



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-168

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Eficiencia de crecimiento en pinares mixtos mediterráneos.

CATTANEO, N.¹, BRAVO-OVIEDO, A.^{1,2}, DEL RÍO, M.^{1,2}, RIOFRÍO, J.¹, BRAVO, F.^{1,3}

¹ Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), Universidad de Valladolid-INIA. Av. Madrid 44, Palencia (34004), España.

² Departamento de Silvicultura y Gestión Forestal, CIFOR-INIA. Ctra. Coruña km 7.5, Madrid (28040). España.

³ Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales, E.T.S de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Av. Madrid 44, Palencia (34004), España.

Resumen

El creciente interés por los bosques mixtos genera la necesidad de adaptar las herramientas de gestión actuales, desarrolladas principalmente para masas puras, para poder utilizarlas en masas mixtas. El manejo adecuado del espacio de crecimiento es un aspecto clave en la silvicultura, y actualmente se basa esencialmente en principios aplicables a masas mono-específicas y regulares. En ellas, la *Eficiencia en el uso del Espacio de Crecimiento (EEC)* normalmente se evalúa a escala de rodal, a partir de la relación entre la producción y el nivel de ocupación. La complejidad de los bosques mixtos plantea la necesidad de estudiar con mayor detalle esta relación, a nivel de árbol individual, para luego escalarla al rodal. En este caso, una correcta identificación del espacio ocupado por los árboles es clave para evaluar la *EEC*. En este estudio, analizamos la *EEC* a nivel de árbol individual en pinares mixtos de *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus sylvestris* L., en España, poniendo especial énfasis en la correcta caracterización del espacio ocupado por los árboles de cada especie, por medio de la construcción y evaluación de diferentes métricas elaboradas con variables de copa y sin ellas (diagramas de Voronoi ponderados).

Palabras clave

Pinus pinaster, *Pinus sylvestris*, masa-mixta, Voronoi, árbol-individual.

1. Introducción

Las medidas que relacionan el crecimiento con los recursos disponibles para cada árbol han sido ampliamente utilizadas como medidas del vigor de los árboles (WARING et al., 1980) y para estudiar la *Eficiencia en el uso del Espacio de Crecimiento (EEC)*, particularmente entre los pies remanentes luego de claras en rodales heterogéneos (WEBSTER & LORIMER, 2003; PRETZSCH & SCHÜTZE, 2005). Dada la dificultad que existe para cuantificar adecuadamente la totalidad de los recursos disponibles para un árbol, el concepto de “espacio de crecimiento” (*growing space*) ha sido propuesto como un sustituto capaz de abordar su naturaleza multidimensional (BINKLEY et al., 2015).

Aunque la medida más utilizada para representar el espacio de crecimiento a nivel de árbol ha sido el área de proyección de copa (CPA) (ASSMANN, 1970), varios autores han propuesto alternativas para considerar distintos aspectos de la ocupación del sitio. O'HARA (1998) propone el área foliar como una medida de ocupación “más tridimensional”; WEBSTER & LORIMER (2003) desarrollan medidas para representar la parte sombreada o iluminada de la copa; MAINWARING & MAGUIRE (2004) proponen el área potencialmente disponible (APA) para representar el espacio disponible para los árboles en rodales donde no ocurre la tangencia de copas a la máxima ocupación del sitio (situación común en bosques mediterráneos); GSPALTL et al. (2012) proponen el índice de explotación del área (AEI) para representar las variaciones del área foliar para un mismo valor de APA. MAINWARING & MAGUIRE (2004) observaron que los valores de *EEC* dependen fuertemente de la

medida ocupación del sitio utilizada para calcularla, y sugieren que las diferencias entre las distintas medidas de eficiencia representan diferentes aspectos de la utilización del sitio.

Uno de los fenómenos más estudiados en bosques mixtos (más de una especie) es el aumento del rendimiento (crecimiento por hectárea), que se identifica comparando el rendimiento de una masa mixta frente al de masas puras de las especies que la constituyen (DEL RÍO et al., 2016). De acuerdo con PRETZSCH & SCHÜTZE (2009), este aumento del rendimiento en masas mixtas puede originarse por un *incremento del espacio ocupado* en la mezcla, o por una *explotación más eficiente del espacio* de crecimiento dado en la mezcla comparado con el mismo espacio de crecimiento dado en la masa pura.

El análisis de la *EEC* en masas mixtas frecuentemente se lleva a cabo a nivel de rodal, comparando el rendimiento de rodales monoespecíficos con el rendimiento de cada especie en rodales mixtos de referencia (PRETZSCH & SCHÜTZE, 2009). Mientras que el crecimiento de las especies en la masa mixta se puede calcular de manera sencilla, determinar el espacio ocupado por cada una de ellas en la mezcla necesita un tratamiento particular. La *proporción de especies por área* es la medida más utilizada para describir el espacio ocupado por cada especie a nivel de rodal (DIRNBERGER & STERBA, 2014), y se define como la porción del área total disponible en la que cada especie crece en la mezcla.

Para escalar la *EEC* desde el nivel del árbol individual al del rodal, una parte de la superficie total de la masa debe ser asignada objetivamente a cada árbol (PRETZSCH, 2009). DIRNBERGER et al. (2016) proponen un marco metodológico para identificar las medidas de ocupación a nivel de árbol individual que mejor se ajusten a las medidas de ocupación a nivel del rodal utilizadas para determinar las proporciones de mezcla. Esta metodología permite definir objetivamente un espacio de crecimiento para estudiar los efectos de la mezcla de especies sobre la *EEC* a nivel del árbol individual, a la vez que asegura el escalado de los efectos (y de la eficiencia) al nivel del rodal.

Utilizando datos del Inventario Forestal Nacional español (IFN), en rodales mixtos de *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus sylvestris* L., RIOFRÍO et al. (2016) encontraron que la *EEC* a nivel de rodal se vio favorecida por la mezcla de especies, resaltando la necesidad de profundizar el estudio de estas relaciones con un enfoque a nivel del árbol individual, con el fin de mejorar el conocimiento de estos efectos en el rendimiento.

2. Objetivos

El objetivo principal de este trabajo fue evaluar el efecto de la mezcla de especies sobre la *EEC* de árboles individuales, en masas mixtas de *P. pinaster* y *P. sylvestris*, poniendo especial énfasis en la correcta caracterización del espacio ocupado por los árboles de cada especie. De acuerdo con DIRNBERGER et al. (2016), en primer lugar, se evaluaron diferentes medidas de ocupación de sitio a nivel de árbol, para identificar aquella que mejor se aproxime a la medida utilizada a nivel de rodal para definir las proporciones de mezcla. Luego, con la medida de ocupación a nivel de árbol seleccionada, se estudiaron los efectos de la mezcla de especies sobre la *EEC* a nivel de árbol individual.

3. Metodología

3.1. Sitio de estudio y toma de datos

El sitio de estudio está ubicado en los bosques mixtos de pino silvestre (*Pinus sylvestris*) y pino negral (*Pinus pinaster*) del extremo norte del Sistema Ibérico (España), donde ocupan alrededor de 50000 ha. El dispositivo consistió en 12 tripletes, ubicados en la Sierra de la Demanda (provincias de Soria y Burgos), establecidos en 2014-2015. Cada triplete estuvo compuesto por una parcela mixta de las dos especies, una parcela pura de *P. pinaster* y una parcela pura de *P. sylvestris*. Las parcelas de cada triplete compartieron condiciones de sitio, edad, densidad y manejo similares. En los tripletes, la temperatura media anual fue de 9 °C, la precipitación media anual entre 715 y 888 mm y la elevación entre 1090 1277 msnm.

Ninguno de los rodales en donde se ubicaron los tripletes tuvo intervención selvícola durante los últimos 10 años, y presentaron espesura completa. Las parcelas mixtas representaron mezclas en donde las proporciones de especies tuvieron una combinación de al menos 75-25% del área basimétrica total. En cada triplete, las parcelas puras se ubicaron a menos de 1 km de la parcela mixta, y se utilizaron como referencia para evaluar los efectos de mezcla. En cada una de las parcelas (36 parcelas, radio = 15 m), se posicionaron (coordenadas x, y) e inventariaron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho > 7,5 cm, registrando su diámetro a la altura del pecho (*d*), altura total (*h*) y altura a la base de la copa (*hbc*). La Tabla 1 resume las principales variables a nivel de rodal para los tripletes inventariados.

Tabla 1. Descripción de los tripletes al 2014.

Especie		Edad (años)	<i>N</i>	<i>dg</i>	<i>G</i>	<i>V</i>	<i>Prop.</i>	<i>Sl</i>
<i>P. pinaster</i> Mezcla	media	100	279	38,2	30,8	282,5	53,5	22
	min	49	127	27,5	11,1	79,7	28,6	16
	max	140	542	48,0	48,7	429,3	67,0	27
<i>P. sylvestris</i> Mezcla	media	100	395	29,7	26,7	237,4	46,5	22
	min	44	226	20,5	13,2	86,3	33,0	14
	max	138	596	40,6	46,0	473,2	71,4	29
Total Mezcla	media		673		57,4	519,9		
	min		454		33,7	234,3		
	max		1112		75,1	700,2		
<i>P. pinaster</i> Pura	media	98	714	33,3	59,2	476,7	98,7	20
	min	45	411	22,0	37,6	249,6	95,0	16
	max	130	1255	40,3	70,3	632,6	100,0	28
<i>P. sylvestris</i> Pura	media	105	698	30,9	50,0	453,3	94,3	22
	min	44	411	21,5	33,3	236,4	100,0	17
	max	151	1174	39,3	65,5	652,8	83,3	31

N: número de pies (ha⁻¹), *dg*: diámetro medio cuadrático (cm), *G*: área basimétrica (m² ha⁻¹), *V*: volumen (m³ ha⁻¹), *Prop.*: proporción de área basimétrica por especie (% *G*), *Sl*: índice de sitio (altura dominante a los 100 años, basado en las curvas de índice de sitio de ROJO y MONTERO (1996) y BRAVO-OVIEDO et al. (2007), para *P. sylvestris* y *P. pinaster* respectivamente.

Adicionalmente, se tomaron testigos de crecimiento a 1,5 m y hasta la médula en 5 árboles dominantes por especie y parcela (para determinar la edad de la masa), y testigos de los últimos 15 años en todos los demás árboles. Todos los testigos se procesaron siguiendo la metodología dendrocronológica estándar, utilizando los paquetes 'measuRing' (LARA et al., 2015) y 'dpIR' (BUNN,

2008) del software R (R Core Team, 2014), para generar una serie de ancho de anillos por árbol, de al menos 10 años de longitud.

3.2. Preparación de datos y reconstrucción de variables

Dado que el periodo de crecimiento estudiado fueron los últimos 10 años (2004-2014), fue necesaria la reconstrucción de las dimensiones de todos los árboles y de ciertas características del rodal al inicio del periodo de estudio. Los valores de d en el año 2004 fueron calculados a partir de los testigos de crecimiento y los datos de inventario. En los árboles cuyos testigos no pudieron procesarse correctamente, se utilizó un modelo de incremento en diámetro (id_t), de la forma $id_t = a_0 + a_1 \cdot d_{2004}$, para calcular su diámetro al 2004. La información de uno de los tripletes no se utilizó debido a problemas en la base de datos.

Las ecuaciones desarrolladas por LIZARRALDE (2008) se utilizaron para calcular los valores de las siguientes variables al 2004 en los árboles de cada especie: altura total (h), altura a la base de la copa (hbc) y altura a la máxima anchura de copa ($hlcw$). La mayor parte de estas ecuaciones trabajan con variables de entrada que pueden ser derivadas fácilmente a partir del diámetro a la altura del pecho (área basimétrica, diámetro medio cuadrático, BAL o “área basimétrica de los árboles más grandes que el árbol de estudio”). Para el cálculo de h fue necesario además conocer la altura dominante del rodal (H_0) al 2004, que fue estimada a partir de la edad de los tripletes y las curvas de índice de sitio desarrolladas por ROJO y MONTERO (1996) y BRAVO-OVIEDO et al. (2007), para *P. sylvestris* y *P. pinaster* respectivamente.

Con los datos de h y d al 2004 y 2014, utilizando ecuaciones de volumen específicas para cada especie (RODRÍGUEZ y BROTO, 2014), se calculó el volumen en pie (v) de cada árbol en las dos fechas. Finalmente, a partir de los datos al principio y final del periodo estudio se calculó para cada árbol las siguientes medidas de crecimiento: incremento en área basimétrica (Ig) e incremento en volumen (Iv).

3.3. Medidas de ocupación y cálculo de la proporción de especies por área

Siguiendo la metodología utilizada por DIRNBERGER et al. (2016), se calcularon diferentes medidas de ocupación a nivel de árbol para ser evaluadas frente a medidas de ocupación a nivel de rodal. Todas las medidas de ocupación se determinaron al inicio del periodo de estudio. A nivel de rodal, se utilizó como medida de ocupación el índice de densidad del rodal (SDI) según REINEKE (1933), calculado con funciones específicas para cada especie, cuyos coeficientes fueron determinados por RIOFRÍO et al. (2016).

Al nivel de árbol individual, se utilizaron dos tipos diferentes de medidas: El área de proyección de copa (CPA) y el área potencialmente disponible (APA). El CPA es una medida de ocupación a nivel de árbol comúnmente utilizada, que puede ser fácilmente escalada al rodal (ASSMANN 1970), y se obtuvo a partir del diámetro de copa máximo (lcw), calculado a partir de las ecuaciones de CONDÉS & STERBA (2005). El área potencialmente disponible (APA) tiene en cuenta la distribución espacial de los árboles dentro de la parcela. Para su cálculo, se utilizaron *diagramas de Voronoi ponderados*, con el fin de considerar además las diferencias de tamaños entre los árboles (GSPALT et al., 2012; DIRNBERGER & STERBA, 2014; DIRNBERGER et al., 2016). Como variables de ponderación se utilizó el área de proyección de copa (APA_{CPA}), el diámetro a la altura del pecho (APA_d), la sección del tronco a la altura de la base de la copa ($APAg_{hbc}$) y la sección del tronco a la altura de la máxima anchura de copa ($APAg_{hlcw}$). Estas dos últimas se utilizaron como variables *proxy* del área foliar, de acuerdo con la teoría del *pipe model* (SHINOZAKI et al., 1964), y fueron calculadas a partir de las ecuaciones de perfil

desarrolladas por LIZARRALDE (2008), con los datos de *hbc* y *hlcw*. Dado que no se contó con la información del vecindario de los árboles del borde de las parcelas, sus valores de *APA* no pudieron ser calculados de manera correcta. Estos árboles no se utilizaron en los análisis estadísticos.

El paso previo a la comparación entre las medidas a nivel de árbol y de rodal requiere del cálculo de las proporciones de mezcla por especie en las parcelas mixtas (*prop*). A partir de las medidas de ocupación a nivel de árbol, *prop* se puede calcular como la relación de la sumatoria de la medida de ocupación de los árboles de una especie entre la sumatoria de la misma medida de ocupación de los árboles de todas las especies en la mezcla (DIRNBERGER et al., 2016). Utilizando el *CPA*, la proporción quedaría definida como:

$$prop_{CPA,i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} CPA_{ij}}{\sum_i \sum_{j=1}^{n_i} CPA_{ij}} \quad [1]$$

Donde la proporción de la especie *i* ($prop_{CPA,i}$) está dada por la suma del *CPA* de los árboles $j=1$ hasta n de la especie *i*, que se divide por la sumatoria del *CPA* de todos los árboles para todas las especies en la parcela. De manera similar, para las medidas basadas en el *APA*, la *prop* quedaría definida por:

$$prop_{APA,i} = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} APA_{ij}}{\sum_i \sum_{j=1}^{n_i} APA_{ij}} \quad [2]$$

El cálculo de la proporción de especies con la medida de ocupación a nivel de rodal es similar al de la ecuación [1], con la salvedad de que, para calcular un *SDI* "total" en la parcela mixta, es necesario considerar los requerimientos potenciales de espacio de crecimiento para cada especie (HUBER et al., 2014). En este trabajo, estos requerimientos fueron calculados a partir de la densidad de las parcelas puras de cada triplete, que se utilizaron como referencia de la máxima densidad de rodal para cada especie en ese sitio ($SDIMAX_{pinaster}$, $SDIMAX_{sylvestris}$) (PRETZSCH et al., 2015). Luego, la proporción de mezcla de las especies sería:

$$prop_{pinaster} = \frac{SDI_{pinaster}}{\left(SDI_{pinaster} + SDI_{sylvestris} \times \left(\frac{SDIMAX_{pinaster}}{SDIMAX_{sylvestris}} \right) \right)} \quad [3]$$

Donde $SDI_{pinaster}$ y $SDI_{sylvestris}$ son el índice de densidad del rodal calculado solo con los árboles de *P. pinaster* y *P. sylvestris* respectivamente, en las parcelas mixtas.

3.4. Análisis estadístico

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

Por medio de varios *F-test* se verificó la hipótesis de que las proporciones calculadas con las medidas a nivel de árbol son un modelo lineal, con intercepto igual a 0 y pendiente igual a 1, de la proporción calculada con la medida a nivel de rodal. Finalmente, con el uso de *pruebas de T*, se evaluó la hipótesis de que la diferencia (Δ) entre la proporción calculada con el enfoque a nivel de árbol menos la proporción calculada con el enfoque a nivel de rodal es igual a 0. Para estos tres análisis se trabajó solamente con la proporción de *P. sylvestris* dado que, en mezclas de dos especies, los resultados estadísticos serían los mismos sin importar la especie que se elija.

Por último, con la medida de ocupación a nivel de árbol que mejor ajustó en los análisis anteriores, se calcularon valores de *EEC* a nivel de árbol individual ($EEC = \text{incremento}/\text{área_disponible}$), utilizando como medidas de incremento *Ig* e *Iv*, y se estudió el efecto de la mezcla de especies sobre la *EEC* a nivel de árbol con el siguiente modelo:

$$\log(EEC) = \beta_0 + \beta_1 \log(\text{área_disponible}) + \beta_2 \log(BAL + 1) + \beta_3 \text{mix} + \varepsilon \quad [4]$$

Donde *área_disponible* es la medida de ocupación seleccionada, *BAL* indica el estado de competencia del árbol, y *mix* es una variable binaria que indica si el árbol se encuentra (*mix*=1) o no (*mix*=0) en una parcela mixta. Para ajustar los modelos se utilizaron los árboles de todas las parcelas juntas (mezclas y puras) y se ajustaron modelos para cada especie por separado.

Todos los modelos de regresión se ajustaron con mínimos cuadrados ordinarios. Para corregir problemas de normalidad de los residuos se utilizaron transformaciones logarítmicas de las variables dependiente e independiente. Para evaluar los 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. Todos los cálculos y análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software R (R Core Team, 2014).

4. Resultados

Los resultados del análisis de las relaciones entre las proporciones calculadas con las medidas de árbol y con la medida de rodal se presentan en la Tabla 2. Las regresiones mostraron que todas las medidas de ocupación a nivel de árbol estuvieron relacionadas con la medida de rodal, aunque la fuerza de las relaciones y sus niveles de significación fueron diferentes. La proporción calculada con el área de proyección de copa (*CPA*) presentó la relación más fuerte de todas. Las demás medidas, basadas en el *APA*, presentaron valores de ajuste similares entre sí, coeficientes de determinación considerablemente más bajos e intervalos de confianza mayores (Figura 1).

Los resultados de los *F-test* mostraron que ninguna de las proporciones a nivel de árbol presentó desviaciones significativas con respecto a la proporción calculada con datos de rodal, aunque el nivel de significación más bajo (mayor probabilidad de desviaciones) correspondió a la proporción calculada con el área de proyección de copa (*prop_CPA*). Este hecho está relacionado con la mayor precisión de la relación *prop_CPA*~*prop_SDI*, que originó intervalos de confianza más estrechos (Figura 1E), lo que aumenta la probabilidad de desviaciones significativas en esta relación.

En cuanto a la media de las diferencias entre las distintas proporciones (Δ), la proporción calculada con el área potencialmente disponible *prop_APAg_{hbc}* mostró las mayores desviaciones, con un valor de 0,108, lo que significa en promedio una proporción de *P. sylvestris* un 10,8% mayor que la calculada con el *SDI*. Por el contrario, *prop_APAd* y *prop_CPA* mostraron las menores diferencias (menores desviaciones), con valores de 2,1 y 3,3% respectivamente. Sin embargo, esta última

desviación fue significativa a un nivel del 0,05%, lo que puede nuevamente interpretarse a partir de la mayor precisión de la relación $prop_CPA \sim prop_SDI$.

Tabla 2. Estadísticos de las relaciones entre las proporciones de mezcla para *P. sylvestris*.

Proporción	R ²	p>R ²	p >F-test	Δ	p>Δ
$prop_CPA$	0,881	0,000	0,094	0,033	0,043
$prop_APA_{cpa}$	0,356	0,049	0,317	0,042	0,273
$prop_APA_d$	0,428	0,029	0,525	0,021	0,533
$prop_APAg_{hbc}$	0,421	0,031	0,547	0,044	0,285
$prop_APAg_{hlcw}$	0,400	0,036	0,069	0,108	0,020

Proporción calculada con el área de proyección de copa ($prop_CPA$), y con el área potencialmente disponible pondera por: el área de proyección de copa ($prop_APA_{cpa}$), el diámetro a la altura del pecho ($prop_APA_d$), la sección del tronco en la altura a la base de la copa ($prop_APAg_{hbc}$) y la sección del tronco en la altura a la máxima anchura de copa ($prop_APAg_{hlcw}$). R²: coeficiente de determinación. p > F-test: significación de los F-test para cada relación, que indica si la relación lineal entre las proporciones calculadas con datos de árbol y de rodal se desvía de la línea de 45°. Δ es la media de las diferencias entre las proporciones y p > Δ la significación de sus respectivas pruebas de T.

Con todo, los resultados de los distintos análisis mostraron que, en estas masas mixtas, la proporción de mezcla calculada con el área de proyección de copa (CPA) es la que mejor se aproxima a la proporción estimada con el índice de densidad del rodal (SDI), destacándose como la medida más adecuada entre las evaluadas para estudiar la EEC a nivel del árbol individual.

En la Tabla 3 se muestran los resultados del ajuste del modelo descrito en la ecuación [4], con CPA como medida del *área_disponible*, y con el incremento en área basimétrica (Ig , cm² periodo⁻¹) y en volumen (Iv , m³ periodo⁻¹) como medidas de crecimiento. Un total de 840 individuos de *P. sylvestris* y 784 individuos de *P. pinaster*, distribuidos en masas puras y en mixtas, fueron utilizados para analizar el efecto de la mezcla de especies sobre la EEC a nivel de árbol individual.

Con excepción al parámetro que indica el efecto de la mezcla (β_3) en *P. sylvestris*, todos los demás parámetros fueron significativos en los modelos ensayados, con signos y valores similares entre las dos especies y medidas de crecimiento evaluadas. Independientemente de la especie y de la medida de crecimiento evaluada, la EEC estuvo relacionada negativamente con el CPA (β_1), lo que indica una disminución de la EEC a medida que aumenta el tamaño de la copa de los árboles. De manera similar, el parámetro relacionado con el BAL (β_2), mostró un efecto negativo del incremento de la competencia sobre la EEC. Solo en *P. pinaster*, el parámetro que indica el efecto de la mezcla (β_3) fue significativo y de valor positivo. Con independencia de la medida de crecimiento utilizada, la mezcla de especies incrementó en un 24% ($mix = e^{0.22} = 1,24$) la EEC en *P. pinaster*.

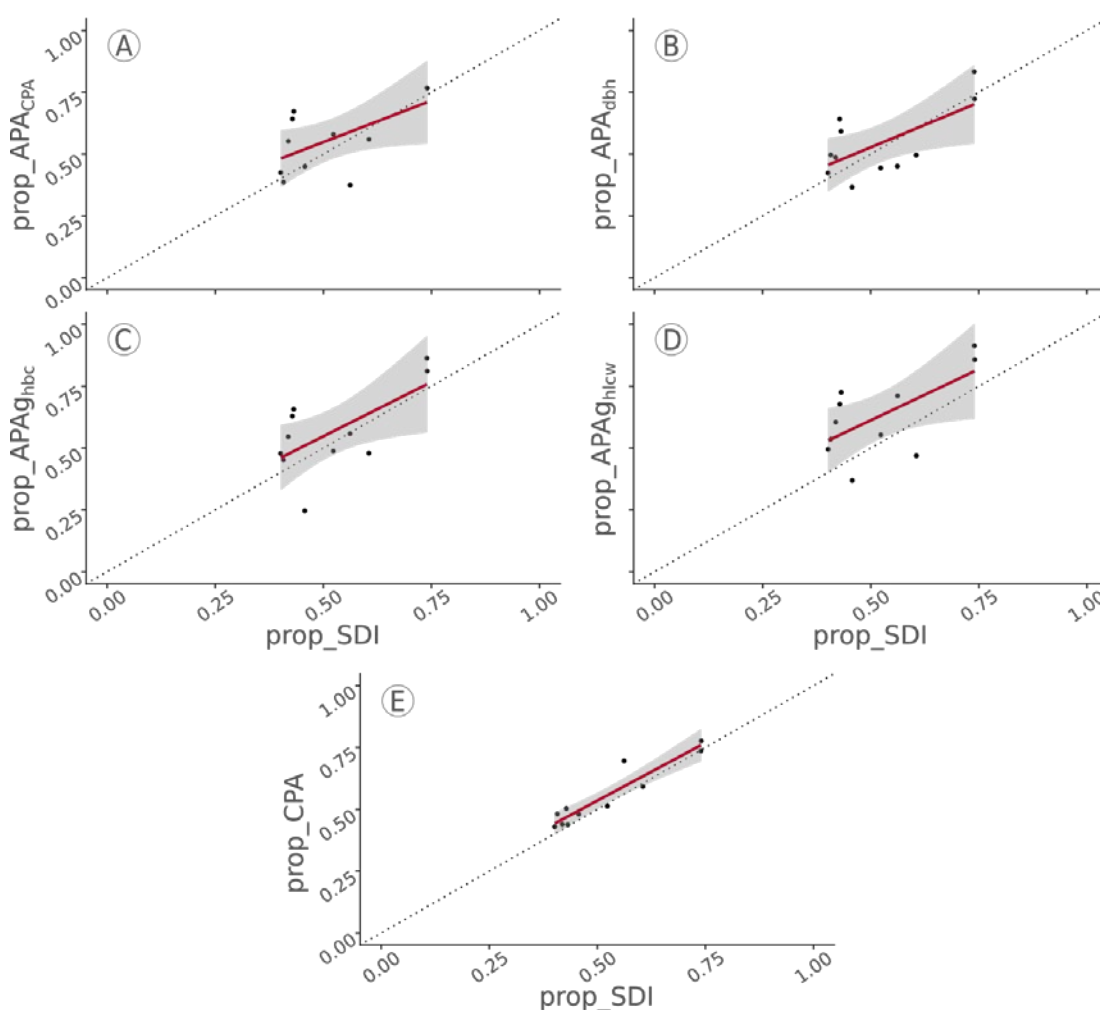


Figura 1. Comparación entre las proporciones de especie calculadas con datos de ocupación a nivel de árbol y datos de ocupación a nivel de rodal (*SDI*). *prop_SDI*: proporción calculada a partir del *SDI*; Proporciones calculadas con área potencialmente disponible (A – D) y con el área de proyección de copa (E). La línea de puntos indica un ajuste perfecto (por ejemplo, $prop_CPA = 0 + 1 \cdot prop_SDI$). Líneas solidas corresponden a los modelos ajustados, con sus respectivos intervalos de confianza. Abreviaciones en la Tabla 2.

Tabla 3. Estadísticos de los modelos de *EEC*, de acuerdo a la ecuación [4].

Especie	<i>EEC</i>	β_0	β_1	β_2	β_3	R^2
<i>P. sylvestris</i>	<i>Ig/CPA</i>	-4,97 ***	-0,69 ***	-0,39 ***	ns	0,247
	<i>Iv/CPA</i>	-2,72 ***	-0,52 ***	-0,40 ***	ns	0,218
<i>P. pinaster</i>	<i>Ig/CPA</i>	-5,28 ***	-0,57 ***	-0,29 ***	0,22 ***	0,262
	<i>Iv/CPA</i>	-3,57 ***	-0,28 ***	-0,24 ***	0,22 ***	0,226

Iv: incremento en volumen (m^3 periodo⁻¹); *Ig*: incremento en área basimétrica (m^2 periodo⁻¹); *CPA*: área de proyección de copa (m^2); ns: parámetro no significativo. * $p > 0,05$; ** $p > 0,01$; *** $p > 0,001$.

Para ilustrar el efecto de la mezcla, el valor medio observado de la competencia (BAL) en todas las parcelas fue incorporado al modelo de EEC en volumen ($EEC = Iv/CPA$) ajustado para *P. pinaster*, y los valores predichos fueron graficados a lo largo del rango observado de CPA para esta especie, con la variable mix tomando valores de 0 y 1. (Figura 2).

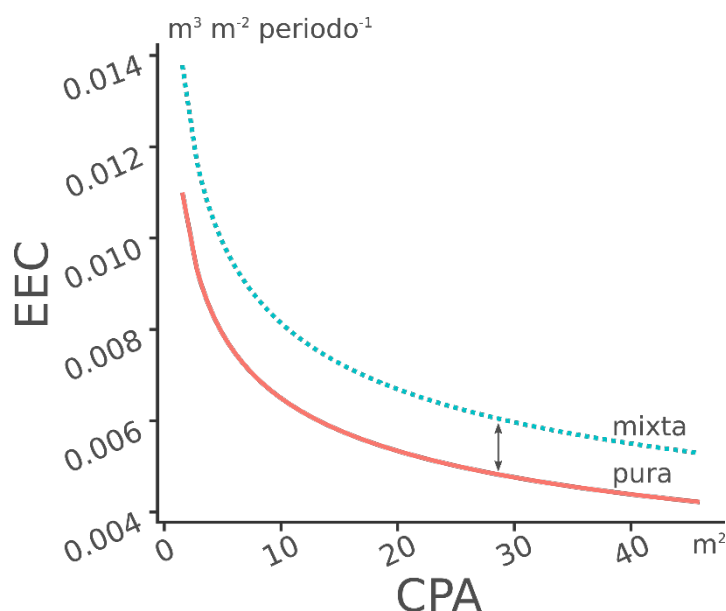


Figura 2. Efecto de la mezcla de especies sobre la eficiencia de incremento en volumen ($EEC = Iv/CPA$) a nivel de árbol, para *P. pinaster*. Las líneas representan EEC en función del área de proyección de copa (CPA), de acuerdo con la ecuación $EEC = e^{-3.57 CPA^{-0.28}} (BAL + 1)^{-0.24} e^{0.22 \cdot mix}$, con $mix = 0$ para rodales puros (línea continua) y $mix = 1$ para rodales mixtos (línea de puntos). Las flechas indican el efecto de la mezcla. El valor del BAL se mantuvo al nivel medio observado en las parcelas.

5. Discusión

En este estudio se analizaron diferentes medidas de ocupación a nivel de árbol individual, con el fin de seleccionar objetivamente una de ellas, para estudiar el efecto de la mezcla de especies sobre la eficiencia en el uso del espacio de crecimiento.

En la masa mixta estudiada (*P. sylvestris* – *P. pinaster*), la medida de ocupación del espacio que mejor describió el área ocupada por los árboles de cada especie en la mezcla fue el área de proyección de copa (CPA). Los resultados de los diferentes análisis mostraron una relación estrecha entre la proporción de especies calculada con el SDI y la proporción de especies calculada con el CPA . De manera contraria con trabajos anteriores, que desaconsejan su uso como medida de ocupación en masas mixtas (DIRNBERGER & STERBA, 2014; DIRNBERGER et al., 2016), en nuestros análisis el CPA demostró ser una medida muy precisa, destacándose como una elección razonable para representar el espacio de crecimiento de los árboles en las dos especies. Una posible explicación para estas diferencias puede encontrarse en el hecho de que, en los trabajos citados, CPA fue calculado con medidas de campo, mientras que en este trabajo fue estimado a partir de ecuaciones disponibles, lo que podría originar menores variaciones en nuestros valores.

Desde el punto de vista biológico, el área foliar del árbol podría considerarse una medida de ocupación mucho más lógica que el CPA (O'HARA, 1998; GSPALTL et al., 2012; DIRNBERGER et al., 2016). Sin embargo, existe una estrecha relación entre ambas (FORRESTER et al., 2013), por lo que

el CPA, mucho más fácil de determinar, podría considerarse un proxy razonable del área foliar (PRETZSCH, 2014). y por lo tanto, susceptible de ser estudiado y utilizado como medida de ocupación para analizar la eficiencia en el uso del espacio de crecimiento.

Cabe mencionar que la reducción del tamaño de la muestra, originada por la eliminación de los árboles del borde de la parcela, puede haber influido en el bajo desempeño de las medidas derivadas del APA.

Los modelos ajustados para estimar la EEC, revelaron efectos negativos de la competencia y del nivel de ocupación del espacio sobre la eficiencia, un fenómeno observado en estudios previos (WEBSTER & LORIMER, 2003; MAINWARING & MAGUIRE, 2004). Una vez controlado el efecto de la competencia (BAL) y del nivel de ocupación (CPA), el efecto de la mezcla (*mix*) fue significativo solo en *P. pinaster*. Esto puede interpretarse como un beneficio de crecer mezclado para *P. pinaster* y, simultáneamente, un efecto neutro de la mezcla sobre *P. sylvestris*. Los resultados de este estudio coinciden parcialmente con los encontrados por RIOFRÍO et al., (2016) que, trabajando con datos del Inventario Forestal Nacional (IFN), a nivel de rodal, encontraron beneficios de la mezcla en las dos especies. Las diferencias podrían estar relacionadas con los enfoques metodológicos utilizados. Mientras que la EEC en nuestro trabajo fue evaluada con datos de árboles individuales, teniendo en cuenta las características particulares de cada sitio/triplete, en el trabajo de RIOFRÍO et al., (2016), los datos utilizados solo permitieron el análisis a nivel de rodal, con estimaciones regionales de las necesidades de espacio de crecimiento para cada especie.

En general, *P. pinaster* aumentó su eficiencia de crecimiento al crecer mezclado con *P. sylvestris*, mientras que este último no presentó beneficios aparentes de crecer en mezcla (fenómeno de comensalismo, una especie se beneficia y la otra permanece inalterada). Una explicación posible al efecto positivo de la mezcla sobre la EEC de *P. pinaster* puede estar relacionada con la disminución de la competencia inter-específica (RIOFRÍO et al., 2016). Sin embargo, la competencia utilizada en nuestros modelos, estimada con una medida robusta como el BAL, no fue capaz de discriminar entre competencia intra e inter-específica, con lo que la correspondencia con los resultados obtenidos por RIOFRÍO et al. (2016) no pudo ser evaluada.

Los esfuerzos futuros deberán orientarse al análisis detallado de la competencia, con el fin de identificar los fenómenos de reducción de la competencia y/o facilitación que originan los beneficios observados en esta mezcla, y al estudio de las copas, dirigido a la correcta determinación de sus dimensiones y posibles cambios alométricos.

6. Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por los proyectos AGL2014-51964-C2-1-R, AGL2014-51964-C2-2-R y SIMWOOD (CL-PP2).

7. Bibliografía

ASSMANN, E.; 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press. 506 pp. Oxford, U.K.

BINKLEY, D.; ADAMS, M.; FREDERICKSEN, T.; LACLAU, J.P.; MÄKINEN, H.H.; PRESCOTT, C.; 2015. Editors' note. For. Eco. and Manage. 349, 1-3.

BRAVO-OVIEDO, A.; DEL RÍO, M.; MONTERO, G.; 2007. Geographic variation and parameter assessment in generalized algebraic difference site index modelling. *For. Eco. and Manage.* 247, 107-119.

BUNN, A.G.; 2008. A dendrochronology program library in r (dplR). *Dendrochronologia.* 26(2), 115-124.

CONDÉS, S.; STERBA, H.; 2005. Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. *For. Eco. and Manage.* 217(2), 203-218.

DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; ALBERDI, I.; et al.; 2016. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *Eur. J. For. Res.* 135 (1), 23-49.

DIRNBERGER, G.F.; STERBA, H.; 2014. A comparison of different methods to estimate species proportions by area in mixed stands. *For. Syst.* 23(3), 534-546.

DIRNBERGER, G.; STERBA, H.; CONDÉS, S.; et al.; 2016. Species proportions by area in mixtures of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Eur. J. For. Res.* doi:10.1007/s10342-016-1017-0

FORRESTER, D.I.; COLLOPY, J.J.; BEADLE, C.L.; BAKER, T.G.; 2013. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *For. Eco. and Manage.* 288, 21-30.

GSPALTL, M.; STERBA, H.; O'HARA, K.L.; 2012. The relationship between available area efficiency and area exploitation index in an even-aged coast redwood (*Sequoia sempervirens*) stand. *Forestry.* 85(5), 567-577.

LARA, W.; BRAVO, F.; SIERRA, C.; 2015. measuRing: An r package to measure tree-ring widths from scanned images. *Dendrochronologia.* 34, 43-50.

LIZARRALDE, I.N.; 2008. Dinámica de rodales y competencia en las masas de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino negral (*Pinus pinaster* Ait.) de los sistemas Central e Ibérico Meridional. Ph.D. thesis. 230 pp.

MAINWARING, D.B.; MAGUIRE, D.; 2004. The effect of local stand structure on growth and growth efficiency in heterogeneous stands of ponderosa pine and lodgepole pine in central Oregon. *Can. J. For. Res.* 43, 2217-2229.

O'HARA, K.L.; 1998. Stand structure and growing space efficiency following thinning in an even aged Douglas-fir stand. *Can. J. For. Res.* 18, 859-866.

PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G.; 2005. Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology.* 7, 628-639.

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.; DEL RÍO, M.; AMMER, Ch. 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, 927-947.

PRETZSCH, H.; 2009. *Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model*. Springer Science & Business Media. 664 pp. Berlin.

PRETZSCH, H.; 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For. Eco. and Manage.* 327, 251-264.

R CORE TEAM; 2014. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL: <https://www.R-project.org/>

REINEKE, L.; 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46, 627-638.

RIOFRÍO, J.; DEL RÍO, M.; BRAVO, F.; 2016. Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *Forestry*. 1-12. doi: 10.1093/forestry/cpw056

RODRÍGUEZ, F.; BROTO, M.; 2014. Ecuaciones de volumen comercial para las principales especies maderables de Castilla y León. CUFIFOR.

ROJO, A.; MONTERO, G.; 1996. *El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama*. MAPA. 249 pp. Madrid.

SHINOZAKI, K.; YODA, K.; HOZUMI, K.; KIRA, T.; 1964. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory I. Basic analyses. *Jpn. J. Ecol.* 14, 97-105.

HUBER, M.; STERBA, H; BERNHARD, L; 2014. Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies*-*Abies alba* stands. *Can. J. For. Res.* 44, 1281-1291.

WARING, R.H.; THIES, W.G.; MUSCATO, D.; 1980. Stem growth per unit leaf area: a measure of tree vigor. *Forest Sci.* 26, 112-117.

WEBSTER, C.R.; LORIMER, C.G; 2003. Comparative growing space efficiency of four tree species in mixed conifer-hardwood forests. *For. Eco. and Manage.* 117, 361-377.