27.30	8.98	0.60	6.96	10.21	5.20	5.15
C. sempervirens	55	15.41	5.22	7.02	23.29	8.30	1.11	6.32	9.59	4.05	0.80
Q. faginea	5	10.18	-	-	-	6.40	-	-	-	0.15	0.15
Q. ilex	15	12.10	3.16	9.79	15.70	7.03	0.30	5.00	8.00	0.20	0.20
Total	395									22.6	10.6

Tabla 5. Resultados del ajuste de la relación $h \sim d$ local para *P. halepensis*, *P. pinea* y *C. sempervirens*.

Especie	β_0	β_2	β_3	R^2_{adj}
<i>P. halepensis</i>	3.408221***	0.554267***	-0.008200***	0.7093
<i>P. pinea</i>	3.509126***	0.398208***	-0.005593**	0.6043
<i>C. sempervirens</i>	3.764832***	0.413831***	-0.007025**	0.533

P. halepensis y *C. sempervirens* $\leftarrow h = \beta_0 + \beta_1 d + \beta_2 d^2$

P. pinea $\leftarrow \log(h) = \log(\beta_0) + \beta_1 d$

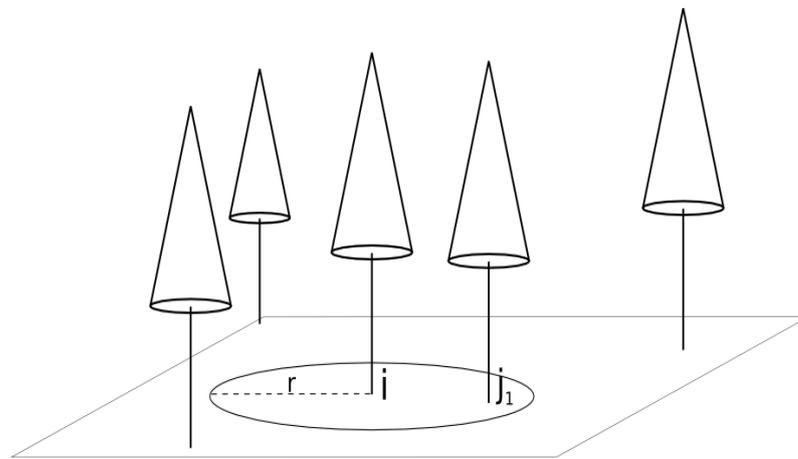


Figura 1. Selección de competidores por radio de búsqueda fijo.

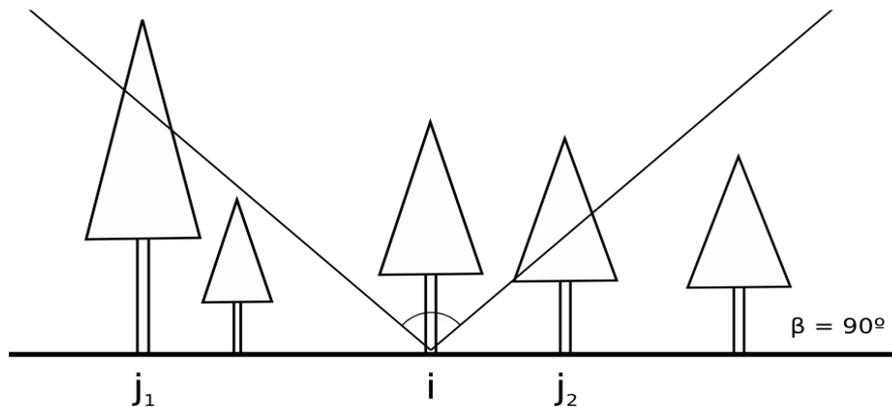


Figura 2. Selección de competidores con cono de búsqueda..

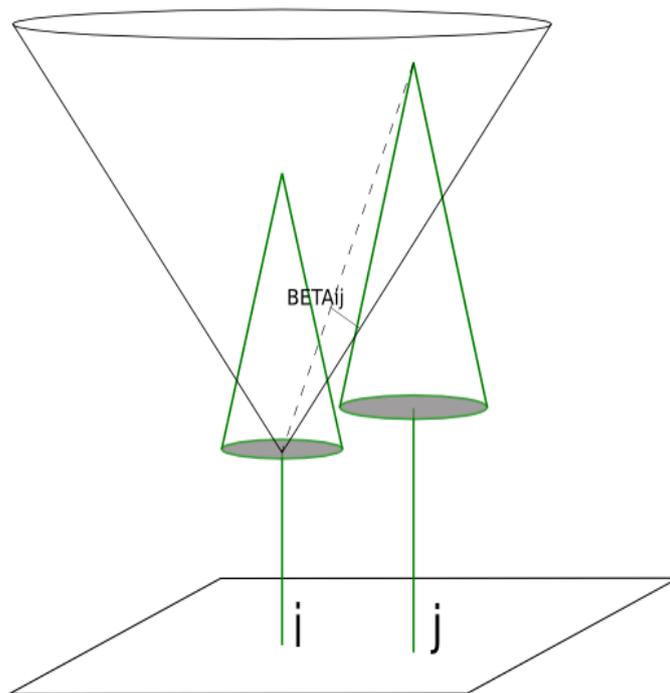


Figura 3. Selección de competidores utilizada por los índices KKL y BDE. Cálculo de ángulo $BETA_{ij}$ utilizado solo en el índice KKL.

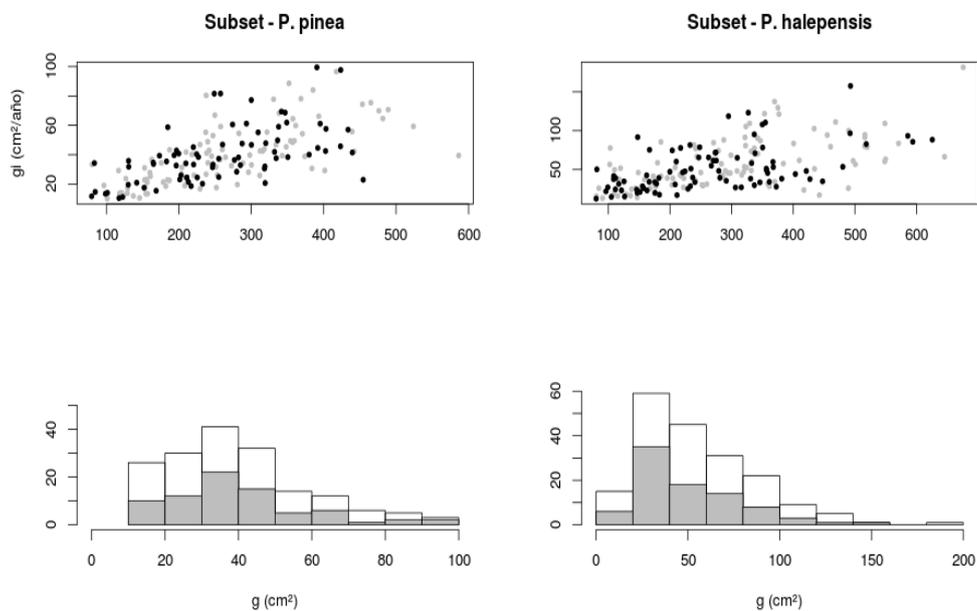


Figura 4. Submuestra de árboles utilizados para modelizar el crecimiento, luego de eliminados los árboles de borde de la parcela. Eje x (todas las gráficas), área basimétrica de los individuos. Eje y (todas las gráficas) incremento en área basimétrica en el período de estudio.

ANEXO 2. Scripts para el cálculo de diferentes índices de competencia.

Ejemplo 1. Cálculo del índice de competencia de Hegyi, con radio fijo de búsqueda.

```
#####  
#cargar paquetes a utilizar  
require("spatstat")  
require("siplab")  
##Creación de un patrón espacial de puntos.  
# data.frame con coordenadas de las esquinas de la parcela.  
> plesquina  
      x      y  
185 1030.32 1025.73  
186  980.22 1019.36  
187  984.56  977.39  
188 1034.38  985.51  
  
#creación de una "ventana de observación"  
parcela1.win<-as.owin(owin(poly=plesquina))  
#data.frame con datos de los árboles  
> head(ind1)  
      x      y  code  dib10  
1 1013.14 994.86 P1_027 6.392353  
2 1024.87 984.24 P1_323 17.476975  
3 1018.86 983.53 P1_325 12.707435  
  
#creación del patrón espacial de puntos "parcela1.pp"  
parcela1.pp<-as.ppp(X=ind1[,1:2],W=parcela1.win)  
#incorporación de "marcas" al patrón espacial  
parcela1.ppp<-parcela1.pp%mark%ind1$code  
parcela1.ppp$marks<data.frame(code=parcela1.ppp$marks,  
dib2010=ind1[,4])  
  
#El nuevo patrón de puntos  
> head(as.data.frame(parcela1.ppp))  
      x      y  code  dib2010  
1 1013.14 994.86 P1_027 6.392353  
2 1024.87 984.24 P1_323 17.476975  
3 1018.86 983.53 P1_325 12.707435  
  
#Nuevo objeto, para incorporar los índices de competencia.  
P1<-data.frame(as.data.frame(parcela1.ppp)[3])  
> head(P1)  
  code  
1 P1_027  
2 P1_323  
3 P1_325  
  
#Vector de distancias de radios de búsqueda para calcular el índice  
distances<-seq(from = 4, to = 7, by = 1)  
  
#cálculo de índice de competencia para todas las distancias  
for (i in 1:length(distances)){  
  P1[,i+1]<-  
  as.data.frame(pairwise(parcela1.ppp,maxR=distances[i],kernel=powers.ker,kerpar=list(pi=1  
,pj=1,pr=1,smark="dib2010")))[,5])  
  names(P1)<-c("code","IC4m","IC5m","IC6m","IC7m")  
}  
  
#Objeto P1 con los índices de competencia.  
      code      IC4m      IC5m      IC6m      IC7m  
1 P1_027 5.1875810 5.6547159 6.5377403 8.879026  
2 P1_323 0.8344773 0.8344773 0.9157078 1.221273  
3 P1_325 1.1224906 1.3153400 1.3153400 2.164471
```

Ejemplo 2. Cálculo del índice de competencia de Hegyi, con cono invertido de búsqueda.

```
#####  
#cargar paquetes a utilizar  
require("spatstat")  
require("siplab")  
  
##Creación de un patrón espacial de puntos.  
# data.frame con coordenadas de las esquinas de la parcela.  
> plesquina  
      x      y  
185 1030.32 1025.73  
186  980.22 1019.36  
187  984.56  977.39  
188 1034.38  985.51  
  
#creación de una "ventana de observación"  
parcela1.win<-as.owin(owin(poly=plesquina))  
#data.frame con datos de los árboles
```

```

> head(ind1)
  x      y  code  dib10  Ht2010
1 1013.14 994.86 P1_027 6.392353 6.939410
2 1024.87 984.24 P1_323 17.476975 8.606537
3 1018.86 983.53 P1_325 12.707435 7.889198

#creación del patrón espacial de puntos "parcela1.pp"
parcela1.ppp<-parcela1.pp%mark%ind1$code
parcela1.ppp$marks<-data.frame(sp=parcela1.ppp$marks,dib2010=ind1[,4],Ht2010=ind1[,5])

#El nuevo patrón de puntos
> head(as.data.frame(parcela1.ppp))
  x      y  code  dib2010  Ht2010
1 1013.14 994.86 P1_027 6.392353 6.939410
2 1024.87 984.24 P1_323 17.476975 8.606537
3 1018.86 983.53 P1_325 12.707435 7.889198

#Nuevo objeto, para incorporar los índices de competencia.
P1<-data.frame(as.data.frame(parcela1.ppp)[3])

> head(P1)
  code
1 P1_027
2 P1_323
3 P1_325
#vector de ángulos de apertura de cono para calcular el índice
angle<-seq(from = 40, to = 70, by = 5)

#cálculo de índice de competencia para todos los ángulos.
for (i in 1:length(angle)){
P1[,i+1]<-as.data.frame(pairwise(parcela1.ppp,maxR=200,kerne1=powers.ker,
kerpar=list(pi=1,pj=1,pr=1,smark="dib2010"),select=powlinear.sel,
selpar=list(ki=-0/tan((90-angle[i]/2)*pi/180),kj=1/tan((90-
angle[i]/2)*pi/180),p=1,r0=0,smark="Ht2010")))[,6]}
names(P1)<-c("code", "IC40°", "IC45°", "IC50°", "IC55°", "IC60°", "IC65°",
"IC70°")

#Objeto P1 con los índices de competencia.
> head(P1[1:3,1:5])
  code  IC40°  IC45°  IC50°  IC55°
1 P1_027 3.9245026 3.9245026 4.7922711 5.7669703
2 P1_323 0.4479196 0.6605527 0.6605527 0.6605527
3 P1_325 0.5599867 0.5599867 1.1224906 1.1224906

```

Ejemplo 3. Cálculo del índice de competencia KKL. La relación de tamaños es solo para la máxima sección transversal de copas. Ángulo de apertura de cono 40°. Altura de inserción del cono 50% de la altura total del árbol central.

```

#####
# a -> ángulo de apertura del cono de búsqueda.
# b -> data.frame con los datos de altura total "Ht" y área de sección
# transversal de copas ("cca") de todos los árboles de la parcela de estudio.
# c -> matriz de distancias 2 a 2 entre todos los árboles de la parcela
# de estudio. Las posiciones de los árboles dentro de la matriz
# deben ser iguales que en el data.frame "b".
# j -> porcentaje de la altura total del árbol central en donde se
# ubicará el cono de búsqueda (1 para la altura total y 0 para
# la altura a la base.

# construcción de una función.
KKL<-function(a,b,c,j){
;B<-a
# cálculo del ángulo BETAij para todos los árboles de la parcela.
;A<-((atan((b[, "Ht"]-(b[i, "Ht"]*j))/c)*180/pi)-(90-B/2))*(pi/180)
# área de sección transversal de copa del árbol central.
;C<-b[(match(((90-(90-B/2))*(pi/180)),A)), "cca"]
# área de sección transversal de copa de los árboles competidores.
;D<-b[(which((A>0)%in%TRUE)), "cca"]
# relación de tamaños de copa.
;E<-(D/C)
# relaciones de tamaños de los árboles seleccionados como
# competidores.
;G<-((E)*A[(which((A>0)%in%TRUE))])
# cálculo de índice KKL para el árbol central.
;(sum(G)-(90-(90-B/2))*(pi/180))}

# data.frame con los datos de la parcela.
> head(par1)
  code  Ht  cca
1 P1_027 4.0 1.741809
2 P1_323 7.7 7.444225
3 P1_325 8.6 4.502321

```

```

# matriz de distancias 2 a 2.
> head(dist[1:3,1:5])
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5]
[1,] 0.00000 15.823315 12.692017 11.20006 28.06362
[2,] 15.82332 0.000000 6.051793 12.41264 43.49128
[3,] 12.69202 6.051793 0.000000 6.39176 40.72214

# cálculo de índice KKL para todos los árboles.
par1["KKL_40"]<-rep(0,0)
for (i in 1:(dim(par1))[1])
{par1[i,"KKL_40"]<-KKL(40,par1,dist[,i],0.5)}

# nuevo objeto con los índices de competencia calculados.
> head(par1)
  code Ht      cca      KKL_40
1 P1_027 4.0 1.741809 0.16413178
2 P1_323 7.7 7.444225 0.00000000
3 P1_325 8.6 4.502321 0.00000000

```

Ejemplo 4. Cálculo del índice de competencia BDC. La relación de tamaños es solo para la máxima sección transversal de copas. Ángulo de apertura de cono 40°, altura de inserción del cono 50% de la altura total del árbol central.

```

#####
#cargar paquetes a utilizar
require("spatstat")
require("siplab")

# data.frame con los datos de altura total "Ht2010" y área de sección
# transversal de copas ("cca") de todos los árboles de la parcela de
# estudio.

> head(ind1)
  code Ht2010      cca
1 P1_027 6.939410 1.741809
2 P1_323 8.606537 7.444225
3 P1_325 7.889198 4.502321

# matriz de distancias 2 a 2.
> head(dist[1:3,1:5])
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5]
[1,] 0.00000 15.823315 12.692017 11.20006 28.06362
[2,] 15.82332 0.000000 6.051793 12.41264 43.49128
[3,] 12.69202 6.051793 0.000000 6.39176 40.72214

#cálculo del índice BDC.
#ángulo de apertura del cono de búsqueda.
angle<-40

#nueva columna para incorporar los índices calculados.
ind1[, "BDC40°"]<-rep(0,0)

for (i in 1:dim(ind1)[1]){
# variables del árbol central.
  imark<-ind1[i,]
# variables de todos los demás árboles de la parcela.
  jmark<-ind1[-i,]
# selección de competidores.
  dist<-dists[-i,i]
  jmark_dist<-jmark
  jmark_dist["dist"]<-(dist+1)
  jmark_dist["comp"]<(data.frame(powlinear.sel(imarks=imark,jmarks=jmark,dists=dist,par=li
st(ki=-0.5/tan((90-angle/2)*pi/180),kj=1/tan((90-
angle/2)*pi/180),p=1,r0=0,smark="Ht2010"))[,1]))
  jmark_dist<-subset(jmark_dist,comp==T)

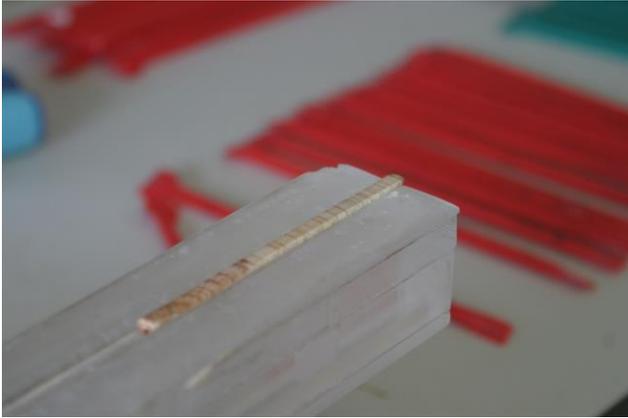
#cálculo de a relación de tamaños
  ind1[i,"BDC40°"]<-sum(jmark_dist[, "cca"]/(imark[, "cca"]*(jmark_dist[, "dist"]+1)))}

#data.frame con los índices de competencia.

> head(ind1)
  code Ht2010      cca      BDC40°
1 P1_027 6.939410 1.741809 0.0000000
2 P1_323 8.606537 7.444225 0.2779216
3 P1_325 7.889198 4.502321 0.0000000

```

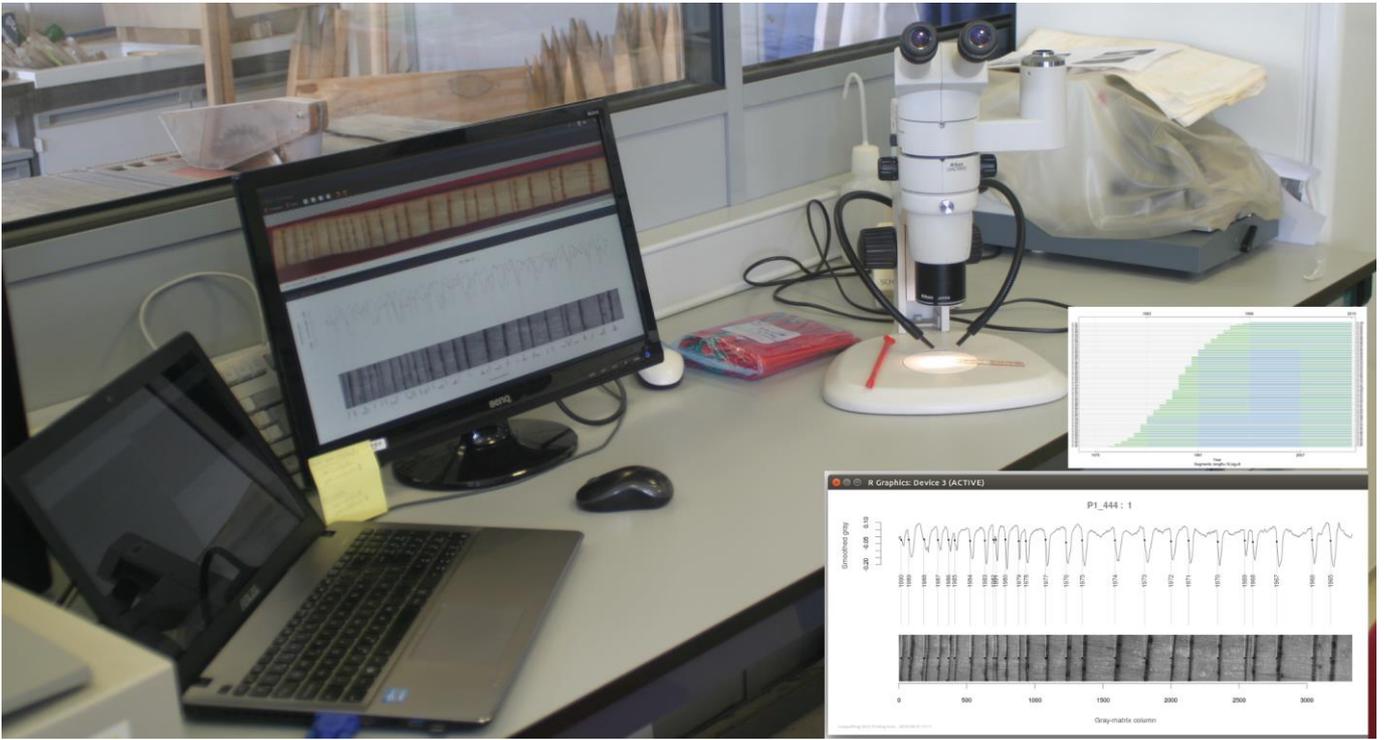
Anexo 3. Fotografías



Preparación de material dendrocronológico. Lijado e identificación.



Material dendrocronológico utilizado para este estudio.



Arriba, datación y medición de anillos de crecimiento con la ayuda de los programas informáticos “measuRing” y “dplR”. **Abajo**, control visual para anillos difíciles de detectar