UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍA DE MONTES, FORESTAL Y DEL MEDIO

NATURAL

**MODELIZACIÓN DE EXISTENCIAS Y STOCKS DE CARBONO EN PINARES
A LO LARGO DEL GRADIENTE DE ARIDEZ DE LA ESPAÑA PENINSULAR**

TESIS DOCTORAL

ANA AGUIRRE ARNÁIZ

Ingeniera de Montes

2020

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍA DE MONTES, FORESTAL Y MEDIO

NATURAL

**MODELIZACIÓN DE EXISTENCIAS Y STOCKS DE CARBONO EN PINARES
A LO LARGO DEL GRADIENTE DE ARIDEZ DE LA ESPAÑA PENINSULAR**

TESIS DOCTORAL

ANA AGUIRRE ARNÁIZ

Ingeniera de Montes

2020

PROGRAMA DE DOCTORADO EN INVESTIGACIÓN FORESTAL AVANZADA

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍA DE MONTES, FORESTAL Y MEDIO

NATURAL

MODELIZACIÓN DE EXISTENCIAS Y STOCKS DE CARBONO EN PINARES

A LO LARGO DEL GRADIENTE DE ARIDEZ DE LA ESPAÑA PENINSULAR

ANA AGUIRRE ARNÁIZ

Ingeniera de Montes

DIRECTORES

SONIA CONDÉS

Doctora Ingeniera de Montes

MIREN DEL RÍO

Doctora ingeniera de Montes

2020

Tribunal nombrado por el Excmo. Sr. Rector de la Universidad Politécnica de
Madrid, el día de de 201X

Presidente D/Dña.

Vocal D.

Vocal D.

Vocal D.

Secretario D.

Realizado del acto de defensa y lectura de la Tesis el día
de de 2020 en Madrid.

Calificación

EL PRESIDENTE

LOS VOCALES

EL SECRETARIO

ÍNDICE

RESUMEN.....	vi
ABSTRACT	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Necesidad de estimaciones de volumen, crecimiento y stocks de carbono a nivel nacional	3
1.2 Densidad de la masa en función de la línea de máxima densidad	8
1.3 Modelización del crecimiento en volumen de la masa	16
1.4 Estimación de stocks de Carbono	23
1.5 Sistemas forestales de estudio: Pinares puros y mixtos peninsulares	27
2. OBJETIVOS	36
2.1. Objetivos e hipótesis.....	37
3. MATERIAL Y MÉTODOS	40
3.1. Datos	41
3.2. Estimación de la densidad máxima.....	44
3.2.1. Datos.....	46
3.2.2. Modelos de máxima densidad de masas puras.....	50
3.2.3. Coeficientes de equivalencia de densidad	52
3.3. Estimación de la productividad.....	54
3.3.1. Datos	56
3.3.2. Modelos de eficiencia de crecimiento en volumen.....	59
3.3.3. Ajuste de los modelos.....	62
3.3.4. Estimación de la incertidumbre	63
3.4. Estimación de stocks de carbono.....	65
3.4.1. Datos	67
3.4.2. Modelos de estimación de la biomasa por especies	69
3.4.3. Evaluación de los modelos de estimación de biomasa	71
3.4.4. Predicciones de carbono a nivel nacional	72

4. RESULTADOS	75
4.1. Estimación de la densidad máxima	76
4.1.1. MSDR de las masas puras, sin considerar la aridez	76
4.1.2. Efecto de la aridez en MSDR	79
4.1.3. Coeficientes de equivalencia de densidad	82
4.2. Estimación de la productividad	85
4.2.1. Productividad de las especies de pino analizadas	85
4.2.2. Influencia de la aridez en la productividad	91
4.2.3. Influencia del efecto de la mezcla entre especies	92
4.2.4. Incertidumbre en los efectos de la mezcla de especies	95
4.3. Estimación de los stocks de carbono	99
4.3.1. Modelos de estimación de biomasa por especies	99
<i>Factores de expansión de biomasa</i>	107
4.3.2. Predicciones de carbono a nivel nacional	110
5. DISCUSIÓN	112
5.1. Estimación de la densidad máxima	113
5.1.1. Variación interespecífica del MSDR	113
5.1.2. Variación intraespecífica del MSDR dependiendo del índice de aridez	116
5.1.3. CECs en las mezclas de pinos	119
5.2. Estimación de la productividad	122
5.2.1. Modelos de eficiencia de crecimiento en volumen dependientes de la aridez	122
5.2.2. Efectos de la mezcla	124
5.2.3. Incertidumbre de los efectos de la mezcla de especies	128
5.3. Estimación stocks de carbono	129
5.4. Consideraciones metodológicas	134
5.4.1. Datos del IFN	134
5.4.2. Indicador de la aridez	136
5.4.3. Aplicación y perspectivas de futuro	137

6.	CONCLUSIONES.....	141
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	144
8.	ANEJOS.....	178

Anejo 1. Material suplementario

Anejo 2. Aguirre *et al.*, 2018

Anejo 3. Aguirre *et al.*, 2019

AGRADECIMIENTOS

El camino que me ha llevado hasta aquí, incluye a muchas personas, pero quiero especialmente expresar mi más profundo agradecimiento a:

Sonia, quien desde que entré en su despacho nada más aprobar Dasometría, me ha hecho ver las cosas desde otro ángulo. Su comprensión y apoyo, tanto en ámbito profesional como personal, ha sido imprescindible, especialmente en los últimos años. Nunca te podré agradecer lo suficiente todo lo que has hecho por mí. Gracias por hacerme ver este mundillo y por compartir conocimientos y despacho conmigo, ha habido muy buenos y fríos momentos.

A Miren, por dejarse liar para codirigir esta tesis. Gracias por ir poniendo fechas, por tu apoyo y por encontrar siempre un hueco para mí. Sé seguro, al 100%, que sin este pequeño pero gran equipo no hubiera acabado nunca la tesis, y no me refiero sólo a “la investigación”, me habéis apoyado, comprendido, valorado y motivado cuando más lo he necesitado. Formáis un equipo genial.

Así mismo, quiero dar las gracias a Rosario y Fernando que me han acogido en su pequeño iglú como una más. A Almudena, por estar siempre disponible, incluso telemáticamente, para responder a las mil preguntas burocráticas. Y por supuesto a Sonia Roig, de quien he puesto a prueba su paciencia, siempre respondiendo rápida y claramente a los innumerables mails, eres el comodín que siempre funciona. También quiero mencionar a Icíar, con quien empecé a pelearme con los datos del IFN, así como a Ricardo, cuya vista desde fuera ha sido muy importante.

Además, he de agradecer la financiación recibida por la Universidad Politécnica de Madrid, por brindarme la oportunidad de cuatro años más en “mi escuela”. Así como a todas las personas que hacen posible el IFN.

Por supuesto esta tesis, como casi todo, no hubiera sido posible sin mi madre, cuyo esfuerzo a lo largo de toda su vida ha hecho posible que hoy sea quien soy. Gracias Mamuchi por estar siempre ahí y por motivarme para que persiga mis sueños.

A Jesús, cuyo optimismo y ayuda siempre están disponibles. Gracias por ser mi soporte y por brindarme tu comprensión.

Por último, pero no menos importante, a Luisete, mi pequeño gran hombrecito, quien no me ha dejado caer con su simple sonrisa. Sólo tú has sido capaz de darme las fuerzas necesarias cuando todo lo demás ha fallado.

RESUMEN

Son numerosos los requerimientos tanto nacionales como internacionales sobre información forestal a los que España, al igual que otros muchos países, debe responder. Entre otros aspectos, se debe informar sobre las existencias en volumen, biomasa y carbono. Para ello, uno de los recursos de información forestal más empleado es el Inventario Forestal Nacional (IFN), ya que cuenta con datos sobre diversas características de los sistemas forestales, recogidos en un gran número de parcelas repartidas sistemáticamente a lo largo del territorio nacional. Sin embargo, el desfase existente entre la periodicidad de los ciclos del IFN y de la demanda de información hace necesarias técnicas de predicción para la actualización de datos a la frecuencia demandada. Por ello, el principal objetivo de esta tesis es establecer una metodología que permita la actualización de las existencias del volumen, biomasa y carbono de los bosques peninsulares, para poder dar información a los requerimientos internacionales. Para ello, se han realizado tres estudios, aplicándolos a cinco especies de pino (*Pinus sylvestris*, *Pinus pinea*, *Pinus halepensis*, *Pinus nigra* y *Pinus pinaster*). Los principales objetivos del trabajo son: i) estudiar la dependencia de la línea de máxima densidad (MSDR) de cada especie de las condiciones climáticas y analizar la importancia de las diferencias entre especies para la aplicación de las MSDR en las masas mixtas; ii) analizar los efectos de la aridez, espesura y composición específica sobre la productividad de la masa; y iii) estudiar los efectos de la aridez, tamaño y forma de los árboles en la relación entre la biomasa y el volumen del rodal para cada especie, de manera que se puedan realizar estimaciones de carbono a nivel nacional para todas las especies estudiadas.

Para alcanzar estos objetivos se ha desarrollado una metodología empleando los datos procedentes del IFN, así como datos climáticos que permitan estudiar la influencia de la aridez, en concreto del índice de aridez de Martonne (M).

En el primer estudio se utiliza la regresión cuantílica para desarrollar modelos MSDR para cada especie, introduciendo en ellos, en un segundo paso, la aridez. Con los modelos dependientes de la aridez se calculan los coeficientes de equivalencia de densidad (CECs) en masas mixtas como la ratio entre los índices de densidad máxima de dos especies que forman la masa. Los resultados muestran que los modelos MSDR son específicos de las especies y que la aridez influye en la densidad máxima que cada especie pueden alcanzar, siendo esta densidad, en general, menor cuanto mayor es la aridez. Además, los CECs se encuentran modulados por la aridez para todas las mezclas estudiadas, indicando la necesidad del uso de MSDR dependientes de la aridez para una correcta regulación de la densidad en masas mixtas.

En el segundo estudio se analiza la eficiencia de crecimiento en volumen (VGE) de las cinco especies de pino, creciendo en masas puras o en mixtas, mediante el empleo de modelos mixtos donde se ha añadido la provincia como factor aleatorio. Los modelos obtenidos indican un importante efecto negativo de la aridez en la eficiencia del crecimiento, así como un efecto negativo de la densidad de la masa. Además, los efectos de la competencia interespecífica sobre la productividad difieren entre las mezclas, no siendo siempre estadísticamente significativos. Asimismo, cuando se produce este efecto de la mezcla siempre se encuentra modulado por la aridez, en general, siguiendo la hipótesis del gradiente de estrés.

En el último estudio se desarrollan modelos que relacionan el peso de la biomasa de un rodal con su volumen para cada una de las especies estudiadas, también utilizando modelos mixtos, como en el caso anterior. Se explora la inclusión de variables que indican la aridez y el tamaño medio de los árboles en estos modelos, así como una variable indicadora de la forma de los árboles para corregir el sesgo. Los modelos que consideran tanto el tamaño como la forma de los árboles de la masa para estimar el peso de la biomasa son más precisos y menos sesgados que los que no lo consideran, no siendo siempre significativo el efecto de la aridez.

En general, los resultados revelan la importancia de considerar la aridez cuando se evalúa tanto la densidad de una masa (pura y mixta), como su crecimiento en volumen y su biomasa, y por tanto su carbono. Gracias a la metodología desarrollada, que se podría aplicar en otras especies, se puede dar respuesta a los requerimientos internacionales relativos al volumen, al crecimiento en volumen, a la biomasa y al carbono acumulados en los sistemas forestales.

ABSTRACT

There are numerous national and international requirements for forest information with which Spain, like many other countries, must comply. Among other aspects, stock volume, biomass and carbon must be reported. For this purpose, one of the main resources used is the National Forest Inventory (NFI), since it contains data on diverse characteristics of forest systems, collected in a large number of plots systematically distributed throughout the national territory. However, the differences which exist between the periodicity of NFI cycles and the demand for information make it necessary to use prediction techniques to update the data at the requested frequency. Hence, the main objective of this thesis is to establish a methodology that allows the volume, biomass and carbon stocks of the peninsular forests to be updated so that the international requirements for information can be met. Fulfilling this main objective involved three studies applied to five pine species (*Pinus sylvestris*, *Pinus pinea*, *Pinus halepensis*, *Pinus nigra* and *Pinus pinaster*). The main objectives of these studies were: i) to study the influence of aridity conditions on the Maximum Size-Density Relationship (MSDR) for the five species and to analyse the importance of this relationship on the relative carrying capacities in mixed stands; ii) to analyse the effects of aridity, stand density and species composition on stand productivity; and iii) to study the effects of aridity, size and form of trees on the relationship between biomass and volume of the stand for each of the species, so that carbon estimates can be obtained for all studied species at national level.

To achieve these objectives, a methodology was developed using data from the NFI, as well as climatic data to study the influence of aridity, specifically the Martonne aridity index (M).

In the first study, quantile regression was used to develop MSDR models for each species, introducing an aridity variable in a second step. With the aridity dependent models, the Competition Equivalence Coefficients (CECs) in mixed stands are calculated as the ratio between the maximum stand density indexes of two species that form the mixed stand. The results show that the MSDR models are species specific and that aridity affects the maximum density that each species can reach. In general, the higher the aridity, the lower the density the stand can reach. Additionally, the CECs are modulated by the aridity for all the mixtures studied, indicating the need to use aridity dependent MSDRs for correct density regulation in mixed stands.

In the second study, the volume growth efficiency of the five pine species, growing both in mixed and monospecific stands was analyzed using mixed models in which the province was added as a random effect. The models obtained indicated an important negative effect of aridity on growth efficiency, as well as a negative effect on stand density. Furthermore, the effects of interspecific competition on productivity differ between mixtures and are not always statistically significant. Moreover, when this mixing effect occurs, it is always modulated by aridity, generally following the stress gradient hypothesis.

In the last study, models were developed that relate stand biomass weight to its volume for each of the studied species. Mixed models were also used as in the previous study. The inclusion in these models of variables that indicate aridity and

mean tree size is explored, as well as a variable that describes the form of the trees in order to correct bias. Models that consider both size and form of the trees in the stand to estimate the biomass weight are more accurate and less biased than those that do not. The effect of aridity was not always significant.

Generally, the results reveal the importance of considering aridity when evaluating the density ,volume growth, biomass, and therefore carbon content of forest stands (both monospecific and mixed). The methodology developed, which can also be applied to other species, allows the international information requirements to be met with regard to the volume, volume growth, biomass and carbon stocks of forest systems.

1. INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Necesidad de estimaciones de volumen, crecimiento y stocks de carbono a nivel nacional

La creciente preocupación a nivel mundial sobre el medio ambiente se ha ido poniendo de manifiesto en múltiples reuniones, acuerdos y convenciones internacionales. En 1992 se celebró la Convención Marco de Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC), donde se firmaron convenios relativos a la biodiversidad y al cambio climático, así como el protocolo de Kioto (tratado internacional que pretendía fijar los límites de las emisiones de gases causantes del efecto invernadero). Desde entonces, son múltiples los organismos que solicitan información a cada país, con la intención de cumplir con los acuerdos internacionales. Dos de los requerimientos más importantes a los que muchos países deben responder, entre ellos España, son los demandados por la Organización de Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, del inglés, *Food and Agriculture Organization of the United Nations*) y Forest Europe (Conferencia Ministerial sobre la protección de Bosques en Europa): i) la Evaluación Mundial de Recursos Forestales (FRA, del inglés, *Forest Resources Assessment*); y ii) Informe sobre el Estado de los Bosques en Europa (SoEF, del inglés, *State of Europe's Forest*). Entre otra, se solicita información sobre las existencias en volumen, el crecimiento en volumen, la biomasa y los stocks de carbono en los bosques (Tabla 1) (Alberdi *et al.*, 2015).

No obstante, a pesar de la importancia de la información a escala global, es frecuente que cada país adopte además sus propias medidas. En el caso de España se

estableció la Estrategia Forestal Española (MMA, 2000), que tiene como principales objetivos la planificación de la política forestal a escala nacional y la participación en los trabajos de los foros y organismos internacionales forestales. Así mismo, el Inventario Español del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad (IEPNB) (RD 556/2011) tiene como principal propósito disponer de una información objetiva, fiable y comparable a nivel estatal, a partir de la cual se elaboran políticas de conservación, gestión y uso sostenible. Esta información es, a su vez, clave para responder a los requerimientos internacionales.

Tabla 1. Algunos de los requerimientos internacionales a los que España, entre otros muchos países, debe responder, así como la frecuencia y la fuente de información que se utiliza actualmente para responderlos (adaptado de Alberdi *et al.*, 2015).

Requerimiento	Indicador	Frecuencia	Fuente actual
SOEF 2015	Volumen de madera	5 años	IFN
	Volumen de madera por tipo de bosque	5 años	IFN
	Volumen de madera por especie	5 años	IFN
	Carbono acumulado en la biomasa de especies leñosas en el bosque y otras tierras forestales	5 años	IFN, NI
	Crecimientos y cortas	5 años	IFN
FRA2015	Volumen de las existencias por tipo de formación	5 años	IFN
	Volumen de las existencias por especie	5 años	IFN
	Incremento neto anual	5 años	IFN
	Biomasa	5 años	IFN/NI y MFE
	Carbono	5 años	IFN/NI y MFE
CMNUCC	Existencias de biomasa aérea en bosque que permanece como bosque	Anual	IFN

NI, Red de Daños de Nivel I; IFN, Inventario Forestal Nacional, MFE, Mapa Forestal Español. Los requerimientos internacionales: SoEF (Informe sobre el estado de los bosques en Europa); FRA (Evaluación de los Recursos Forestales); CMNUCC (Convención Marco de Naciones Unidas sobre el Cambio Climático).

Los bosques tienen multitud de funciones y proporcionan numerosos servicios, de ahí que los elementos solicitados internacionalmente abarquen diversos bloques temáticos como la extensión de los recursos forestales, la biodiversidad o las funciones productivas entre otros (FAO, 2010). Una de las funciones más importantes está relacionada con el cambio climático, ya que los bosques son importantes reservas de carbono que intercambian continuamente CO₂ con la atmósfera, siendo este uno de los gases causantes del efecto invernadero. Los bosques, mediante la captura y almacenamiento del CO₂, contribuyen a la mitigación del cambio climático, a la vez que pueden ser una fuente de emisión de CO₂, ya que una gran perturbación (como las explotaciones excesivas o los incendios) provoca la liberación de este gas a la atmósfera. Existe la posibilidad de mitigar el cambio climático mediante la reducción de las emisiones de carbono (causadas por la deforestación y degradación de los bosques), así como mediante el aumento de la captura del carbono gracias a la forestación y gestión forestal sostenible (FAO, 2010). Por este motivo, se solicitan evaluaciones periódicas del balance de las emisiones de gases de efecto invernadero, incluyendo las emisiones y las absorciones de carbono derivadas de los cambios en las existencias forestales. Por tanto, es crucial contar con unos recursos de información fiables, globales y comparables para dar respuesta tanto a los requerimientos nacionales como los internacionales.

Actualmente, el principal recurso de información forestal del que disponen los países son los Inventarios Forestales Nacionales (IFNs), que se han ido adaptando a las nuevas necesidades para cumplir con la creciente demanda de información (Tomppo *et al.*, 2010; Alberdi, 2015). La información reunida por los IFNs es muy diversa,

recopilando numerosas variables en un gran número de parcelas repartidas sistemáticamente a lo largo de la superficie forestal nacional, lo que hace de los IFNs una fuente de información de gran valor.

En el caso de España se han realizado hasta la fecha tres ciclos completos del IFN, estando aún en ejecución el cuarto ciclo. En la Tabla 2, se muestra un resumen de la historia del IFN español.

Tabla 2: Resumen historia del IFN español (adaptado de Alberdi *et al.* (2010))

IFN	Años	Tipo de muestreo	Tipo de parcelas
1	1965-1974	Asignación óptima de las parcelas.	Parcelas temporales
2	1986-1995	Sistemático.	Parcelas permanentes
3	1997-2007	Sistemático.	Parcelas permanentes
4	2008-actualidad	Sistemático.	Parcelas permanentes

En general, la principal limitación al utilizar los datos de los IFNs para dar respuesta a los requerimientos internacionales es que sus ciclos son más largos que la frecuencia demandada para la mayor parte de los indicadores. En el caso de España, se realiza la toma de datos de cada ciclo del IFN por provincias, necesitando aproximadamente diez años para completar la totalidad de la superficie española. Por tanto, no se dispone de información para todo el territorio nacional en un mismo año. Además, como muestra la Tabla 2, este desfase entre ciclos no es siempre el mismo. Debido a la duración del ciclo del IFN y a que se desarrolla por provincias a lo largo del ciclo, si se necesita información a nivel nacional a una escala de tiempo inferior, por ejemplo cada cinco años, es imprescindible la actualización de las variables del IFN. Una de las formas más comunes de realizar esta actualización es mediante modelos. Sin embargo, en regiones como la mediterránea, es frecuente que los modelos desarrollados se limiten

únicamente a algunas especies y zonas determinadas, generalmente las más productivas (Barreiro *et al.*, 2017). Además, gran parte de los estudios existentes no pueden ser aplicados utilizando datos del IFN, ya que lo más frecuente es que incluyan la edad como la variable que dirige la evolución de la masa (Bravo *et al.*, 2011). Por otro lado, la mayoría de estos modelos están pensados para aplicarlos a masas puras. En la actualidad, menos de un tercio de los modelos existentes consideran los efectos de la mezcla de especies o se pueden utilizar para predecir el crecimiento en masas mixtas (Pretzsch *et al.*, 2015b). Por tanto, sería conveniente disponer de modelos específicos a escala nacional, basados en una metodología que permita la actualización de las variables requeridas a partir de los datos del IFN.

1.2 Densidad de la masa en función de la línea de máxima densidad

Conocer la densidad de una masa forestal tiene importantes implicaciones, tanto ecológicas como económicas. Sabiendo la densidad forestal se pueden evaluar algunos riesgos abióticos (Woodall *et al.*, 2005; Woodall *et al.*, 2006; Lindroth *et al.*, 2009) o bióticos (Kurz *et al.*, 2008) a los que se encuentra sometida una masa, o controlar la competencia entre pies mediante tratamientos selvícolas, optimizando así la productividad forestal (Zeide, 2005; Brunet-Navarro *et al.*, 2016).

Uno de los factores más importantes a la hora de planificar los tratamientos selvícolas es cuantificar la densidad en términos relativos, es decir, refiriendo la densidad actual a una densidad de referencia (Woodall *et al.*, 2005). Para conocer la densidad relativa de una especie presente en una masa forestal es necesario referirse a su densidad máxima, ya que ésta varía en función de las condiciones de la estación y no todas las especies tienen el mismo potencial para un mismo lugar (Sterba *et al.*, 2014). La densidad máxima depende del tamaño de los árboles y se produce como consecuencia de que los recursos del medio son limitados, debido a que según crecen los árboles aumentan sus requerimientos de luz, agua, nutrientes, etc. Así, alcanzado el punto donde no hay recursos suficientes para todos los árboles de la masa, comienza la mortalidad por competencia entre pies, es decir, el auto-aclareo.

Para estudiar la competencia y la densidad de la masa se pueden utilizar índices, dependientes o independientes de la distancia entre los árboles. Con frecuencia se utilizan índices independientes de la distancia que relacionan valores como el número de pies por hectárea (N , pies·ha⁻¹) o el área basimétrica (G , m²·ha⁻¹) con variables que

consideran el tamaño de los árboles, por ejemplo basándose en la teoría alométrica (Reineke, 1933; Zeide, 1987; Pretzsch y Biber, 2005). En este sentido, autores como Tadaki y Shidei (1959) y Yoda (1963) observaron con diferentes especies, desde herbáceas hasta especies arbóreas, una mortalidad prácticamente nula en el momento inicial de las plantaciones. Según iba aumentando el tamaño de los individuos que la componían, la mortalidad de estas plantas aumentaba, hasta que se alcanzaba el máximo número de plantas que, para unas dimensiones determinadas, cabían en una unidad de superficie, es decir, lo que se conoce como la densidad máxima en relación con el tamaño (MSDR, en inglés, *Maximum Size-Density Relationship*). Esta ley, también conocida como la ley de los 3/2 o ley de auto-aclareo (ec. 1), se basa en la relación entre el peso medio de los individuos (w) y su número por unidad de superficie (N).

$$w = C \cdot N^{-3/2} \quad (1)$$

Donde C es la constante de proporcionalidad, y el exponente $-3/2$ es un valor empírico.

Esta ley es el punto de partida del conocimiento sobre el auto-aclareo en el ámbito forestal, y a pesar de los numerosos matices que han ido haciendo muchos autores (Drew y Flewelling, 1977; Smith y Hann, 1984; Zeide, 1985, 1987), la idea de la existencia de una asíntota en la relación densidad-tamaño que establezca la densidad máxima de una masa, sigue siendo válida hoy en día. Es decir, el auto-aclareo comienza cuando la masa alcanza la asíntota fijada por la densidad máxima, esto es, el

máximo número de pies de un tamaño determinado que pueden crecer, por unidad de superficie, en una masa forestal (Smith y Hann, 1984; Puettmann *et al.*, 1993; Tang *et al.*, 1994).

En el ámbito forestal, una de las formas más habituales de estudiar la MSDR, es mediante la expresión de Reineke (1933). Este autor estudió masas forestales puras en espesura completa, y estableció una relación entre el número máximo de pies por hectárea ($N_{m\acute{a}x}$) y el diámetro medio cuadrático (dg) (ec. 2), que se puede escribir de forma lineal como en la ec. 3.

$$N_{m\acute{a}x} = C'_0 \cdot dg^{E_0} \quad (2)$$

$$\log(N_{m\acute{a}x}) = C_0 + E_0 \cdot \log(dg) \quad (3)$$

Donde, C_0 dependía de la especie analizada y E_0 era constante e igual a -1,605.

De dicha expresión se obtiene el Índice de densidad de Reineke (SDI , del inglés *stand density index*), uno de los más utilizados para estudiar el nivel de competencia y espesura de la masa, como el número de pies por hectárea para un dg de referencia igual a 25 cm (ec. 4). El valor obtenido al comparar dicho SDI con el valor máximo que se podría alcanzar para el mismo diámetro de referencia ($SDI_{m\acute{a}x}$, del inglés *Máximum Stand Density Index*), se asocia a las distintas etapas de competencia de la masa (Long y Daniel, 1990).

$$SDI = N \cdot \left(\frac{25}{dg}\right)^{-1,605} \quad (4)$$

Donde N , es el número de pies por hectárea de la masa forestal y dg su diámetro medio cuadrático, en cm.

Gráficamente, la representación de las ecs. 2 y 3 se corresponden con la Fig. 1a y 1b, respectivamente, aunque es más común trabajar con la forma lineal debido a la sencillez de cálculo y representación. A pesar del tiempo transcurrido desde la publicación de Reineke (1933), este método todavía se utiliza hoy en día para cuantificar la espesura de los rodales, tanto para masas puras (Pretzsch y Biber, 2005; Burkhart, 2013) como para masas mixtas (del Río *et al.*, 2014; Pretzsch y Biber, 2016), aunque en menor medida.

Figura 1: Relación entre el diámetro medio cuadrático (dg), en cm, y el número máximo de pies por hectárea ($N_{máx}$): a) según la forma no lineal (ec. 2); b) según la forma lineal (ec. 3).

No obstante, con posterioridad, se han hecho algunas matizaciones al trabajo de Reineke. Estudiando datos procedentes de parcelas permanentes y tablas de producción, Zeide (1987) observó, entre otras cosas que: i) el auto-aclareo no se ajusta a una recta, sino a una curva ligeramente convexa (en escala doble logarítmica); ii) la pendiente de la recta no es constante para todas las especies; y iii) la ecuación de Reineke es adecuada para describir la relación entre el tamaño de los árboles y el número de los mismos por unidad de superficie, ya que el diámetro responde bien a las variaciones en la densidad. En este trabajo, Zeide describió el proceso de auto-aclareo distinguiendo tres fases: en la primera fase los árboles no ocupan todavía todo el espacio disponible, por lo que aumenta su tamaño sin que se produzca una mortalidad elevada; en la fase intermedia es cuando se produce la mayor tasa de auto-aclareo consecuencia de una competencia elevada por los recursos del medio; mientras que en la fase de senectud los árboles no tienen capacidad de responder en crecimiento al espacio liberado por los árboles que mueren, produciéndose una menor ocupación de la estación. La fase intermedia es la que se corresponde con la línea recta de densidad máxima y es la que se utiliza como medida de MSDR, ya que representa el límite superior de todas las relaciones posibles que se pueden producir en una masa (del Río *et al.*, 2001). A partir del estudio de Reineke (1933), se han ido haciendo algunas modificaciones al modelo, por ejemplo, varios autores proponen valores específicos de la pendiente de la ecuación de Reineke (E_0) para distintas especies (Pretzsch y Biber, 2005; Charru *et al.*, 2012; Vospernik y Sterba, 2015). A su vez, se va demostrando la transcendencia de las condiciones ambientales y, autores como Brunet-Navarro *et al.* (2016) o de Prado *et al.* (2020) muestran la dependencia del

MSDR del clima. A gran escala esto podría tener una gran importancia, y explicar la variación de los valores C_0 (ec. 3) para una misma especie, en densidad máxima, ubicada en diferentes condiciones ambientales (Hynynen, 1993; Palahí *et al.*, 2003; Weiskittel *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2013). Modelos dependientes del clima fueron desarrollados por Condés *et al.* (2017), quienes introdujeron variables climáticas en los modelos de MSDR para *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* a lo largo de Europa, desvelando una dependencia de la aridez, específica de cada especie.

Este tipo de modelos, donde el MSDR depende de variables ambientales, permiten comparar densidades bajo distintas condiciones climáticas utilizando como referencia el SDI_{max} . Así, se podrían proporcionar directrices para masas de una determinada especie adaptadas a diferentes condiciones climáticas, lo que podría ser de gran utilidad bajo el contexto del cambio climático (Condés *et al.*, 2017).

A la utilidad del índice de densidad de Reineke como indicador de espesura en masas puras, se le añade su interés para la descripción de las masas mixtas. En los últimos años, ha habido una creciente demanda del estudio de este tipo de masas, especialmente bajo el prisma del cambio climático, ya que las masas mixtas presentan mayores ventajas en múltiples aspectos (Griess y Knoke, 2011; Pretzsch *et al.*, 2013a), incluyendo una mayor productividad, estabilidad y resiliencia (Piotto, 2008; Griess y Knoke, 2011; Morin *et al.*, 2011).

Para estudiar las masas mixtas no solo se precisa el conocimiento de su densidad como en el caso de las puras, sino que es necesario conocer las interacciones que se producen entre las especies que la componen. Para ello, es fundamental estimar qué

proporción de la superficie de la masa ocupa cada una de las especies (Sterba *et al.*, 2014). En este sentido, Bravo-Oviedo *et al.* (2014) señalan que, normalmente, la presencia de las distintas especies en una masa mixta se cuantifica con su proporción en número de pies o área basimétrica. Sin embargo, indican que el volumen, la biomasa o la cubierta del dosel de copas pueden utilizarse para estimar la proporción para objetivos específicos.

Al analizar las masas puras, se observan densidades máximas diferentes según la especie considerada, lo que muestra los distintos requerimientos de cada una de ellas. Por ello, en una masa mixta en una estación determinada, cada una de las especies que la compone podrá alcanzar densidades máximas diferentes, por lo que es necesario considerar la proporción ocupada por cada especie en relación a sus propios requerimientos, es decir, a su máximo potencial en esa estación, lo que se conoce por proporción de especies por área (del Río *et al.*, 2016). La importancia de considerar la proporción de especies por área es decisiva, ya que si se utiliza la proporción de las especies sin considerar la densidad máxima de cada una de ellas puede alcanzar, se podría llegar a resultados erróneos en las comparaciones entre las productividades en masas puras y masas mixtas (Dirnberger y Sterba, 2014; Sterba *et al.*, 2014).

Para comparar las densidades en masas con distinta composición de especies, se pueden utilizar los coeficientes de equivalencia de densidad (CEC, del inglés, *Competition Equivalence Coefficient*) (Pretzsch *et al.*, 2015a; del Río *et al.*, 2016). Estos CECs están definidos como la ratio de la capacidad de ocupación de la estación para las diferentes especies que componen la mezcla, y se puede estimar como el cociente

entre los índices de máxima densidad de las mismas ($SDI_{\max \text{ sp1}}$, $SDI_{\max \text{ sp2}}$). Al observarse que las máximas densidades dependen de las condiciones climáticas (Brunet-Navarro *et al.*, 2016), se espera que los CECs también varíen según dichas condiciones (Condés *et al.*, 2017). Estos CECs, aunque con nombres diferentes, han sido utilizados previamente para comparar la densidad en masas mixtas y puras (Pretzsch *et al.*, 2015a) o para calcular las proporciones de especies en masas mixtas (Sterba *et al.*, 2014; Pretzsch y del Río, 2020).

Por todo ello, en masas mixtas, debido a la posible distinta capacidad de ocupación para diferentes especies y condiciones, son necesarios modelos dependientes de factores climáticos para definir tanto la densidad de la masa como las proporciones de especies (Sterba *et al.*, 2014; del Río *et al.*, 2016). Los escasos estudios existentes sobre la densidad en masas mixtas, se suelen limitar a zonas geográficas muy concretas, de manera que los resultados no son fácilmente extrapolables (Puettmann *et al.*, 1993; Torres-Rojo y Velázquez-Martínez, 2000). Además, cabe destacar que son pocos los estudios que consideran que las masas mixtas pueden presentar una densidad mayor que las masas puras correspondientes (del Río y Sterba, 2009; Condés *et al.*, 2013; Pretzsch y Biber, 2016).

1.3 Modelización del crecimiento en volumen de la masa

El término productividad conlleva distintas acepciones, entre otras, hace referencia a los múltiples aprovechamientos que se pueden producir en un monte, como la resina, corcho o frutos. Sin embargo, de forma general, tanto en la investigación como en la gestión, se habla de productividad forestal en términos de crecimiento o incremento en volumen de la masa. Por una parte, porque uno de los principales recursos forestales es el maderero y, por otra, porque está directamente relacionada con la productividad primaria neta del ecosistema (Pretzsch, 2009). La productividad forestal es una variable ecológica clave para la gestión y está estrechamente relacionada con diversos aspectos de su sostenibilidad, entre ellos, con el ciclo del carbono en los ecosistemas forestales (Reyer *et al.*, 2014).

Conocer el crecimiento en volumen de una masa es necesario para poder planificar los tratamientos selvícolas más apropiados. Además, es necesario para poder responder a algunos de los requerimientos internacionales (Tabla 1). Sin embargo, a pesar de su importancia, y debido a la dificultad de su medición directamente en campo, suele ser una variable estimada, por ejemplo mediante modelos de crecimiento, que permiten estimar el incremento de volumen a partir de variables más sencillas tomadas en árboles individuales o de medidas de masa.

Clutter *et al.* (1983) clasifican en cuatro los factores que intervienen en la productividad de una masa forestal regular y pura: la edad o distribución de la edad de la masa, la calidad de estación, la densidad de la masa, y los tratamientos selvícolas. Además, numerosos estudios indican una mayor productividad con la diversidad de

especies (Liang *et al.*, 2016; Chamagne *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2018; Ammer, 2019), incluso en masas mixtas compuestas de solo dos especies (Forrester, 2014; Pretzsch *et al.*, 2016; Jactel *et al.*, 2018), como también con la estructura de tamaños (Liang *et al.*, 2007; Soares *et al.*, 2016; Forrester, 2019).

La edad es una de las características de la masa que más influyen en la productividad de una masa regular. La evolución del volumen con respecto a la edad de la masa sigue una curva sigmoide (Fig. 2, línea azul), independientemente de la especie considerada, lo que refleja la tendencia a un crecimiento ilimitado de la masa, frenado por las restricciones del entorno (Zeide, 1993), como son las características de la estación y la limitación de recursos en función de la densidad de la masa. Si lo que se quiere conocer es el incremento anual del volumen (crecimiento corriente anual), se puede calcular la derivada de la curva sigmoide, obteniendo la curva representada por la línea roja de la Fig. 2. Este patrón característico refleja que el crecimiento es mucho mayor a edades tempranas y que, a medida que la masa se desarrolla las restricciones van aumentando, lo que origina un cambio de curvatura. Esta disminución de crecimiento a medida que envejece la masa forestal, ha sido tradicionalmente atribuida al cambio en el balance entre la fotosíntesis y la respiración (Yoda, 1965; Whittaker y Woodwell, 1967). Por tanto, para estimar el crecimiento en volumen de la masa forestal, es importante considerar su edad (Ryan *et al.*, 1997; Zaehle *et al.*, 2006).

Figura 1: Evolución del crecimiento en volumen de una masa forestal regular con el tiempo (línea azul) y su primera derivada (línea roja), es decir, el incremento anual del volumen, representado a una escala mayor para facilitar su comparación (según Kiviste y González (2002).

Aunque el patrón general del crecimiento sea similar independientemente de la especie considerada, hay diferencias en cuanto a la velocidad a la que se alcanza el valor máximo y los puntos de inflexión, y en cuanto al nivel del valor máximo de la asíntota. Las características intrínsecas de cada especie, como la genética o la densidad de su madera, son aspectos cruciales que se deben tener en cuenta al analizar su crecimiento (Castagneri *et al.*, 2014).

Otro factor a considerar cuando se estudia la producción de una masa es la calidad de estación, definida por Serrada *et al.* (2008) como la capacidad productiva de un lugar frente a una determinada especie forestal. Skovsgaard y Vanclay (2008) clasifican los métodos de estimación de la calidad de estación según dos enfoques: geocéntricos versus fitocéntricos, es decir, los que consideran las condiciones de la estación frente a los que consideran la vegetación; y directos versus indirectos, es decir, los que miden

variables directamente relacionadas con la producción de la masa frente a los que miden variables indicadoras (pero no cuantificadoras) de la producción.

Para evaluar la capacidad productiva generalmente se recurre a métodos indirectos, ya que raramente se dispone de información sobre la productividad, como por ejemplo registros históricos del incremento en volumen anual. El uso del volumen tiene como inconveniente la dificultad tanto de su medición en una masa como del conocimiento de la masa extraída con anterioridad para calcular el volumen total (Pita, 1967). Es necesario, entonces, establecer un indicador de calidad de estación de fácil medición que no dependa en gran medida de las condiciones de la masa, en concreto de la espesura (Bravo-Oviedo, 2009). Uno de los métodos más utilizados es el índice de calidad de estación (SI, en inglés *Site Index*), definido como la altura dominante de la masa a una edad de referencia, debido a la estrecha relación entre la altura dominante y la producción en volumen (Vanclay, 1994). Sin embargo, la altura dominante y la edad no están siempre disponibles, como es el caso de cuando se quiere evaluar la potencialidad de un lugar donde no existe ninguna masa forestal, o cuando se utilizan datos dónde la edad es desconocida, como es el caso del IFN.

El crecimiento de una masa forestal en altura dominante sigue una curva general sigmoide, que se ve más o menos modificada según los distintos factores que afectan al crecimiento (condiciones edáficas, climáticas y fisiográficas (Barnes *et al.*, 1997)), que a su vez son específicos de cada estación (Bravo-Oviedo, 2009). Así, algunos autores relacionan la productividad con variables intrínsecas del suelo, como la profundidad (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2002; Álvarez-Álvarez *et al.*, 2011) o la

fertilidad (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2002; Afif-Khouri *et al.*, 2010), aunque la relación entre las características del suelo y la capacidad productiva es específica de cada área climática (Romanyà y Vallejo, 2004). Otro conjunto de variables estrechamente vinculado con la capacidad productiva de la estación son las relacionadas con la orografía. Además, las variables orográficas, climáticas y edáficas, están estrechamente relacionadas. Por ejemplo, la altitud y temperatura están muy relacionadas entre sí, y la pendiente influye en la fertilidad y profundidad del suelo.

En España, uno de los principales factores climáticos limitantes es la aridez (Nadal-Sala *et al.*, 2017), especialmente importante bajo el prisma del cambio climático ya que se espera que las temperaturas tiendan a aumentar y las precipitaciones a disminuir (Christensen *et al.*, 2007), en especial en la cuenca mediterránea. Esto podría tener importantes efectos, tanto directos como indirectos, en el crecimiento de los árboles debido al estrés hídrico, así como al aumento de la competencia por los recursos (Gea-Izquierdo y Canellas, 2009; Vicente-Serrano *et al.*, 2010). Son muchos los índices que permiten cuantificar la aridez de un lugar (Condés y García-Robredo, 2012; Moral *et al.*, 2016), siendo especialmente útiles aquellos cuyo cálculo es sencillo y están basados en variables de fácil obtención, como es el caso del índice de aridez de Martonne (de Martonne, 1926), que ha sido empleado en numerosos estudios (Gavilán, 2005; Pravalie *et al.*, 2014; Chang *et al.*, 2015).

Otras variables fundamentales para estudiar la productividad forestal son la densidad y la competencia (Bravo *et al.*, 2011). Ambas están estrechamente relacionadas, ya que un mayor grado de ocupación de un lugar por parte de los árboles

resulta en mayor competencia entre ellos (Curtis, 1970). Esto se produce porque los individuos compiten por los recursos disponibles, como la luz, agua, nutrientes, e incluso el mismo espacio físico (Ford y Sorrensen, 1992). A medida que los árboles van creciendo, modifican su entorno alterando la capacidad de los árboles vecinos de obtener recursos. Es decir, la competencia es dinámica, tanto espacial como temporalmente (Weiskittel *et al.*, 2011). Por tanto, para modelizar el crecimiento en volumen es imprescindible considerar la densidad y situación de competencia de la masa, que se suelen incluir en los modelos mediante índices de densidad e índices de competencia (Bravo *et al.*, 2011).

En cuanto al efecto de la mezcla de especies en términos de producción, numerosos estudios sugieren una mayor producción de las masas mixtas respecto a las puras para aquellas especies que presentan complementariedad de nichos, por ejemplo en la estructura de la copa, distribución de las raíces, fenología y/o tolerancia a la sombra (Kelty, 2006; Morin *et al.*, 2011; Forrester, 2014; Jucker *et al.*, 2014; de-Dios-García *et al.*, 2015; Zhang y Chen, 2015), o entre las que se produce facilitación, por ejemplo fijación de nitrógeno (Forrester *et al.*, 2006). En aquellas especies que presentan características similares es más común que la competencia provoque una producción similar a la de las masas puras o incluso que la masa mixta presente una producción menor que la pura (Epron *et al.*, 2013; Forrester y Albrecht, 2014). Sin embargo, las condiciones ambientales pueden influir en esta relación (Toïgo *et al.*, 2015; del Río *et al.*, 2017b; Pretzsch *et al.*, 2017; Condés *et al.*, 2018; Jactel *et al.*, 2018). En términos generales, la hipótesis del gradiente de estrés propuesto por Bertness y Callaway (1994), predice un aumento de las interacciones facilitadoras, frente a las

competitivas, a medida que el estrés abiótico o las perturbaciones aumentan. Sin embargo, Callaway (2007) establece que las relaciones planta-planta son altamente específicas, independientemente del nivel de estrés en el que ocurran. Así, Forrester *et al.* (2013) encontraron que los efectos de complementariedad en masas mixtas aumentan con la temperatura, mientras que Jactel *et al.* (2018) encontraron que es el aumento de la precipitación lo que aumenta la complementariedad de las especies. Sin embargo, Toïgo *et al.* (2015) describen un aumento de la complementariedad cuando las masas mixtas se encuentran en lugares menos productivos. Por ello, existe la necesidad de estudiar la interacción entre las especies, en función de las condiciones climáticas, de manera empírica.

1.4 Estimación de stocks de Carbono

Disponer de unas estimaciones precisas de los stocks de carbono en los sistemas forestales no solo es necesario para dar respuesta a los requerimientos internacionales, sino que es de gran importancia para definir estrategias de mitigación del cambio climático. El conocimiento del stock de carbono presente en una masa forestal permitiría una planificación selvícola orientada tanto a aumentar la captura del CO₂, como a retardar, en cierta medida, su liberación a la atmósfera.

Mediante la fotosíntesis, los árboles capturan el carbono atmosférico y lo integran en sus tejidos formando distintas estructuras, como las flores, frutos, corteza, madera, etc. Sin embargo, cuando un árbol o alguna de sus estructuras muere, con el paso del tiempo, parte del carbono acumulado se libera a la atmósfera como consecuencia del proceso de descomposición, y otra parte pasa a formar parte del humus del suelo. Por tanto, el balance captura-emisión de carbono en los sistemas forestales constituye un sistema complejo y que se puede clasificar en cuatro componentes de almacenamiento de carbono: biomasa aérea, biomasa radical, materia orgánica en descomposición y productos forestales fuera del bosque (Montero *et al.*, 2005). El carbono fijado en la vegetación (biomasa) uno de los que más interés genera, ya que es el más susceptible de manipulación a través de la selvicultura, además de estar ligado al tipo de producto forestal.

Kollmann (1959) afirmó que la composición de la madera es similar en las especies leñosas, así como también lo es en las distintas partes de un árbol, e indicó que todas las maderas contienen aproximadamente un 50% de carbono. Es decir, el contenido de

carbono acumulado se puede obtener multiplicando el peso seco de la biomasa por 0,5, en caso de no existir valores específicos para la especie objeto de estudio (IPCC 2006). No obstante, en algunos estudios se determinan porcentajes específicos según la especie considerada (Ibáñez *et al.*, 2002) y en distintas partes del árbol (Herrero *et al.*, 2011).

Neumann *et al.* (2016) diferencian dos métodos para estimar el carbono en un sistema forestal: i) considerando la absorción del carbono mediante la fotosíntesis, y su pérdida mediante la respiración y descomposición, y, ii) mediante el enfoque empírico estadístico. El primer método requiere de datos de suelo, climáticos diarios, y parámetros ecofisiológicos de la vegetación, los cuales resultan muy complicados de obtener a grandes escalas. Para el segundo método, únicamente se necesitan datos terrestres para estimar tanto la biomasa como el carbono, como son los procedentes del IFN (Tomppo *et al.*, 2010). Para ello, se aplican funciones alométricas de biomasa y/o factores de expansión (BEFs, del inglés, *Biomass Expansion Factor*), que transforman el volumen (del árbol o de la masa) en biomasa estimada.

Las ecuaciones de biomasa y BEFs de árbol individual, permiten estimar, para diferentes especies, el peso seco de la biomasa a partir de variables más sencillas de tomar en campo (diámetro normal o altura total). Para el desarrollo de estas ecuaciones o BEFs es necesario apear una muestra de árboles y obtener el peso seco de cada uno de sus componentes (fuste, hojas, ramillas finas, ramas medianas, ramas gruesas y raíces). Uno de los problemas más importantes de esta metodología es que se trata de un procedimiento muy costoso y que conlleva un gran trabajo,

especialmente en árboles de gran tamaño. Además, la selección de las parcelas donde se toman medidas de campo es de gran importancia, ya que un criterio subjetivo podría derivar en estimaciones sesgadas (Dixon *et al.*, 1994; Fang *et al.*, 2005).

Las estimaciones del peso seco de la biomasa en los sistemas forestales se puede obtener en un momento dado de una manera más o menos sencilla, gracias a las fuertes relaciones que lo ligan con el volumen de la masa (Fang *et al.*, 1998; Lehtonen *et al.*, 2004), ya que este es uno de los datos recogidos en los IFNs y cuya actualización al momento requerido es posible con ayuda, por ejemplo, de modelos de crecimiento (Shortt y Burkhart, 1996) o utilizando sensores remotos (McRoberts y Tomppo, 2007).

Los factores de expansión (BEFs) a nivel masa son ampliamente utilizados, siendo el método sugerido por el IPCC (Penman *et al.*, 2003). No obstante, se conoce que dichos factores varían con las condiciones ambientales y características de la masa, como su composición específica (Lehtonen *et al.*, 2004; Soares y Tomé, 2004; Lehtonen *et al.*, 2007; Petersson *et al.*, 2012; Jagodziński *et al.*, 2017). Algunos autores han probado también la dependencia de la relación biomasa-volumen, de la edad o el estado de desarrollo de la masa (Jalkanen *et al.*, 2005; Peichl y Arain, 2007; Tobin y Nieuwenhuis, 2007; Teobaldelli *et al.*, 2009). Cuando no se dispone de información de la edad, como es el caso de algunos IFNs como el español, se pueden utilizar otras variables relacionadas con la edad para expresar el estado de desarrollo de la masa, como por ejemplo el tamaño del árbol (Soares y Tomé, 2004).

Además, las condiciones ambientales pueden influir en la relación biomasa-volumen de la masa (Soares y Tomé, 2004). Estas condiciones pueden ser consideradas bien a

través de indicadores, como el índice de calidad de estación o la altura dominante (Houghton *et al.*, 2009; Schepaschenko *et al.*, 2018), o bien directamente mediante algunas variables climáticas (Briggs y Knapp, 1995; Stegen *et al.*, 2011).

En España, existen ecuaciones biomasa de árbol individual para diferentes especies y área geográficas (Canadell *et al.*, 1988; Montero *et al.*, 2005; Balboa-Murias *et al.*, 2006), destacando los trabajos de Ruiz-Peinado *et al.* (2011, 2012) donde se presentan ecuaciones para las principales especies forestales españolas. Sin embargo, apenas existen ecuaciones de biomasa de rodal, y las que se han desarrollado son para las especies más productivas (González-García *et al.*, 2013, Menéndez-Miguélez *et al.*, 2013) o el estudio se centra en áreas más restringidas (Castedo-Dorado *et al.*, 2012).

1.5 Sistemas forestales de estudio: Pinares puros y mixtos peninsulares

En los bosques españoles, los pinares juegan un papel muy significativo, tanto por la extensa superficie que ocupan como por su importancia ecológica y socio-económica (del Río *et al.*, 2017a). Sus aprovechamientos permiten definir al género *Pinus* como uno de los que proporcionan mayor valor social y/o económico. La importancia de la productividad de los pinares reside tanto en lo que se refiere a los recursos maderables, como a los no maderables, entre los que destaca la producción de piñón (en el caso de *Pinus pinea*) o la resina (Montero y Serrada, 2013). Además, la producción micológica está ganando interés, entre las que destaca el níscolo (*Lactarius deliciosus*) debido a su frecuente presencia en los pinares españoles (Serrada *et al.*, 2008).

Las especies del género *Pinus* son generalmente frugales, xerófilas y heliófilas, aunque con cierta variación entre ellas. Además, sus semillas aladas, a excepción de *Pinus pinea*, pueden alcanzar grandes distancias y actuar así como especies colonizadoras (Morla, 1993). La facilidad de recolectar y conservar sus semillas y su rápido crecimiento en las primeras edades (Morla, 1993), hacen que sea un género muy adecuado para las repoblaciones (Sánchez y Prada, 1993). La superficie repoblada con este género en España supera los 2,5 millones de hectáreas en el periodo comprendido entre 1988 y 1991 (Montero, 1997). Su importancia en las repoblaciones pone de manifiesto su contribución en la captura de carbono (del Río *et al.*, 2017a).

El género *Pinus* en España, está representado por ocho especies: *Pinus sylvestris* L., *Pinus pinea* L., *Pinus halepensis* Mill., *Pinus nigra* Arn., *Pinus pinaster* Ait., *Pinus*

canariensis Chr. Sm. ex DC, especie sólo presente de forma natural en las Islas Canarias, *Pinus uncinata* Ram. y *Pinus radiata* D. Don, siendo esta última la única no autóctona. Además, en la Península Ibérica *Pinus pinaster* presenta dos subespecies, reconocibles por su morfología y localización: *atlantica* y *mesogeensis*, siendo esta última la que ocupa una mayor superficie y la que concentra la mayoría de las masas naturales (Rodríguez *et al.*, 2008). En cuanto a *Pinus nigra* Arn., presenta una amplia complejidad sistemática, y en España se encuentran dos subespecies: *nigra* y *salzmannii*, aunque diferentes autores han producido diversas denominaciones dando lugar a propuestas no siempre coincidentes (Alejano *et al.*, 2008). En esta tesis se han considerado exclusivamente las especies peninsulares más representativas por su importancia en términos de volumen (Tabla 3) y superficie ocupada (Tabla 4), sin considerar las subespecies, ya que en los datos procedentes del IFN español no se hace esta distinción. Es decir, se consideran las siguientes especies: *Pinus sylvestris* (Ps), *Pinus pinea* (Pp), *Pinus halepensis* (Ph), *Pinus nigra* (Pn) y *Pinus pinaster* (Pt). Estas cinco especies representan el 30% de la superficie forestal española, que corresponde a más de cinco millones de hectáreas (Tabla 4). La importancia de estas especies, también se pone de manifiesto en los datos procedentes de las repoblaciones realizadas en España en el periodo comprendido entre 1940 y 1995, cuando para aproximadamente el 72% de la superficie repoblada (Tabla 5) se utilizaron estas cinco especies de pino (Montero, 1997).

1.5. INTRODUCCIÓN: Sistemas forestales de estudio: Pinares puros y mixtos peninsulares

En cuanto a su papel como sumideros de carbono, solo estas cinco especies del género *Pinus* acumulan unas 250 millones de toneladas de carbono (Tabla 6), de las cuales más de la mitad provienen de dos especies: *Pinus sylvestris* y *Pinus pinaster* (del Río *et al.*, 2017).

Tabla 3: Volumen maderable ($\times 10^3 \text{ m}^3$) por especie forestal principal (1975-2009) MAGRAMA 2012.

Especie	1975	1996	2009
<i>Pinus sylvestris</i>	61951	91288	138329
<i>Pinus pinea</i>	10999	13403	18189
<i>Pinus halepensis</i>	23498	40806	68180
<i>Pinus nigra</i>	37228	45913	67156
<i>Pinus pinaster</i>	90893	109457	135647
Todas las especies españolas	456721	594186	907957

Tabla 4: Área ocupada por las principales especies de pino de España, según Montero y Serrada (2013).

Especie	Área ($\times 10^3 \text{ ha}$)	% del área forestal total
<i>Pinus sylvestris</i>	1184	6,5 %
<i>Pinus pinea</i>	390	2,1 %
<i>Pinus halepensis</i>	1926	10,5 %
<i>Pinus nigra</i>	625	3,4 %
<i>Pinus pinaster</i>	1373	7,5 %
Total	5498	30,0 %

Tabla 5: Distribución de la superficie repoblada según las especies para el periodo entre 1940-1995 (sin datos entre 1988 y 1991), adaptada de Montero (1997).

Especie	Superficie repoblada ($\times 10^3 \text{ ha}$)	% de la superficie total repoblada
<i>Pinus sylvestris</i>	517,0	15,9 %
<i>Pinus pinea</i>	239,7	7,4 %
<i>Pinus halepensis</i>	495,3	15,2 %
<i>Pinus nigra</i>	358,5	11,0 %
<i>Pinus pinaster</i>	723,3	22,2 %
Total	3260,0	71,7 %

1.5. INTRODUCCIÓN: Sistemas forestales de estudio: Pinares puros y mixtos peninsulares

Tabla 6: Stocks de carbono para las principales especies de pino españolas en 2010 (según del Río *et al.*, 2017).

Especie	Stock de carbono (x 10⁶ toneladas)	Acumulación neta de carbono (crecimiento neto/año)
<i>Pinus sylvestris</i>	81,05	1,86
<i>Pinus pinea</i>	17,25	0,50
<i>Pinus halepensis</i>	46,14	1,36
<i>Pinus nigra</i>	42,46	1,01
<i>Pinus pinaster</i>	62,48	1,06
Total	249,38	5,79

Los pinares de estas especies tienen una amplia distribución a lo largo de toda la superficie del país (Fig. 3), lo que indica que este género se localiza en una gran variedad de situaciones (climáticas, orográficas, etc.). Por ello, es de gran interés estudiar las condiciones en las que se desarrolla cada especie, y cómo dichas condiciones afectan a diferentes aspectos, como su producción. Considerando su hábitat y temperamento, se pueden ordenar las cinco especies señaladas de mayor a menor higrofilia y microtermia (Morla, 1993): Ps, Pn, Pt, Pp, Ph. Atendiendo al temperamento, Serrada *et al.* (2008) las clasifican en especies de luz (Pp, Ph y Pt), de media luz a luz (Ps) y media sombra (Pn). En cuanto a la estación, según Serrada *et al.* (2008), la precipitación media anual (PMA) y la temperatura media anual (TMA), muestran que son Ph y Pp las especies que mejor soportan la aridez (Tabla 7), localizándose en zonas donde puede existir sequía de hasta cuatro meses, frente a Ps que soporta un solo mes de sequía. Con respecto al rango altitudinal, son Pp y Ph las especies que se presentan a menores altitudes, frente a Ps, que se encuentra a mayores altitudes (Tabla 7).

1.5. INTRODUCCIÓN: Sistemas forestales de estudio: Pinares puros y mixtos peninsulares

Tabla 7: Resumen de las características de la estación en las que se encuentran las principales especies de pino en España (Serrada *et al.*, 2008).

Especies	PMA (en mm)	TMA (°C)	Altitud (m)
<i>Pinus sylvestris</i>	600-1200	6-12	800-2000
<i>Pinus pinea</i>	430-800	11-18	30-800
<i>Pinus halepensis</i>	300-700	12-16	300-1000
<i>Pinus nigra</i>	600-1200	8-13	500-1500
<i>Pinus pinaster</i>	400-1600	9-16	100-1300

En cuanto al crecimiento máximo que pueden alcanzar estas especies en la Península Ibérica (según la ubicación de las masas y el régimen de claras), Ps y Pt, con 16,5 y 15,0 $\text{m}^3\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) respectivamente, son las especies que alcanzan los mayores crecimientos, seguidas de Pn con 11,0 $\text{m}^3\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, y finalmente por Pp y Ph con 5,6 y 4,0 $\text{m}^3\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, respectivamente (Serrada *et al.*, 2008).

Si nos referimos al índice de aridez de Martonne en masas puras, la especie que presenta el rango de mayor amplitud es Pt, mientras que las especies que se ubican en lugares con valores más similares de Martonne son Ph y Pp (Tabla 8).

Tabla 8: Valores extremos y medios del índice de aridez de Martonne (*M*) que presenta cada especie de pino formando masas puras, en el IFN-3. Así como el número de parcelas de cada especie ubicadas en masas puras.

Especie	Nº parcelas	Menor valor de <i>M</i>	Valor medio de <i>M</i>	Mayor valor de <i>M</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	(# 5339)	22	53	119
<i>Pinus pinea</i>	(# 1852)	9	24	53
<i>Pinus halepensis</i>	(# 8710)	7	21	54
<i>Pinus nigra</i>	(# 3316)	16	37	111
<i>Pinus pinaster</i>	(# 6584)	14	40	131

Figura 3: Localización de las masas puras de cada una de las especies utilizando las coordenadas de las parcelas del IFN-3. Se ha considerado que una parcela se localiza en una masa pura de la especie *sp* cuando el 90% de su área basimétrica se corresponde a dicha especie. Especies: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

Según el último anuario de estadística forestal (MAGRAMA, 2019), que hace referencia al año 2017, la superficie de las masas mixtas en España asciende a 1,4 millones de hectáreas, siendo la mezcla de pinos el 2,4% de la superficie total forestal (Montero y Serrada, 2013). En la Tabla 9, se muestra un resumen del número de parcelas, según los datos del IFN-3, localizadas en masas mixtas. Se observa la escasa mezcla entre algunas especies (Ps y Pp o Pp y Pn), mientras que el mayor número de parcelas se localizan en masas compuestas de Ps y Pn. Además, se puede observar que la distribución de los pinares es similar independientemente de si forman masas puras o mezclas de pino. Esta similar distribución se pone de manifiesto tanto en los rangos de aridez de las masas (Tablas 8 y 10) como en su ubicación (Fig. 3 y 4).

1.5. INTRODUCCIÓN: Sistemas forestales de estudio: Pinares puros y mixtos peninsulares

Tabla 9: Número de parcelas localizadas en masas mixtas según los datos procedentes del IFN-3. Se considera una masa mixta de la especie *sp* cuando la totalidad del área basimétrica de la parcela esté compuesta por el área basimétrica de las cinco especies estudiadas (sin que ninguna de ellas llegue al 90% del total), y que la especie considerada alcance, como mínimo, el 5% del área basimétrica total.

	Ps	Pp	Ph	Pn	Pt	Mezclas dos a dos	Total
Ps		2	13	821	275	1111	1282
Pp	2		170	8	361	541	592
Ph	13	170		260	304	747	894
Pn	821	8	260		298	1387	1626
Pt	275	361	304	298		1238	1444

Mezclas dos a dos, hace referencia al número de parcelas compuestas, únicamente, por dos especies de pino, mientras que el total, hace referencia al número total de parcelas localizadas en masas mixtas de pino compuestas por más de dos especies. Especies: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

Tabla 10: Valores extremos y medios del índice de aridez de Martonne (*M*) para las masas mixtas de las especies de pino en el IFN-3, así como el número de parcelas de cada especie ubicada en masas mixtas.

Especie	Nº de parcelas	Menor valor de <i>M</i>	Valor medio de <i>M</i>	Mayor valor de <i>M</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	(# 1282)	20	42	107
<i>Pinus pinea</i>	(# 592)	11	25	45
<i>Pinus halepensis</i>	(# 894)	11	28	54
<i>Pinus nigra</i>	(# 1626)	16	37	107
<i>Pinus pinaster</i>	(# 1444)	12	32	86

Figura 4: Localización de las parcelas ubicadas en masas mixtas de cada especie, utilizando las coordenadas de las parcelas del IFN-3. Se han considerado como parcelas localizadas en masas mixtas de la especie *sp* a aquellas en las que el área basimétrica total de la parcela estuviera compuesta únicamente por estas cinco especies, que ninguna de ellas superara el 90% del área basimétrica, y que el área basimétrica de la especie considerada (*sp*), supusiera, al menos, el 5% del área basimétrica total. Especies: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

2. OBJETIVOS

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivos e hipótesis

El principal objetivo de esta tesis es establecer una metodología que permita la actualización del volumen, biomasa y stock de carbono de los bosques peninsulares, para poder dar información a los requerimientos internacionales. Para ello, se han empleado cinco especies (*Pinus sylvestris*, *Pinus pinea*, *Pinus halepensis*, *Pinus nigra* y *Pinus pinaster*), y se ha desarrollado una metodología que podría realizarse para otras especies diferentes.

Para alcanzar el objetivo principal, se han llevado a cabo tres estudios, estableciendo para cada uno de ellos sus hipótesis y sus objetivos específicos.

1. Determinación de la línea de máxima densidad de cada especie

El principal objetivo de este estudio es desarrollar las ecuaciones que definen la relación entre la máxima densidad y el tamaño de los árboles (MSDR), de manera que sean válidas a lo largo del gradiente climático peninsular para las cinco especies consideradas.

- Hipótesis:

- La densidad máxima de las especies depende de las condiciones climáticas de la estación, en particular, de la aridez.
- Esta dependencia es específica de la especie.

- Objetivos específicos:
 - Desarrollar modelos clásicos según la propuesta de Reineke (1933) para las cinco especies propuestas.
 - Elaborar, para las mismas especies, modelos de MSDR que dependan del clima y evaluar si esta influencia es específica de cada especie.
 - Determinar el impacto de utilizar modelos de MSDR dependientes del clima para comparar las densidades máximas entre especies en masas mixtas (coeficientes de equivalencia de densidad).

2. Estimación de la productividad

El objetivo principal de este segundo estudio es desarrollar unas ecuaciones que permitan estimar el crecimiento en volumen de la masa para las especies de pinos estudiadas, tanto en masas puras como en mixtas, a lo largo del gradiente de aridez peninsular.

- Hipótesis:
 - La productividad, en términos de eficiencia de crecimiento en volumen, disminuye con la aridez de la estación.
 - El efecto de la aridez en la productividad es diferente en cada especie.
 - La mezcla de especies modifica la productividad de la masa. Los efectos de la mezcla están influenciados por la aridez siguiendo el patrón definido por la hipótesis del gradiente de estrés.
- Objetivos específicos:
 - Desarrollar modelos específicos de eficiencia de crecimiento en volumen de la masa para las cinco especies de pino.

- Evaluar el efecto de la aridez de la estación en la eficiencia de crecimiento en volumen del rodal.
- Evaluar el efecto de la mezcla de especies en la eficiencia de crecimiento en volumen por hectárea.

3. Estimación del peso de la biomasa y del stock de carbono del rodal.

El objetivo principal de este tercer estudio es desarrollar modelos de peso seco de biomasa para las masas forestales compuestas por las especies mencionadas, lo que permitiría actualizar tanto las estimaciones de carbono como de biomasa para un año determinado, cuando no haya datos disponibles del IFN.

- Hipótesis:

- La relación entre el peso seco de la biomasa de un rodal y su volumen está afectada por las condiciones climáticas de la estación y por el estado de desarrollo de la masa.

- Objetivos específicos:

- Estudiar si la relación entre el peso seco de la biomasa y el volumen de un rodal depende de la aridez y del estado de desarrollo de la masa.
- Evaluar la variación de los factores de expansión de biomasa (BEFs) cuando varía tanto la aridez como el estado de desarrollo de la masa.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Datos

El objeto de este trabajo son las masas formadas por las principales especies de pino presentes en la Península Ibérica: *Pinus sylvestris* L. (Ps), *Pinus pinea* L. (Pp), *Pinus halepensis* Mill. (Ph), *Pinus nigra* Arn. (Pn) y *Pinus pinaster* Ait. (Pt), tanto en masas puras como en mezclas pino-pino. Para llevar a cabo este estudio se han utilizado cuatro diferentes fuentes de datos:

1) El Inventario Forestal Nacional:

El Inventario Forestal Nacional (IFN) se está realizando, desde su segunda repetición, con parcelas permanentes que se remiden cada 10 años, localizadas en los vértices de una malla de 1 km de lado. Las parcelas son de radio múltiple, compuestas de cuatro sub-parcelas circulares concéntricas de radio 5, 10, 15 y 25 metros, en las que se miden todos los árboles cuyo diámetro normal sea mayor o igual a 7,5, 12,5, 22,5 y 42,5 cm respectivamente. En particular para este trabajo, se han usado los datos de campo de los pies mayores medidos durante el Segundo ciclo del Inventario (IFN-2), realizado entre 1986 y 1995, y el Tercer IFN (IFN-3), realizado entre 1997 y 2007. Sin embargo, las parcelas del IFN-2 de las provincias de Asturias, Cantabria y Navarra no fueron parcelas permanentes, por lo que para estas tres provincias se utilizaron los datos del IFN-3 y del IFN-4. Este último ciclo del IFN comenzó en 2008 y aún se encuentra en ejecución, por lo que no se ha podido utilizar en todo el territorio.

Además, se han empleado las ecuaciones de cubicación desarrolladas durante el IFN-3 (Villanueva, 2005), que permiten la estimación del volumen con corteza de cada árbol, a partir de su especie, forma de cubicación, diámetro normal y altura total del árbol, según la provincia en la que se encuentra. También se han calculado las principales variables de masa (número de pies, área basimétrica, diámetro medio cuadrático, volumen, etc.) a partir de los datos de pies mayores aplicando los factores de expansión correspondientes.

2) Datos climáticos (Gonzalo Jiménez, 2010):

Utilizando datos de 1348 estaciones termopluviométricas de la España Peninsular, durante el periodo comprendido entre 1957 y 1999, Gonzalo Jiménez (2010) desarrolló un modelo fitoclimático. Entre los resultados de este estudio se encuentran los mapas ráster de las principales variables climáticas. Es decir, mapas en formato digital, a una resolución de 1 km², que representan las siguientes variables climáticas: temperatura media mensual, temperatura media de las mínimas mensual, temperatura media de las máximas mensual y precipitación total mensual. Para esta tesis se han empleado los valores de la precipitación anual (P, en mm) y la temperatura media anual (T_m, en °C), extraídos para cada una de las parcelas del IFN a partir de las coordenadas que permiten su localización. Con estas dos variables se ha calculado el índice de aridez de Martonne (M) (De Martonne, 1926), en mm·°C⁻¹, como:

$$M = \frac{P}{(T_m + 10)} \quad (5)$$

3) Mapas de regiones de procedencia:

A partir de la información del IFN-2 y IFN-3, del Mapa Forestal (Ruiz de la Torre, 1990), así como de diversos trabajos de inventariación realizados por el Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), este mismo organismo elaboró unos mapas (<https://sites.google.com/site/sigforestspecies/home>) de regiones de procedencia de las principales especies forestales españolas, así como del origen de las masas, es decir, se identificaron las masas naturales y las procedentes de repoblación. Así, con ayuda de estos mapas y, utilizando las coordenadas de las parcelas del IFN, se ha asignado a cada parcela un origen: natural o repoblación.

4) Ecuaciones de biomasa (Ruiz-Peinado *et al.*, 2011):

En su trabajo, Ruiz-Peinado *et al.* (2011) desarrollaron unos sistemas de ecuaciones para estimar la biomasa seca de árboles de las principales coníferas españolas, utilizando como variables independientes, para cada especie, el diámetro normal y la altura total del árbol. El estudio se hizo separando los pesos en cinco componentes: raíces, fuste, ramas finas (ramas cuyo diámetro era inferior a 2 cm), ramas medianas (ramas con diámetro comprendido entre 2 y 7 cm) y ramas gruesas (aquellas cuyo diámetro era superior a 7 cm). A partir de dichas ecuaciones y para cada árbol, en función de la especie a la que pertenece y de su diámetro normal y altura total, se estima el peso seco de la biomasa como suma de los pesos de los distintos componentes.

En las siguientes secciones se detallarán de manera específica cuáles de estos datos han sido utilizados para cada uno de los diferentes trabajos.

3.2. Estimación de la densidad máxima

En este apartado se explican en detalle la selección de los datos y la metodología utilizados para estimar la variación inter e intraespecífica de la máxima densidad en relación al tamaño de los árboles (MSDR), a lo largo del gradiente de aridez de los pinares peninsulares.

En la Fig. 5 se presenta un esquema que resume la metodología empleada para desarrollar los modelos MSDR.

Figura 5: Esquema de la metodología empleada para desarrollar los modelos MSDR, donde N es el número de pies y dg es el diámetro medio cuadrático, ambas variables referidas a cada especie a analizar. M , indica el índice de aridez de Martonne, $SDI_{m\acute{a}x}$ es el índice de densidad de Reineke máximo, es decir, el número máximo de pies por hectárea que una masa podría alcanzar para un dg de referencia de 25 cm y CEC_{sp1_sp2} , es el coeficiente de equivalencia de densidad entre dos especies (sp1 y sp2).

3.2.1. Datos

Para estudiar las líneas de máxima densidad se han empleado los datos procedentes del IFN-3, ya que es el único ciclo completo y realizado con la misma metodología para todas las provincias peninsulares. De este ciclo del inventario se han utilizado todas las parcelas localizadas en los pinares de las especies estudiadas, tanto en masas puras como en mixtas. Las parcelas clasificadas como puras se han empleado para el ajuste de los modelos de MSDR para cada una de las cinco especies a estudiar, mientras que de las parcelas en masas mixtas solo se ha empleado su localización, que permite determinar el rango de las condiciones climáticas en las que se encuentran las distintas mezclas de pino.

Las parcelas se han clasificado según su localización en masas puras y mixtas, en función de las áreas basimétricas de las especies presentes (G , en $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$). Así, se ha establecido que una parcela se corresponde con una masa pura de una especie cuando el área basimétrica de dicha especie era mayor o igual al 90% del área basimétrica total de la parcela ($G_{sp} \geq 0,9 \cdot G$), mientras que una parcela corresponde a una masa mixta (compuesta por dos especies de pino) cuando la suma del área basimétrica de las dos especies era al menos el 90% del área basimétrica total y cada una ocupa al menos el 10% del área basimétrica total ($G_{sp1} + G_{sp2} \geq 0,9 \cdot G$, $G_{sp1} \geq 0,1$ y $G_{sp2} \geq 0,1$).

Aquellas parcelas ubicadas en masas muy abiertas no se han considerado a la hora de realizar la modelización del MSDR, ya que no son adecuadas para determinar la densidad máxima que pueden alcanzar dichas masas. Puesto que una de las hipótesis con las que se trabaja es que la densidad máxima de las especies depende de la aridez,

esta se ha considerado a la hora de eliminar del estudio las parcelas situadas en masas menos densas (de no hacerlo así se podría sesgar la muestra). Por ello, se han eliminado del estudio aquellas parcelas cuya área basimétrica, para un determinado valor de aridez, era menor que la mitad del valor correspondiente al percentil 50 para dicha aridez. De esta manera, no se han considerado para el estudio las parcelas con menores densidades, es decir, las parcelas con menor G , pero teniendo en cuenta las condiciones climáticas en las que se encuentran.

Debido al diseño de las parcelas del IFN hay masas forestales que no se encuentran bien representadas. Así, las masas con diámetros medios cuadráticos pequeños no están inventariadas, ya que en el IFN el diámetro mínimo inventariable es 7,5 cm. Además, es posible que la gestión forestal afecte a los valores máximos de los diámetros, por lo que tampoco están bien representadas las masas con diámetros medios cuadráticos altos (Fig. 6). Para evitar incluir parcelas de las que no se cuenta con una buena muestra, se han considerado únicamente aquellas cuyo dg esté comprendido entre los 10 y 50 cm.

3.2. MATERIAL Y MÉTODOS: Estimación de la densidad máxima

Figura 6: Clasificación diamétrica, detallando para cada especie, el diámetro medio cuadrático (dg , en cm) en el eje de abscisas y el número de parcelas en el eje de ordenadas.

En la Tabla 11 se muestra el resumen de las parcelas localizadas en masas puras que se han utilizado para realizar los modelos de MSDR, mientras que en la Tabla 12 se presenta el resumen de los valores de M de las parcelas ubicadas en masas mixtas.

Tabla 11: Resumen de los datos utilizados de masas puras. De cada variable se muestra el valor mínimo (Min.), máximo (Máx.), medio (Med.) y desviación estándar (Des.Est), mientras que para el índice de Martonne, se muestran el rango entre el 1 y 99% de sus valores. Además, se muestra el número de parcelas (#) de cada una de las especies.

Sp		N	G	dg	N _{sp}	G _{sp}	dg _{sp}	M
Ps (# 4056)	Min.	78	8,6	10,0	46	8,6	10,0	22
	Med	838	27,9	22,7	817	27,6	23,0	53
	Máx.	4333	83,8	49,6	4301	83,8	77,3	119
	Desv.Est	543	12,4	7,1	538	12,3	7,3	14
	(1-99%)							29-93
Pp (# 1345)	Min.	29	4,7	10,0	15	4,7	9,9	14
	Med	344	13,9	26,6	335	13,7	26,9	24
	Máx.	3583	63,2	49,7	3512	62,4	68,7	47
	Desv.Est	335	7,7	8,7	330	7,6	9,0	5
	(1-99%)							16-39
Ph (# 6377)	Min.	14	1,6	10,0	14	1,6	10,0	7
	Med	454	11,2	19,6	448	11,1	19,7	21
	Máx.	2451	52,3	48,9	2451	52,3	48,9	52
	Desv.Est	356	6,9	5,9	352	6,8	6,0	6
	(1-99%)							10-37
Pn (# 2376)	Min.	29	4,9	10,0	29	4,8	10,0	17
	Med	782	19,6	20,0	759	19,3	20,2	37
	Máx.	4623	80,4	49,7	4623	80,4	49,7	109
	Desv.Est	566	10,5	6,6	560	10,4	6,9	11
	(1-99%)							21-75
Pt (# 4814)	Min.	50	8,0	10,0	50	7,3	10,0	14
	Med	570	23,5	26,1	554	23,3	26,4	39
	Máx.	4520	97,4	49,9	4520	96,5	50,7	131
	Desv.Est	461	11,8	8,0	453	11,6	8,1	17
	(1-99%)							18-82

N , número de pies por hectárea; G , área basimétrica ($m^2 \cdot ha^{-1}$); dg , diámetro medio cuadrático (cm), y sp hace referencia a las mismas variables, pero referidas únicamente a la especie considerada en cada caso. M , es el índice de aridez de Martonne ($mm \cdot ^\circ C^{-1}$). Especies: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*. # número de parcelas.

Tabla 12: Resumen del índice de aridez de Martonne de las parcelas mixtas

Mezclas	#	Min.	Med.	Máx.	Desv.Est.	(1-99%)
Ps - Pn	1037	20	41	107	9	25-66
Ps - Pt	335	23	44	86	11	27-80
Pp - Ph	207	11	26	45	6	12-40
Pp - Pt	401	16	25	63	6	17-40
Ph - Pn	338	17	28	46	5	19-40
Ph - Pt	351	12	27	54	7	16-46
Pn - Pt	397	16	35	66	9	21-59

#, número de parcelas; Min., valor mínimo; Máx., valor máximo; Desv.Est., desviación estándar; Med., valor medio; y (1-99%), el rango entre los percentiles 1 y 99 de la distribución de los valores del índice de aridez de Martonne para cada mezcla ($\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$). Especies: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

3.2.2. Modelos de máxima densidad de masas puras

El primer paso para modelizar MSDR ha sido ajustar el modelo clásico desarrollado por Reineke (1933) (ec. 3), mediante una regresión cuantílica, de manera independiente para cada una de las cinco especies, utilizando para ello las masas puras descritas. A este primer modelo se va a hacer referencia como *modelo básico*. Se ha utilizado el logaritmo neperiano en lugar del decimal (ec. 6).

$$\ln(N_{m\acute{a}x}) = C_0 + E_0 \cdot \ln(dg) \quad (6)$$

El siguiente paso ha sido generalizar el *modelo básico* en función del índice de aridez de Martonne (M) haciendo depender ambos parámetros de dicho índice. Con la idea de que la ecuación resultante fuera lineal se ha empleado el siguiente modelo generalizado (ec. 7), al que se va a hacer referencia como *modelo dependiente de la aridez*.

$$\ln(N_{m\acute{a}x}) = C_0 + C_1 \cdot \ln(M) + (E_0 + E_1 \cdot M) \cdot \ln(dg) \quad (7)$$

Donde $N_{m\acute{a}x}$ es el número de pies por hectárea, dg es el diámetro medio cuadrático, en cm, M es el índice de aridez de Martonne, en $\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$, y C_0 , C_1 , E_0 y E_1 son los parámetros a estimar. Los parámetros C_1 y E_1 solo se han incorporado al modelo si son estadísticamente significativos con un nivel de confianza de $\alpha = 0,05$.

Para ajustar estos modelos se ha utilizado la regresión cuantílica, que permite ajustar la línea por debajo de la cual se encuentra un porcentaje de las observaciones (definido por el valor de τ). Se ha seleccionado esta técnica de regresión para evitar la selección subjetiva de los datos según un criterio previamente definido (Zhang *et al.*, 2005). La selección del valor de τ es de gran importancia y debe estar en consonancia con los objetivos que se quieran alcanzar. Así, un valor demasiado elevado podría ser demasiado sensible a los valores atípicos (Scharf *et al.*, 1998), lo que es muy común cuando se utilizan datos procedentes de los IFNs (Ducey y Knapp, 2010), mientras que un valor demasiado bajo podría no representar los valores máximos buscados. Cuando se trata de estimar la densidad máxima, Ducey y Knapp (2010) proponen utilizar valores de τ cercanos a uno. En este trabajo se han utilizado tres valores diferentes de τ (0,95, 0,975 y 0,99) para poder seleccionar posteriormente el más adecuado.

Los ajustes se han realizado con el programa R (Team, 2014), utilizando el paquete “quantreg” (Koenker, 2013). Para evaluar la bondad del ajuste se ha empleado el pseudo- R^2 para la regresión cuantílica (Koenker y Machado, 1999) y el Criterio de Información de Akaike (AIC, Akaike, 1974).

Además, con la finalidad de analizar las diferencias en las pendientes (E_0) del *modelo básico* entre especies, se ha realizado el test de la “t de Student”.

3.2.3. Coeficientes de equivalencia de densidad

Una vez obtenidos los modelos de densidad máxima (MSDR) para cada especie, es posible utilizar el valor máximo del índice de densidad ($SDI_{máx}$) como una variable indicadora de los recursos necesarios para cada especie que refleja su capacidad de ocupación. El $SDI_{máx}$ se define como el número de pies máximo por hectárea para un *dg* de referencia de 25 cm. La comparación de los valores de este índice para distintas especies permite analizar, de forma correcta, el desarrollo de las masas mixtas, debido a la importancia de considerar capacidad de ocupación máxima de las especies que la componen (del Río *et al.*, 2016). En este trabajo se han realizado dichas comparaciones mediante el coeficiente de equivalencia de densidad (CEC), calculado como la ratio de los $SDI_{máx}$ de cada una de las especies (ec. 8) (Pretzsch *et al.*, 2015a). Esta definición es una adaptación del enunciado previamente por Begon *et al.* (2006), muy útil para comparar las necesidades de crecimiento específicas de cada especie que compone una masa mixta.

$$CEC_{sp1_sp2} = SDI_{máx_sp1} / SDI_{máx_sp2} \quad (8)$$

Si los valores de $SDI_{máx}$ se obtienen del *modelo básico* (ec. 6) son constantes para cada especie, y por lo tanto los CECs para cada mezcla también serán valores constantes. Es decir los CECs solo se verían influenciados por la composición de especies de la masa. Sin embargo, si se tiene en cuenta la hipótesis de que la densidad

máxima de una masa depende de las condiciones climáticas, sería de esperar que los CECs de cada una de las mezclas varíen también según el gradiente climático de las parcelas donde estén ubicadas. El impacto de las condiciones climáticas en los CECs se ha evaluado calculando dichos coeficientes a partir de los *modelos dependientes de la aridez* (ec. 7), teniendo en cuenta el rango de M en el que se distribuyen geográficamente las parcelas de masas mixtas de pinar en la Península Ibérica (Tabla 12).

Los CECs dependientes de la aridez se han comparado con los CECs obtenidos al utilizar el *modelo básico*. Dicha comparación ha permitido evaluar la influencia real del clima sobre las relaciones entre las densidades máximas que cada especie puede alcanzar en una determinada estación, teniendo en cuenta la distribución geográfica actual de las mezclas de pino.

3.3. Estimación de la productividad

En esta sección se detallan los datos y la metodología utilizados para desarrollar modelos para la estimación de la productividad de las cinco especies de pino objeto de estudio, distribuidas tanto en masas puras como mixtas a lo largo del gradiente de aridez de la Península Ibérica.

En la Fig. 7 se muestra un esquema que resume la metodología empleada para desarrollar los modelos de productividad.

Figura 7: Esquema de la metodología empleada para desarrollar los modelos de productividad. * indica que son variables que se obtienen del estudio anterior. IFN_I y IFN_F son los Inventarios Forestales Nacionales llevados a cabo en el año t_I y t_F , respectivamente, habiendo transcurrido ΔT años entre ellos. De cada IFN se obtiene el volumen (V_I y V_F), por lo que se obtiene el incremento anual de volumen (IV). p_{sp} es la proporción de cada especie calculada como la ratio entre la densidad relativa de la especie (RD_{sp}) y la densidad relativa de la masa ($RD = \sum RD_{sp}$). Las densidades relativas se obtienen como la relación entre la densidad de la especie observada en la masa (SDI_{sp}) respecto a la máxima que podría alcanzar ($SDI_{máx_sp}$), obtenida del estudio anterior. VGE , es la eficiencia del crecimiento en volumen; dg , el diámetro medio cuadrático; Ho , la altura dominante; y M , el índice de aridez de Martonne.

3.3.1. Datos

En este estudio se han utilizado parcelas remedidas en dos ciclos consecutivos del IFN, el IFN-2 y IFN-3 para todas las provincias peninsulares excepto para Asturias, Cantabria y Navarra, en las que se han utilizado el IFN-3 y IFN-4, ya que el IFN-2 en dichas provincias no se diseñó con parcelas permanentes. En lo sucesivo se va a hacer referencia a ellos como ciclo inicial y final del periodo de crecimiento, independientemente de las provincias.

Se han eliminado del estudio las parcelas con cortas o altas tasas de mortalidad durante el periodo de crecimiento considerado, al suponer que su producción podía estar afectada por el cambio de densidad. Por tanto, no se han incluido en la muestra aquellas parcelas en las que el área basimétrica de los pies muertos o cortados era superior al 5% del área basimétrica total. Se ha considerado mortalidad natural por competencia cuando la tasa sea inferior al 5% y, por tanto, que no afecta al crecimiento en volumen de la masa. Tampoco se han considerado las parcelas con escasa espesura, ya que en este tipo de masas es muy difícil observar las interacciones inter o intraespecíficas, siendo este uno de los objetivos propuestos. Para estimar la espesura se han empleado los modelos MSDR desarrollados con la metodología de la sección 3.2. Se ha utilizado como indicador de la espesura el índice de Densidad Relativa de cada especie (RD_{sp} , de sus siglas en inglés *Relative Density*), calculado según la ec. 9 como el cociente entre el número de pies por hectárea de una especie presentes en la parcela (N_{sp}) y el número máximo de pies por hectárea que, para el mismo diámetro medio cuadrático, podría haber según el modelo MSDR

correspondiente ($N_{m\acute{a}x_sp}$), o lo que es lo mismo, el cociente entre el SDI_{sp} y el $SDI_{m\acute{a}x_sp}$. Así pues, para desarrollar los modelos de productividad de cada especie solo se ha trabajado con las parcelas en las que la RD de dicha especie era mayor de 0,2 en el ciclo inicial del IFN.

$$RD_{sp} = N_{sp}/N_{m\acute{a}x_sp} = SDI_{sp}/SDI_{m\acute{a}x_sp} \quad (9)$$

Además, se ha limitado la presencia de especies distintas a los cinco pinos considerados, de tal manera que la densidad relativa de las mismas debía ser inferior a 0,05 ($RD_{otras\ sp} < 0,05$).

Las parcelas se han clasificado como pertenecientes a masas puras cuando no hay presencia de otros pinos, y como pertenecientes a masas mixtas de dos pinos cuando ambos están presentes, y, además, no hay presencia de ninguna de las tres especies de pino restantes. Se define la proporción de cada una de las especies (p_{sp}), como la relación entre la densidad relativa de dicha especie (RD_{sp}) y la total (RD) (ec. 10), obtenida como la suma de las densidades relativas de las especies presentes en la parcela ($RD = \sum RD_{sp}$).

$$p_{sp} = RD_{sp}/RD \quad (10)$$

En la Tabla 13, se muestra un resumen de los datos utilizados, tanto de parcelas localizadas en masas puras como en mixtas. Es necesario señalar que el ciclo final del IFN únicamente se ha utilizado para obtener el crecimiento en volumen de las parcelas, mientras que el resto de las variables empleadas corresponden al ciclo inicial.

3.3. MATERIAL Y MÉTODOS: Estimación de la productividad

Tabla 13: Valores medios de las variables (con el error estándar) y el número de parcelas, para cada composición de especies de la masa.

Especies	<i>N</i>	<i>dg</i>	<i>dg_{sp}</i>	<i>dg_{spi}</i>	<i>Ho</i>	<i>M</i>	<i>RD</i>	<i>RD_{sp}</i>	<i>RD_{spi}</i>	<i>IV_{sp}</i>	<i>IV_{spi}</i>
Ps	841	21,1	21,2		11,8	53	0,44	0,43		5,22	
(#1387)	(551)	(7,7)	(7,8)		(4,0)	(14)	(0,19)	(0,19)		(3,60)	
Pp	353	26,2	26,2		9,1	23	0,40	0,40		2,42	
(#407)	(333)	(9,1)	(9,2)		(2,5)	(5)	(0,19)	(0,19)		(1,72)	
Ph	509	17,5	17,5		8,2	20	0,39	0,39		1,69	
(#1870)	(347)	(5,5)	(5,5)		(2,2)	(6)	(0,17)	(0,17)		(1,44)	
Pn	823	19,7	19,8		11,0	38	0,43	0,43		3,76	
(#837)	(613)	(7,6)	(7,7)		(3,8)	(11)	(0,21)	(0,20)		(3,33)	
Pt	593	24,7	24,7		11,3	33	0,42	0,42		5,48	
(#1025)	(465)	(8,3)	(8,3)		(3,1)	(13)	(0,18)	(0,18)		(3,84)	
Ps-Pn	902	19,1	19,9	20,0	11,1	42	0,42	0,19	0,24	1,81	2,31
(#455)	(619)	(6,4)	(7,7)	(8,2)	(3,1)	(9)	(0,18)	(0,16)	(0,18)	(1,99)	(2,13)
Ps-Pt	756	23,9	21,9	28,1	12,9	43	0,51	0,25	0,26	3,19	3,51
(#143)	(505)	(7,6)	(9,2)	(9,3)	(3,8)	(10)	(0,21)	(0,21)	(0,24)	(3,03)	(3,25)
Pp-Ph	531	20,4	22,4	20,1	10,0	26	0,44	0,19	0,24	0,98	1,84
(#68)	(426)	(4,8)	(6,4)	(5,6)	(2,2)	(6)	(0,18)	(0,22)	(0,17)	(1,16)	(1,90)
Pp-Pt	447	26,7	26,8	27,4	10,2	26	0,42	0,22	0,20	1,58	2,08
(#117)t	(472)	(9,4)	(11,7)	(10,3)	(2,5)	(6)	(0,19)	(0,20)	(0,18)	(2,00)	(2,07)
Ph-Pn	676	17,4	20,1	17,3	9,5	28	0,37	0,21	0,17	1,34	1,22
(#109)	(442)	(4,9)	(9,8)	(5,8)	(2,0)	(5)	(0,20)	(0,20)	(0,19)	(1,41)	(1,73)
Ph-Pt	476	21,9	21,9	23,9	10,5	27	0,39	0,23	0,16	1,52	1,09
(#77)	(299)	(6,6)	(8,4)	(9,2)	(2,6)	(7)	(0,16)	(0,19)	(0,16)	(1,23)	(1,28)
Pn-Pt	731	20,9	19,6	25,9	10,6	35	0,43	0,23	0,20	1,95	1,94
(#126)t	(479)	(7,5)	(8,8)	(10,2)	(3,4)	(10)	(0,20)	(0,19)	(0,19)	(2,10)	(1,77)

N, número de pies por hectárea; *dg*, diámetro medio cuadrático (cm); *Ho*, altura dominante (m); *IV*, incremento en volumen (m³·ha⁻¹·año⁻¹); *M*, índice de aridez de Martonne (mm·°C⁻¹); y *RD*, densidad relativa. El subíndice *sp* hace referencia a la especie, en las masas mixtas son las nombradas en primer lugar, mientras que *spi* se refiere a la especie nombrada en segundo lugar en las masas mixtas. Cuando una variable no tiene subíndice, se refiere a la parcela completa. # número de parcelas. Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

3.3.2. Modelos de eficiencia de crecimiento en volumen

Se pretende realizar un modelo de crecimiento del volumen de la masa para cada especie, independientemente de que constituya una masa pura o forme parte de una masa mixta. Se debe tener en cuenta que, mientras que en una masa pura la especie ocupa la totalidad de la superficie, en una masa mixta dicha especie solo ocupa una parte proporcional de la superficie, y por tanto, los crecimientos de la masa deben referirse a dicha superficie. En este sentido, se define la eficiencia del crecimiento como el incremento del volumen de cada especie presente en una masa mixta, dividido por la proporción de cada especie según la superficie ocupada (del Río y Sterba, 2009) (ec. 11). Por ello, se modeliza la eficiencia del crecimiento.

$$VGE_{sp} = IV_{sp}/p_{sp} \quad (11)$$

Donde, VGE_{sp} es la eficiencia de crecimiento en volumen de la especie objeto de estudio (VGE , se sus siglas en inglés, *Volume growth efficiency*) y p_{sp} , la proporción que ocupa dicha especie dentro de la parcela (ec. 10). IV_{sp} , representa el incremento del volumen, entre dos ciclos del IFN, de la especie (en $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot año^{-1}$). Este incremento en volumen se ha calculado según el método de Martin (1982) (ec. 12), cuyas principales ventajas son su sencillez de cálculo y la aditividad de sus componentes.

$$IV = \frac{V_F - V_{I_S}}{\Delta T} \quad (12)$$

Donde IV es el crecimiento en volumen, en $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot año^{-1}$; V_F , es el volumen en el ciclo final, en $m^3 \cdot ha^{-1}$; V_{I_S} , es el volumen en el ciclo inicial de los pies supervivientes,

en $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, es decir, de los que se encuentran en ambos ciclos; ΔT , es el tiempo transcurrido, en años, entre los dos ciclos considerados. Como principal inconveniente que presenta el método de Martin cuando se utilizan datos procedentes del IFN, es la obtención de algunos valores negativos de crecimiento, debido a cambios en los coeficientes de expansión al crecer los árboles. Estos valores de crecimiento negativos, no se pueden considerar erróneos, ya que son debidos al diseño de las parcelas del IFN de radio múltiple.

En primer lugar, se ha ajustado un modelo en el que no se tienen en cuenta interacciones entre especies (ec. 13) siguiendo la estructura general utilizada por Riofrío *et al.* (2017). Como variables indicadoras de calidad de estación y del estado de desarrollo de la masa, o edad, se suelen utilizar altura dominante y el diámetro medio cuadrático, respectivamente (Zeide, 1993; Condés *et al.*, 2013), por lo que se han incluido estas variables en el modelo.

$$\ln(VGE'_{sp\ jk}) = (a_0 + a_k) + a_1 \cdot \ln(dg_{sp\ jk}) + a_2 \cdot \ln(Ho_{jk}) + a_3 \cdot \ln(RD_{jk}) + a_4 \cdot \ln(M_{jk}) + a_5 \cdot \text{Origen}_{jk} + \varepsilon_{jk} \quad (13)$$

Donde el subíndice j indica la parcela, k , la provincia y sp , la especie analizada. dg es el diámetro medio cuadrático (cm); Ho , la altura dominante (m); RD , la densidad relativa de la parcela; M , el índice de aridez de Martonne ($\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$); *Origen*, es una variable *dummy* que toma el valor uno o cero en función de si se trata de una masa repoblada o natural; y ε es el error del modelo. VGE' es la eficiencia del crecimiento en volumen corregida, como $VGE'_{sp} = VGE_{sp} + 1 - \min(VGE_{sp})$, de tal manera que no

existan valores negativos que impidan el cálculo de los logaritmos, necesarios para reducir la heterocedasticidad.

El siguiente paso ha sido determinar si en las masas mixtas se modifica de manera significativa la eficiencia de crecimiento por la mezcla de especies. Para ello, se han introducido en el modelo de partida el efecto de la presencia de todas las especies con las que se mezclan (spi) mediante su densidades relativas (RD_{spi}). El modelo resultante (ec. 14) es válido tanto para masas puras, ($\sum RD_{spi} = 0$, es decir, cada una de las especies distintas a sp tengan RD nula) como mixtas ($RD_{spi} \neq 0$, es decir, donde alguna de las RD_{spi} sea distinta de cero). Además, se ha añadido también la interacción de dichas variables con el índice de aridez de Martonne (M), ya que una de las hipótesis de partida es que los efectos de la mezcla en la productividad de la masa están influenciados por la aridez. Para cada especie (sp) de cada parcela j de la provincia k analizada el modelo final ajustado es el siguiente, con ε_{jk} como término residual del modelo. El subíndice i hace referencia a todas las especies distintas a sp .

$$\begin{aligned} \ln(VGE'_{sp\ jk}) = & (a_0 + a_k) + a_1 \cdot \ln(dg_{sp\ jk}) + a_2 \cdot \ln(Ho_{jk}) + a_3 \cdot \ln(RD_{jk}) + \\ & a_4 \cdot \ln(M_{jk}) + a_5 \cdot Origen_{jk} + \sum_{spi \neq sp} a_{6\ jk\ i} \cdot RD_{spi} + \sum_{spi \neq sp} a_{7\ jk\ i} \cdot M_{jk} \cdot RD_{spi} + \varepsilon_{jk} \end{aligned} \quad (14)$$

3.3.3. Ajuste de los modelos

Debido al diseño del IFN, los trabajos de campo se llevan a cabo por provincias, de tal manera que cada una de ellas se realiza bajo ciertas condiciones (como el año, la estación o incluso el equipo de campo que lo realiza), lo que puede ocasionar cierta correlación entre parcelas, además de la causada por la distribución geográfica. Por este motivo se han utilizado modelos mixtos donde se ha añadido, al término independiente, la provincia como grupo de efecto aleatorio, asumiendo que sigue una distribución normal con media cero y varianza σ_k^2 , al igual que el término residual (ε_{jk}), con media cero y varianza σ_ε^2 .

Tanto el modelo sin interacciones de las especies (ec. 13) como aquel en el que se introduce el efecto de la mezcla (ec. 14) se han ajustado utilizando el procedimiento lme del paquete nlme (Pinheiro *et al.*, 2017), del programa R (Team, 2014). Se ha establecido un nivel de significación de $\alpha=0,05$ para decidir la inclusión de los parámetros estimados en el modelo. Además, los parámetros referidos a las variables que describen los efectos de las mezclas (a_{6jki}), así como su interacción con M (a_{7jki}), solo se han incluido si, además de ser significativos, producen una mejora en términos de AIC y mediante el test de Anova respecto al modelo que no considera las interacciones de las especies. La bondad del ajuste en ambos modelos se ha determinado mediante el cálculo de R^2 marginal y condicional (Nakagawa y Schielzeth, 2013; Johnson, 2014). Además, se ha analizado la homocedasticidad de los residuos.

Es necesario resaltar que, para poder utilizar estos modelos, se debe corregir el sesgo producido por la transformación logarítmica mediante el factor de corrección correspondiente (Beauchamp y Olson, 1973). Asimismo, es necesario considerar también que la variable respuesta del modelo es la eficiencia de crecimiento en volumen corregida (VGE'), la cual se deberá transformar a VGE a partir de los valores mínimos observados en cada una de las especies ($\min(VGE_{sp})$).

3.3.4. Estimación de la incertidumbre

Uno de los principales problemas de utilizar datos procedentes del IFN es la falta de un control estricto de todos los factores, por ejemplo las condiciones de la estación, que permita asegurar que las parcelas en masas puras y mixtas solamente difieren en la composición de especies. Es decir, a diferencia de las parcelas procedentes de diseños experimentales en los que se contralan otros factores externos (las parcelas en masas puras de ambas especies y mixtas están bajo condiciones comparables), en el IFN no se dispone de parcelas en masas mixtas y puras en condiciones *ceteris paribus*. Por ello, es difícil determinar si los efectos encontrados mediante los modelos desarrollados se deben propiamente a la mezcla de especies o a alguna otra condición que no se encuentra bien reflejada por el tipo de datos con los que se está trabajando. Para determinarlo, por lo menos de manera parcial, se ha evaluado la incertidumbre asociada a los efectos de la mezcla mediante el procedimiento de Monte Carlo, siguiendo la metodología empleada por Condés *et al.* (2018). Para cada mezcla de especies (sp y spi), se han hecho 1000 repeticiones. En cada una de estas repeticiones el proceso seguido ha sido:

- Selección de una muestra formada por pseudo-tripletes que constan de una parcela con mezcla de especies *sp* y *spi* y dos parcelas sin mezcla, una de la especie *sp* y otra de *spi*, seleccionadas aleatoriamente y con reemplazamiento entre todas las posibles parcelas en masas puras. La muestra contiene tantos pseudo-tripletes como parcelas en la masa mixta de la mezcla considerada.
- Reajuste del modelos (ec. 14) a la muestra, para obtener estimaciones de los valores medios de la *VGE* para dicha muestra.

Se han realizado 1000 repeticiones, considerando que son suficientes para que se estabilicen los valores de la varianza, que permiten calcular los intervalos de confianza.

3.4. Estimación de stocks de carbono

En esta sección se detallan los datos utilizados y la metodología empleada para realizar los modelos que permitan la estimación del peso seco de la biomasa, a partir del volumen de la masa forestal, así como el stock de carbono de las cinco especies de pino estudiadas en la Península Ibérica. La Fig. 8 muestra un esquema de la metodología empleada para ello.

Figura 8: Esquema de la metodología empleada para desarrollar los modelos de biomasa. IFN es un ciclo del Inventario Forestal Nacional; W es el peso seco de la biomasa, en $\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$; V , es el volumen en $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$; vm , es el volumen del árbol medio, en $\text{m}^3 \cdot \text{pie}^{-1}$; f , es el coeficiente morfofisiológico de la masa; G , es el área basimétrica en $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$; H , es la altura media, en m; M , es el índice de aridez de Martonne, en $\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$; Cc , es el contenido en carbono en el peso seco de la biomasa; y C , es el peso del carbono, en $\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$, cada una de las variables referidas al total de los árboles de la especie considerada.

3.4.1. Datos

Para realizar este último estudio se ha empleado el mismo conjunto de datos procedentes del IFN que en el trabajo anterior (sección 3.3.1), es decir, datos del IFN inicial y final, tal y como se describieron en la sección 3.3.1. Sin embargo, en este trabajo no se han considerado las parcelas que presentaban crecimientos negativos (como consecuencia de utilizar el criterio de crecimiento de Martin), ya que supondrían un problema a la hora de validar los resultados.

Para cada parcela se ha calculado el peso seco de la biomasa de cada especie utilizando los datos de los pies mayores y las ecuaciones de Ruiz-Peinado *et al.* (2011), descritas en la sección 3.1, aplicando posteriormente los correspondientes factores de expansión.

Como indicador del estado de desarrollo de la masa, se ha empleado el volumen del árbol medio (vm), calculado como el volumen de la masa (V , en $m^3 \cdot ha^{-1}$) entre el número de pies por hectárea (N , en $pies \cdot ha^{-1}$) (ec. 15). Con ello, se pretende subsanar, de alguna manera, la falta de información sobre las edades de la masa, carencia propia del IFN.

$$vm = \frac{V}{N} \quad (15)$$

En la Tabla 14 se muestra un resumen de los datos utilizados para cada una de las especies de pino estudiadas. Es importante señalar que cuando se estudia una especie, se consideran todas las parcelas en las que hay presencia de dicha especie, independientemente de si están localizadas en masas puras o en mezclas con otros pinos.

Tabla 14: Resumen de los datos utilizados para desarrollar los modelos del peso de la biomasa. En conveniente señalar que *sp* indica la especie principal que se estudia, pero que se trata de masas donde puede haber otras especies (de las cinco que se estudian) en la masa.

Especies		Ciclo del IFN inicial						Ciclo del IFN final						
		N_{sp_I}	N_I	V_{sp_I}	V_I	W_{sp_I}	f_{sp_I}	N_{sp_F}	N_F	V_{sp_F}	V_F	W_{sp_F}	f_{sp_F}	M
Ps (# 1854)	Media	753	846	109,7	121,9	109,7	0,51	794	909	159,2	178,3	147,3	0,50	51
	Desv.Est	544	560	91,6	90,8	69,1	0,07	570	588	108,5	104,1	80,6	0,06	14
	Min	14	46	3,0	17,1	5,1	0,35	14	56	5,8	26,3	8,0	0,37	23
	Max	3692	4106	747,4	747,4	520,3	1,11	4297	4311	826,8	843,2	574,5	0,93	118
Pp (# 537)	Media	337	386	51,5	59,4	66,8	0,51	348	405	76,1	88,3	92,7	0,48	24
	Desv.Est	357	376	38,6	39,1	40,2	0,14	369	387	49,8	50,1	50,6	0,10	5
	Min	5	20	1,7	11,8	3,6	0,18	5	31	2,0	17,1	3,8	0,23	12
	Max	3102	3197	350,4	350,4	335,4	1,65	3233	3233	406,0	406,0	392,3	1,24	45
Ph (# 2039)	Media	491	516	37,3	39,5	37,4	0,52	546	579	56,9	60,3	57,6	0,48	21
	Desv.Est	348	352	24,5	25,3	23,0	0,14	377	381	35,5	36,8	33,5	0,09	6
	Min	5	25	2,8	4,8	2,6	0,29	5	25	3,3	7,5	3,2	0,21	7
	Max	2465	3006	238,2	241,4	194,6	1,84	2451	2798	283,0	287,6	242,9	1,18	52
Pn (# 1414)	Media	703	837	75,8	90,6	83,8	0,54	749	909	111,1	133,5	117,2	0,53	38
	Desv.Est	586	604	61,8	62,5	59,6	0,09	615	629	78,9	77,2	74,1	0,07	10
	Min	10	41	1,4	17,8	2,7	0,35	10	41	2,3	22,5	4,0	0,29	20
	Max	4994	4994	522,8	522,8	451,7	1,22	4623	4623	577,4	577,4	552,4	1,65	105
Pt (# 1358)	Media	532	604	94,8	103,5	71,3	0,51	550	640	149,5	163,1	108,6	0,49	33
	Desv.Est	443	466	64,8	66,5	44,1	0,07	443	472	88,8	87,8	57,7	0,06	12
	Min	10	51	1,4	19,3	1,2	0,33	10	40	6,2	30,8	5,5	0,35	17
	Max	3310	3310	515,6	562,5	332,8	0,89	2886	2886	652,4	652,4	475,3	0,91	87

N , número total de pies por hectárea; N_{sp} , número de pies de la especie principal; V , volumen total; V_{sp} , volumen de la especie principal, ambos en $m^3 \cdot ha^{-1}$; W_{sp} , peso de la biomasa de la especie principal, en $Mg \cdot ha^{-1}$; f_{sp} , coeficiente mórfico de la masa de la especie principal; y M , índice de aridez de Martonne, en $mm \cdot ^\circ C^{-1}$. El subíndice “I”, indica el ciclo inicial del IFN y “F” el final. Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*. #, número de parcelas utilizadas para desarrollar los modelos.

3.4.2. Modelos de estimación de la biomasa por especies

En primer lugar se han desarrollado unos modelos simples de biomasa siguiendo la estructura alométrica propuesta por Lehtonen *et al.* (2004). En estos modelos se relaciona el peso seco de la biomasa de una especie (W , del inglés *dry weight biomass*, en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) con el volumen total de dicha especie en cada parcela (V , en $\text{m}^3\cdot\text{ha}^{-1}$) (ec. 16). A estos modelos haremos referencia como *modelos básicos*.

El segundo paso, ha sido añadir el índice de aridez de Martonne (M) al *modelo básico*, para estudiar si la aridez modifica la relación entre el volumen y la biomasa de la masa. Después de algunos análisis preliminares, se ha decidido incluir esta variable en términos logarítmicos, modificando el parámetro de escala (a), y no el exponente (b) (ec. 17, *modelo básico con M*):

$$\text{modelo básico:} \quad W_{jk} = (a + a_k) \cdot V_{jk}^b + \varepsilon_{jk} \quad (16)$$

$$\text{modelo básico con } M: \quad W_{jk} = (a + a_k) \cdot V_{jk}^b \cdot (1 + m \cdot \log(M_{jk})) + \varepsilon_{jk} \quad (17)$$

Donde, para cada parcela j de la provincia k , W es el peso de la biomasa de la especie objetivo, en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, V es el volumen total de dicha especie, en $\text{m}^3\cdot\text{ha}^{-1}$, M es el índice de aridez de Martonne, en $\text{mm}\cdot^\circ\text{C}^{-1}$; a , b y m los parámetros a estimar; y ε es el error del modelo con media cero y varianza σ_ε^2 . Para tener en cuenta las posibles diferencias entre los años, equipos de campo o estaciones del año durante el ciclo del IFN, se ha incluido un efecto aleatorio a_k en la ordenada en el origen, con la provincia como estructura de grupo, siguiendo una distribución normal con media cero y varianza σ_k^2 .

El efecto de la aridez solo se ha tenido en cuenta si el parámetro m era significativo y el modelo resultante mejoraba el *modelo básico* en términos de AIC. En caso contrario, dicha variable ya no se ha incluido en ninguna de las modificaciones siguientes.

En el siguiente paso se ha añadido al modelo el volumen del árbol medio (vm), para analizar la influencia del estado de desarrollo de la masa en la relación alométrica anterior (ec. 18, al que se hará referencia como *modelo vm*). Esta variable también ha sido incluida modificando el parámetro de escala " $(a + a_k)$ ", de tal forma que si no es significativa, se obtiene como modelo resultante el equivalente al *modelo básico* o al *modelo básico con M*.

$$\text{modelo vm: } W_{jk} = (a + a_k) \cdot V_{jk}^b \cdot (1 + m \cdot \log(M_{jk})) \cdot (1 + c_1 \cdot vm_{jk}^{k_1}) + \varepsilon_{jk} \quad (18)$$

Es necesario indicar que en las ecuaciones que permiten estimar el volumen de los árboles se tienen en cuenta la forma de los mismos (Villanueva, 2005), mientras que esta variable no se considera cuando se calcula la biomasa (Ruiz-Peinado *et al.*, 2011). Por ello, y dado que se ha identificado un sesgo asociado a este hecho, se ha incluido en el estudio el coeficiente mórfico de la masa (f) (ec. 19).

$$f = \frac{V}{G \cdot H} \quad (19)$$

Donde V es el volumen de la masa ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$), G el área basimétrica de la masa ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) y H la altura media de la parcela (m).

El modelo resultante, al que se hace referencia como *modelo total*, ha seguido la misma estructura que los anteriores, es decir, el coeficiente mórfico se ha incluido modificando el parámetro $(a + a_k)$ (ec. 20):

$$W_{jk} = (a + a_k) \cdot V_{jk}^b \cdot (1 + m \cdot \log(M_{jk})) \cdot (1 + c_1 \cdot vm_{jk}^{k_1}) \cdot (1 + c_2 \cdot f_{jk}^{k_2}) + \varepsilon_{jk} \quad (20)$$

modelo total:

Donde, a , a_k , b , c_1 , k_1c_2 , k_2 y m son los parámetros a estimar.

Todos los modelos han sido ajustados utilizando los datos del ciclo final del IFN (IFN_F) mediante modelos no lineales con el paquete de R (Team, 2014) nlme (Pinheiro *et al.*, 2017). Los parámetros solo han sido incluidos en los modelos si son significativos estadísticamente ($p\text{-value} < 0,05$) y su inclusión mejora el modelo en términos de AIC (Akaike, 1974). Además, como bondad de ajuste, se ha utilizado el R^2 condicional y marginal (Nakagawa y Schielzeth, 2013; Johnson, 2014).

3.4.3. Evaluación de los modelos de estimación de biomasa

Con la finalidad de hacer una evaluación de los modelos desarrollados para estimar el peso de la biomasa, se ha realizado un análisis detallado de los residuos de los cuatro modelos descritos anteriormente (ecs. 16, 17, 18 y 20). Para cada una de las especies, y cada uno de los modelos, se han calculado los siguientes estadísticos:

Error medio: $ME = \sum e_j / n$ (21)

Error medio absoluto: $MAE = |\sum e_j| / n$ (22)

Error cuadrático medio: $RMSE = \sqrt{\sum e_j^2 / n}$ (23)

Error porcentual medio: $MPE = 100 \cdot \sum ep_j / n$ (24)

Error porcentual absoluto medio: $MAPE = 100 \cdot |\sum ep_j| / n$ (25)

Error porcentual cuadrático medio: $RMSPE = 100 \cdot \sqrt{\sum ep_j^2 / n}$ (26)

Siendo, e_j el residuo de la parcela j calculado como $e_j = W_j - \widehat{W}_j$ y ep_j el residuo de dicha parcela en términos relativos ($ep_j = (W_j - \widehat{W}_j)/W_j$); donde $\widehat{W}_j$ y W_j son la biomasa de la especie, estimada y observada respectivamente, y n es el número de parcelas donde la especie está presente. ME, MAE y RMSE se obtienen en $\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$, mientras que MPE, MAPE y RMSPE se expresan en %.

Comparando la bondad de ajuste de los modelos (AIC y R^2), así como evaluando los errores medios calculados, es posible seleccionar el mejor modelo para predecir el peso seco de la biomasa.

3.4.4. Predicciones de carbono a nivel nacional

Una vez seleccionado el modelo más adecuado para cada una de las especies de pino estudiadas, es posible hacer estimaciones del peso seco de la biomasa, y a partir de ellas

del peso del carbono. Para transformar peso seco de la biomasa en carbono se han utilizado los valores específicos propuestos por Ibáñez *et al.* (2002) para las cinco especies de este trabajo (Tabla 15).

Tabla 15: Porcentaje de peso de carbono contenido en el peso de la biomasa de cada especie (Ibáñez *et al.*, 2002).

Especie	% carbono
<i>Pinus sylvestris</i>	50,9
<i>Pinus pinea</i>	50,8
<i>Pinus halepensis</i>	49,9
<i>Pinus nigra</i>	50,9
<i>Pinus pinaster</i>	51,1

Puesto que los modelos de carbono están pensados para ser utilizados en un año T futuro, en el que, no habiendo datos reales de los volúmenes de la masa estos se obtienen a partir de modelos de crecimiento, se ha evaluado la capacidad de predicción del stock de carbono en condiciones similares. Para ello, se ha realizado una simulación partiendo de los datos del ciclo inicial del IFN (IFN_I), suponiendo que es el último ciclo disponible, y haciendo las predicciones para el año del IFN_F , el cual se supone, en principio, desconocido.

Así, el primer paso ha consistido en estimar para cada especie la biomasa $\widehat{W}_F$ en el año del IFN_F a partir de los cuatro modelos de carbono desarrollados (ecs. 16, 17, 18 y 20). Para poder aplicar dichos modelos es necesario disponer de los valores de las variables independientes, actualizados al año del IFN_F :

- El volumen $\widehat{V}_F$ se ha estimado a partir del volumen en el IFN_I , con ayuda de los modelos de crecimiento anual de la sección 3.3. y del número de años entre inventarios (ΔT), como $\widehat{V}_F = V_I + IV \cdot \Delta T$.

- El volumen del árbol medio $\widehat{vm_F}$ se ha estimado suponiendo constante el número de pies por hectárea ($\widehat{N_F} = N_I$), es decir suponiendo que no hay extracciones ni una alta mortalidad en las parcelas, por lo que $\widehat{vm_F} = \widehat{V_F}/N_I$
- También se supone que el coeficiente mórfico de la masa no varía de manera importante en el tiempo transcurrido entre inventarios, por lo que se ha estimado como $\widehat{f_F} = f_I$.

Debido a que las predicciones se han llevado a cabo en las mismas parcelas que se utilizaron para desarrollar los modelos de crecimiento, se pueden aplicar los modelos directamente, sin calibrarlos, ya que los efectos fijos y aleatorios son conocidos. Así, aplicando los diferentes modelos (ecs. 16, 17, 18 y 20), y utilizando las variables independientes descritas ($\widehat{V_F}$, $\widehat{vm_F}$ y $\widehat{f_F}$), se obtiene la biomasa estimada en el último ciclo ($\widehat{W_F}$), supuestamente desconocido. Empleando los porcentajes de peso de carbono contenido en el peso de la biomasa de la Tabla 15, se obtiene el peso estimado de carbono de cada especie, en el ciclo final ($\widehat{C_{F_sp}}$). Considerando todas las especies presentes en cada parcela, se obtiene el peso estimado total de la parcela en el ciclo final ($\widehat{C_F}$).

Los datos de peso de carbono estimados ($\widehat{C_F}$), se comparan con los pesos de carbono observados (C_F), es decir con los pesos que se obtienen directamente a partir de las medidas de campo tomadas en el último ciclo del inventario (IFN_F). De esta manera, se pueden calcular los errores descritos sección 3.4.3 (ecs. 21 - 26).

4. RESULTADOS

4. RESULTADOS

4.1. Estimación de la densidad máxima

A continuación se exponen los resultados de las líneas de máxima densidad (MSDR) obtenidos al aplicar la metodología expuesta en la sección 3.2. En primer lugar se muestran los resultados obtenidos sin considerar la aridez, posteriormente se analizan dichas líneas de máxima densidad cuando se incluye el efecto de la aridez y, por último, los resultados obtenidos al calcular los coeficientes de equivalencia de densidad y el efecto de la aridez sobre ellos.

4.1.1. MSDR de las masas puras, sin considerar la aridez

En la Tabla 16 se muestran los parámetros obtenidos en el ajuste de las líneas de máxima densidad (*modelo básico*, ec.6) para las masas puras de cada una de las cinco especies estudiadas. Además, se muestra el $SDI_{máx}$, así como los estimadores de la bondad del ajuste, AIC y pseudo- R^2 , para cada uno de los tres valores de τ propuestos (0,95, 0,975 y 0,99). A la vista de estos resultados, se decidió seleccionar el valor de τ intermedio, es decir, el valor de 0,975, ya que las densidades máximas ($SDI_{máx}$) obtenidas al emplear el percentil 0,95 fueron demasiado bajas considerando los resultados de estudios previos para las mismas especies (Montero *et al.*, 1998; Brunet-Navarro *et al.*, 2016; Riofrío *et al.*, 2017a), mientras que cuando el valor de tau utilizado fue de 0,99, las líneas de máxima densidad no se ajustaron de manera adecuada a los datos. Así, la elección del valor 0,975 es la solución intermedia entre los dos valores extremos (0,95 y 0,99).

Tabla 16: Parámetros del modelo de MSDR estimados mediante la ec. 6 con los tres valores de τ utilizados (con los errores estándar entre paréntesis). Se muestra también el nivel de significación, así como la bondad de ajuste (AIC y pseudo- R^2) para las cinco especies estudiadas.

Especies	τ	C_0	E_0	AIC	pseudo- R^2	SDI_{max}
<i>P. sylvestris</i>	0,950	12,314 (0,105)	-1,6588 (0,0330)	6686,7	0,3463	1069
	0,975	12,607 (0,123)	-1,7262 (0,0409)	7220,4	0,3592	1154
	0,990	12,680 (0,209)	-1,7132 (0,0679)	7872,0	0,3659	1294
<i>P. pinea</i>	0,950	13,301 (0,281)	-2,1518 (0,0905)	3030,7	0,3621	587
	0,975	13,385 (0,346)	-2,1220 (0,1146)	3301,2	0,3636	702
	0,990	13,924 (0,626)	-2,2196 (0,1899)	3610,8	0,3691	880
<i>P. halepensis</i>	0,950	12,137 (0,125)	-1,8186 (0,0433)	15290,8	0,2140	535
	0,975	12,317 (0,140)	-1,8292 (0,0474)	16086,4	0,2148	620
	0,990	12,182 (0,182)	-1,7373 (0,0634)	17015,8	0,2084	728
<i>P. nigra</i>	0,950	12,198 (0,174)	-1,6824 (0,0579)	5002,0	0,2636	882
	0,975	12,642 (0,219)	-1,7943 (0,0701)	5338,0	0,2638	959
	0,990	12,985 (0,204)	-1,8578 (0,0683)	5705,6	0,2654	1102
<i>P. pinaster</i>	0,950	13,109 (0,125)	-1,9477 (0,0381)	9569,2	0,3662	934
	0,975	13,341 (0,160)	-1,9825 (0,0504)	10308,7	0,3676	1053
	0,990	13,147 (0,154)	-1,8771 (0,0526)	11152,3	0,3706	1218

En la Tabla 16 se observa que los valores de las pendientes de la línea de máxima densidad (E_0) son diferentes para cada especie. Sin embargo, al estudiar los resultados del test “t de Student” (Tabla 17) para analizar las diferencias de los valores de E_0 entre especies, se observa que no existen diferencias significativas entre las pendientes de Ps y Ph, Ps y Pn, Pp y Pt y Ph y Pn. Si comparamos los valores de E_0 , es Ps la especie cuya pendiente es menos pronunciada con un valor de -1,7262, mientras que el valor más negativo se da para Pp, con -2,1220.

Si representamos gráficamente los resultados obtenidos (Fig. 9), se pueden apreciar diferencias evidentes. A pesar de que la pendiente de Ph no difiere de manera significativa de la de Ps o Pn (Tabla 17), esta especie da lugar a masas menos densas (menor ordenada en el origen, C_0), mostrando una gran diferencia con el resto de especies. La pendiente tan pronunciada de Pp, hace de esta especie un caso singular,

debido a la gran diferencia (en número de pies por hectárea) entre los valores de dg más pequeños y los más grandes. No obstante, es importante señalar que para esta especie se obtiene el mayor error estándar en la estimación de su pendiente (Tabla 16). Cuando se comparan los valores de $SDI_{máx}$ (Tabla 16, Fig. 9), el valor más alto obtenido es para Ps mientras que el más bajo se corresponde con masas de Ph (1154 y 619 pies por hectárea, respectivamente).

Tabla 17: Resultado del test t de Student para el análisis de diferencias entre las pendientes del MSDR (Ec. 6), con α igual a 0,975, para las distintas especies.

Species	Ps	Pp	Ph	Pn	Pt
Ps	-				
Pp	**	-			
Ph	ns	*	-		
Pn	ns	*	ns	-	
Pt	***	ns	*	*	-

Nivel de significación: ns - no significativo, "****" <0,001, "***" <0,01, "*" <0,05.

Figura 9: Comparación del MSDR (ec. 6) para cada especie estudiada, en escala logarítmica. La línea discontinua vertical muestra el valor de $dg = 25$ cm.

4.1.2. Efecto de la aridez en MSDR

La Tabla 18 muestra los resultados de ajustar el *modelo dependiente de la aridez* (ec. 7) con el valor de τ seleccionado (0,975), junto con los resultados del *modelo básico* (ec. 6) con el fin de facilitar la comparación. Se incluyen los parámetros estimados, así como los errores estándar, nivel de significación y bondad de ajuste. Al comparar los resultados de ambos modelos, se puede observar que la incorporación de *M* mejora significativamente el *modelo básico* para todas las especies, tanto en términos de AIC como de pseudo-R², aunque el grado de influencia de esta variable difiere entre las especies. La mejora más importante se obtuvo para Ph, experimentando un mayor aumento del pseudo-R². Por el contrario, es Pn la especie en la que se produjo un menor incremento del pseudo-R² por la inclusión de la aridez en el modelo.

Tabla 18: Parámetros estimados para MSDR (ecs. 6 y 7), con el error estándar entre paréntesis, la bondad de ajuste (AIC y pseudo-R²) y el nivel de significación para las especies de estudio.

Especies	Ecuación	C ₀	C ₁	E ₀	E ₁	AIC	pseudo-R ²
<i>P. sylvestris</i>	6	12,607 ^(***) (0,123)		-1,7262 ^(***) (0,0409)		7220,4	0,3592
	7	12,619 ^(***) (0,107)		-1,7950 ^(***) (0,0394)	0,0012 ^(**) (0,0003)	7108,4	0,3682
<i>P. pinea</i>	6	13,385 ^(***) (0,346)		-2,1220 ^(***) (0,1146)		3301,2	0,3636
	7	13,426 ^(***) (0,336)		-2,2647 ^(***) (0,1160)	0,0051 ^(*) (0,0026)	3218,9	0,3832
<i>P. halepensis</i>	6	12,317 ^(***) (0,140)		-1,8292 ^(***) (0,0474)		16086,4	0,2148
	7	7,982 ^(***) (0,554)	1,506 ^(***) (0,181)	-1,7009 ^(***) (0,0830)	-0,0109 ^(**) (0,0030)	14989,3	0,2798
<i>P. nigra</i>	6	12,642 ^(***) (0,219)		-1,7943 ^(***) (0,0701)		5338,0	0,2638
	7	11,819 ^(***) (0,226)	0,290 ^(**) (0,057)	-1,8759 ^(***) (0,0724)		5282,3	0,2727
<i>P. pinaster</i>	6	13,341 ^(***) (0,160)		-1,9825 ^(***) (0,050)		10308,7	0,3676
	7	9,784 ^(***) (0,482)	0,937 ^(**) (0,132)	-1,7298 ^(***) (0,0536)	-0,0050 ^(**) (0,0011)	9960,8	0,3903

Códigos de significación: "****" <0,001, "***" <0,01, "**" <0,05.

Para Ph y Pt el parámetro que incluye la variable M es significativo tanto en la pendiente como en la ordenada en el origen, mientras que para Ps y Pp solo es significativo en la pendiente, y para Pn solo lo es en la ordenada en el origen.

Es interesante destacar que, aunque entre algunas especies no se observan diferencias significativas entre las pendientes de los *modelos básicos* (Tabla 17), se observan evidentes diferencias en cómo la humedad influye en los modelos de MSDR. Por ejemplo, según el test “t de Student”, no se encontraron diferencias entre las pendientes de Ps y Ph en los *modelos básicos*, sin embargo, se puede observar una influencia positiva de la aridez en la pendiente del *modelo dependiente de la aridez* para Ps, mientras que para Ph la influencia es negativa (y ambas significativamente diferentes de cero).

En la Fig. 10 se ha representado la variación del MSDR para cada especie según los valores extremos de aridez en su área de su distribución a lo largo de la Península Ibérica, en concreto, para los percentiles del 1 y 99 de la distribución de cada especie. De manera general se puede afirmar que cuanto mayor es la aridez (menor valor de M), menor es la densidad máxima para todas las especies estudiadas. Sin embargo, para Ph y Pt se observaron unas diferencias más marcadas entre las densidades máximas alcanzadas entre los valores de mayor y menor aridez. Estas dos especies (Ph y Pt) son las dos que presentaban un *modelo dependiente de la aridez* donde M modificaba tanto la pendiente como la ordenada en el origen (Tabla 18). Sin embargo, en el caso de Pt, las diferencias de MSDR según las condiciones de aridez difieren claramente según el dg de la masa. Así, el número máximo de pies por hectárea se ve más influenciado por M para valores pequeños de dg , mientras que para los diámetros más grandes el número máximo de pies

por hectárea es similar bajo distintas condiciones de aridez. Ps es una de las especies que presenta mayor rango de distribución de M (entre los valores de los percentiles del 1 al 99) y, sin embargo, es una de las especies que presenta menor diferencia en los $SDI_{máx}$ obtenidos para dicho rango. Por el contrario, la mayor diferencia en los valores de $SDI_{máx}$ se obtiene para Ph, siendo esta especie una de las que presenta menor rango de distribución de M (Fig. 10).

Figura 10: Variación del MSDR, en escala doble logarítmica, dependiendo de valores extremos del índice de aridez de Martonne (M) para cada especie (1% y 99% de la distribución de sus valores).

4.1.3. Coeficientes de equivalencia de densidad

En la Tabla 19 se muestra la media y los percentiles de los valores de los CECs ($SDI_{m\acute{a}x_sp1}/SDI_{m\acute{a}x_sp2}$) obtenidos de acuerdo a la distribución de los datos de M en las masas mixtas. Estos valores se muestran para las mezclas de especies estudiadas, calculados utilizando tanto el *modelo básico* (ec. 6) como el *modelo dependiente de la aridez* (ec. 7), colocando siempre en el numerador la especie para la cual se obtiene mayor densidad máxima con el *modelo básico*. Con dicho modelo, los valores de CECs, constantes para cada mezcla, oscilan desde 1,10 hasta 1,70. Mientras que con el *modelo dependiente de la aridez*, los valores de CECs varían al variar los valores de M , obteniéndose CECs medios entre 0,99 y 1,44 y errores estándar entre 0,03 y 0,11 (Tabla 19). En general, las especies que pueden alcanzar mayores densidades son las mismas al aplicar el *modelo básico* o el *modelo dependiente de la aridez* (por lo que los valores de CECs son mayores que uno). La mezcla Ps-Pt es una excepción, ya que el CEC es ligeramente menor que uno cuando se considera la aridez (indicando una mayor densidad de Pt) a lo largo de la distribución de M , exceptuando el valor del percentil 99 de su distribución de M , mientras que si no se tiene en cuenta la aridez, su valor es 1,10.

En general, cuando se considera la aridez los valores de CEC son menores que los obtenidos con el *modelo básico* (Tabla 19). Esto no solo ocurre al comparar los CECs medios, sino para todo el rango de valores entre los percentiles 25 y 75. Para algunas mezclas, como Pt-Pp y Pn-Ph, incluso el percentil 99 del CEC considerando M es menor que el calculado sin considerar la aridez. La excepción es la mezcla compuesta por Pt-Pn, con valores de CEC generalmente mayores (a partir del percentil 25) según el *modelo dependiente de la aridez*.

Tabla 19: Media y percentiles de los coeficientes de competencia equivalente, $SDI_{m\acute{a}x_sp1}/SDI_{m\acute{a}x_sp2}$, para las mezclas de pino de masas mixtas del IFN espaol. Sp1 se corresponde con la nombrada en primer lugar (especie con mayor densidad mxima segun el *modelo bsico* (ec. 6)) y la sp2, es la nombrada en segundo lugar. Se calcularon dos coeficientes de competencia equivalente: segun el *modelo bsico* (ec. 6) y segun el *modelo dependiente de la aridez* (ec. 7).

Mezcla	Ecuacin	Media	SE	P 1	P 25	P 75	P 99
Ps-Pn	6	1,20					
	7	1,16	0,03	1,11	1,13	1,18	1,25
Ps-Pt	6	1,10					
	7	0,99	0,04	0,96	0,96	0,99	1,15
Pp-Ph	6	1,13					
	7	1,11	0,11	1,05	1,06	1,10	1,66
Pt-Pp	6	1,50					
	7	1,30	0,04	1,19	1,27	1,33	1,34
Pn-Ph	6	1,55					
	7	1,25	0,05	1,20	1,21	1,27	1,43
Pt-Ph	6	1,70					
	7	1,44	0,03	1,41	1,42	1,45	1,54
Pt-Pn	6	1,10					
	7	1,16	0,04	1,06	1,14	1,19	1,20

SE: Error estandar. P: percentil.

La Fig. 11 muestra la influencia de la aridez (M) en el mximo nmero de pies por hectrea que alcanza cada una de las dos especies que componen cada mezcla para distintos valores del dimetro medio cuadrtico, utilizado esta variable (dg) como indicador del estado de desarrollo de la misma. En estas figuras se puede observar que las diferencias entre los nmeros de pies mximos dependen tanto de dg considerado como de la aridez (M). En general, a menores valores de dg , mayor es la diferencia entre las dos especies de la mezcla. A modo de ejemplo, la mezcla compuesta por Pp y Ph muestra un evidente contraste entre los dg de 15 cm, mientras que para dg de 45 cm las densidades mximas son muy similares. Para la mezcla compuesta por Ps-Pn, sin embargo, la influencia de dg no es tan evidente, indicando que ambas especies pueden alcanzar densidades mximas parecidas cuando sus dg son semejantes, especialmente para valores medios y altos tanto de M como de dg .

4.1. RESULTADOS: Estimación de la densidad máxima

Figura 11: Comparación del número máximo de pies por hectárea ($N_{m\acute{a}x}$) para diferentes valores de diámetro medio cuadrático (dg), para todas las mezclas de pinos estudiadas. Las zonas sombreadas representan los percentiles de la distribución del índice de aridez de Martonne (M) para la distribución de la mezcla: gris oscuro entre el 25-75%; gris medio entre el 5 y 95% y gris claro entre el 1-99%. Las líneas en negrita se corresponden con la distribución observada, únicamente alargadas para una mejor comparación

4.2. Estimación de la productividad

En este apartado se muestran los resultados obtenidos al analizar la productividad de las especies de pino estudiadas, en términos de eficiencia del crecimiento (VGE), y cómo influyen en ellas la aridez y la mezcla de especies, de acuerdo a la metodología descrita en el apartado 3.3.

4.2.1. Productividad de las especies de pino analizadas

Los resultados obtenidos al ajustar los modelos VGE sin considerar los efectos de la mezcla están en la Tabla 20 (en la Tabla suplementaria 1 se puede consultar la colinealidad de las variables). Se observa que para todas las especies el modelo tiene una estructura similar, es decir, todas las variables añadidas intervienen de manera positiva, a excepción del *dg*. Esto implica que la eficiencia del crecimiento es mayor a mayor densidad (*RD*), mayor altura dominante (*Ho*), y mayor humedad (*M*), mientras que la eficiencia disminuye cuando el diámetro medio cuadrático (*dg*) aumenta. Además, el origen de las masas (natural o repoblado) es significativo en todas las especies, excepto para Pp. La consideración como efecto aleatorio de la provincia mejora de manera notable los modelos en términos de R^2 (Tabla 21). Pn es la especie donde se observa una mejora más importante al considerar los efectos aleatorios de las provincias, mientras que Ph es la especie para la que dicha consideración produce una mejora menos evidente.

Tabla 20: Parámetros estimados para masas puras de cada especie, sin considerar los efectos de las mezclas (ec. 13). Entre paréntesis se muestran los errores estándar.

	Ps	Pp	Ph	Pn	Pt
a_0	2,0019 (0,1276)	1,9399 (0,2236)	1,1954 (0,0646)	1,7704 (0,1406)	2,1193 (0,1105)
$\ln(dg_{sp})$	-0,3716 (0,0305)	-0,2332 (0,0422)	-0,2247 (0,0179)	-0,3342 (0,0314)	-0,3679 (0,0263)
$\ln(Ho)$	0,2194 (0,0365)	0,1277 (0,0553)	0,2900 (0,0226)	0,2264 (0,0388)	0,2187 (0,0341)
$\ln(RD)$	0,2384 (0,0189)	0,2020 (0,0281)	0,0983 (0,0117)	0,2484 (0,0204)	0,1805 (0,0161)
$\ln(M)$	0,2533 (0,0295)	0,1990 (0,0633)	0,2452 (0,0193)	0,2614 (0,0353)	0,3191 (0,0270)
Origen	0,1640 (0,0190)	ns	0,0655 (0,0118)	0,1643 (0,0243)	0,1048 (0,0155)

dg_{sp} , diámetro medio cuadrático, en cm, de la especie estudiada; Ho , altura dominante, en m; RD , densidad relativa de la masa; M , índice de aridez de Martonne, en $mm \cdot ^\circ C^{-1}$, y *Origen*, se corresponde con el origen de la masa (natural o repoblación). Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*. Ns, no significativo.

La inclusión de variables relacionadas con la mezcla de especies en los modelos de VGE (ec. 14) conlleva una mejora de la bondad del ajuste de los mismos (Tabla 21), tanto del AIC, que disminuye significativamente, como de los R^2 marginal o condicional, que aumentan. Los peores ajustes en términos de R^2 se observan para Pp (R^2 marginal de 0,2196, y R^2 condicional de 0,2962), mientras que los mejores ajustes lo presenta Pt (R^2 marginal de 0,4027 y R^2 condicional de 0,5220). Al comparar los modelos que no incluyen el efecto de la mezcla (ec. 13) con los que sí lo consideran (ec. 14), se produce una mejora en todas las especies (Tabla 21), siendo Pp, Ph y Pt las especies para las que se produce una mejora más importante con la inclusión del efecto de la mezcla. A la vista de que el efecto de la mezcla es significativo, y mejora los modelos en todas las especies, en lo sucesivo se trabajará con dichos modelos (ec. 14).

Tabla 21: Comparación, para todas las especies, entre los modelos que consideran el efecto de la mezcla de especies (ec. 14) y los que no lo consideran (ec. 13).

	R²marginal		R²condicional		AIC	
	Ec. 13	Ec. 14	Ec. 13	Ec. 14	Ec. 13	Ec. 14
Ps	0,2908	0,2976	0,4105	0,4117	538,9	535,7
Pp	0,1952	0,2196	0,2854	0,2962	-34,0	-41,7
Ph	0,3371	0,3515	0,3714	0,3891	-1127,3	-1180,1
Pn	0,2810	0,2861	0,4874	0,4941	382,0	368,5
Pt	0,3735	0,4027	0,5102	0,5220	-312,1	-343,9

AIC, Criterio de Información de Akaike. Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; Pt, *Pinus pinaster*.

En la Tabla 22 se muestran los parámetros estimados, así como sus errores estándar, para los modelos finales que incluyen el efecto de las mezcla de especies (ec. 14).

En la Tabla 23 se muestran los valores mínimos de VGE así como los coeficientes necesarios para corregir el sesgo al utilizar transformaciones logarítmicas. Ambos valores son necesarios a la hora de aplicar los modelos desarrollados.

Tabla 22: Parámetros estimados, y errores estándar, en el ajuste del modelo VGE considerando el efecto de las mezclas de especies (ec. 14).

	Ps	Pp	Ph	Pn	Pt
a_0	2,0651 (0,1305)	1,8407 (0,2220)	1,2051 (0,0649)	1,8231 (0,1436)	2,0958 (0,1110)
$\ln(dg_p)$	-0,3749 (0,0305)	-0,2765 (0,0433)	-0,2259 (0,0176)	-0,3350 (0,0312)	-0,3661 (0,0260)
$\ln(Ho)$	0,2226 (0,0365)	0,1904 (0,0579)	0,2886 (0,0223)	0,2227 (0,0386)	0,2282 (0,0338)
$\ln(RD)$	0,2435 (0,0190)	0,1931 (0,0280)	0,0964 (0,0116)	0,2459 (0,0204)	0,1818 (0,0160)
$\ln(M)$	0,2401 (0,0300)	0,2341 (0,0629)	0,2438 (0,0194)	0,2493 (0,0357)	0,3212 (0,0274)
$Origen$	0,1649 (0,0190)		0,0655 (0,0117)	0,1598 (0,0243)	0,1044 (0,0153)
RD_{Ps}					1,2478 (0,5579)
$RD_{Ps}:M$					-0,0321 (0,0131)
$RD_{Ph}:M$		-0,0161 (0,0072)		-0,0189 (0,0056)	-0,0282 (0,0051)
$RD_{Pn}:M$	-0,0039 (0,0017)				
RD_{Pt}			3,9785 (0,5396)		
$RD_{Pt}:M$		-0,0146 (0,0051)	-0,1265 (0,0187)	0,0087 (0,0038)	

dg_{sp} , diámetro medio cuadrático, en cm, de la especie estudiada; Ho , altura dominante, en m; RD , densidad relativa de la masa; M , índice de aridez de Martonne, en $mm \cdot ^\circ C^{-1}$, y $Origen$, se corresponde con el origen de la masa (natural o repoblación). Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*. $RD_{sp}:M$, interacción entre la densidad relativa de la especie que indica el subíndice y el índice de aridez de Martonne.

Tabla 23: Variables necesarias para corregir el sesgo producido por la transformación logarítmica (sigma) y el incremento de volumen negativo ($\min(VGE_{sp})$, en $m^3 \cdot ha^{-1}$).

Especie	$\min(VGE_{sp})$	Sigma
Ps	-3,46	0,2731
Pp	-3,52	0,2247
Ph	-3,40	0,1798
Pn	-2,89	0,2658
Pt	-6,04	0,2073

Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*, Ps, *Pinus sylvestris*, Pp, *Pinus pinea*, Ph, *Pinus halepensis*, Pn, *Pinus nigra* y Pt, *Pinus pinaster*.

En la Fig. 12 se representa la variación de VGE respecto a las distintas variables que intervienen en el modelo para las masas puras, es decir considerando nulas las densidades de las especies acompañantes (Tabla 22). De manera general, los mayores valores de VGE para igualdad de otras variables se encuentran para Pt, mientras que la especie con menor eficiencia de crecimiento es Ph. Las otras tres especies (Ps, Pp y Pn) presentan valores de eficiencia de crecimiento similares, e intermedios entre las dos anteriores.

El aumento del dg , como variable indicadora del estado de desarrollo de la masa, manteniendo constantes el resto de las variables que intervienen en el modelo, tiene un fuerte efecto negativo en VGE (Fig. 12a). La especie en la que mayor influencia muestra el desarrollo de la masa es Ps, seguida por Pt que muestra unas pautas bastante similares (Fig. 12a, Tabla 22). Por contraposición, la especie menos afectada por los cambios en dg es Ph, correspondiendo a la especie en la que las masas forestales analizadas tienen un menor rango de variación de dicha variable. En general, la variación de la altura dominante, para un valor constante del dg , produce unas curvas de VGE menos pronunciadas para Ps, Pp y Pn, que para Ph y Pt (Fig. 12b). De nuevo es Ph, a pesar de presentar el menor rango de valores de Ho , la especie que muestra una variación de VGE más importante (Fig. 12b, Tabla 22). El efecto de la densidad relativa (RD) sobre el VGE, siempre es positivo, aunque con diferencias entre especies. Ph es la especie menos afectada por RD , aunque hay que destacar que esta especie normalmente crece bajo densidades más bajas (Tabla 13). La aridez tiene un efecto negativo en el VGE, es decir a mayor humedad (mayor valor de M) mayor eficiencia en el crecimiento (Fig. 12d). Debido a la importancia de esta variable el efecto de la aridez se detalla en la sección 4.2.2.

Además, el origen de masa también modifica el VGE para todas las especies excepto para Pp (Tabla 22). Cuando las masas provienen de repoblaciones (*Origen* = 1), esta variable multiplica al modelo por el parámetro estimado ($e^{a_5 \cdot 1}$), es decir, la eficiencia aumenta un 7% para Ph, un 11% para Pt, un 17% para Pn y un 18% para Ps.

Figura 12: Influencia sobre la eficiencia del crecimiento (VGE) de las cinco especies de pino estudiadas cuando se encuentran formando masas puras de: a) diámetro medio cuadrático (dg , cm); b) altura dominante (Ho , m); c) densidad relativa (RD); y d) índice de aridez de Martonne (M , en $\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$). Las líneas más gruesas representan el rango comprendido entre el 5 y 95% de la distribución de la variable independiente en cada caso, para masas puras, alargadas hasta el rango comprendido entre el 1 y 99%. Las variables independientes del modelo que no se encuentran representadas en el eje de abscisas fueron considerados como valores constantes e iguales a: $dg_{sp} = 20$ cm, $Ho = 10$ m, $RD = 0,4$, $M = 30$ $\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ y el *Origen* fue considerado natural, es decir, *Origen* = 0. Especies consideradas: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

4.2.2. Influencia de la aridez en la productividad

La hipótesis de partida de que la productividad depende de la aridez, queda respaldada por los resultados obtenidos, que muestran que la eficiencia del crecimiento de todas las especies de pino estudiadas aumenta con la humedad. Esto se observa en la Fig. 12d, donde los mayores valores de VGE se obtuvieron para elevados valores del índice de aridez de Martonne (M). No obstante, la importancia de aridez varía según la especie considerada, siendo mucho mayor para Pt que para las otras cuatro especies estudiadas. No obstante, es importante recordar que la aridez también tiene un efecto indirecto en la productividad a través de la RD , ya que la densidad máxima depende también de la aridez, tal y como se vio en la sección 4.1. Así, en la Fig. 13 se presenta VGE frente a RD para dos valores extremos de la aridez. El mayor rango de valores de la distribución de la aridez lo presenta Ps, sin embargo, la especie que muestra un mayor aumento del VGE al aumentar M , es Pt. De forma general, se observa que cuanto mayor es la variación de M , mayor cambio en la pendiente, y mayor es la diferencia de VGE entre los dos valores (entre la Fig. 13a y 13b). Por ejemplo, las especies que muestran un mayor rango de M son Ps y Pt, en las que observa a su vez una mayor pendiente del VGE al variar RD . Sin embargo, para Pp M varía en menor medida y prácticamente no se observa cambio. Tampoco hay mucha variación de M para Ph, especie para la cual la pendiente se mantiene prácticamente constante, aunque sí se observa un aumento de VGE para el M mayor.

Figura 13: Influencia de la densidad relativa (RD) en la eficiencia del crecimiento en volumen (VGE) para las cinco especies de estudio, cuando crecen en masas puras. a) Influencia para el valor de M correspondiente con el 5% de la distribución de cada especie, y b) Influencia para el valor de M correspondiente con el 95% de la distribución de cada especie. Los valores de M para cada especie se muestran junto a las líneas, en $\text{mm}^{\circ}\text{C}^{-1}$. Las líneas más gruesas se corresponden con el 95% de la distribución de RD que presenta cada especie, alargadas hasta el 99% de su distribución. Las variables independientes del modelo (ec. 14) que no se representan en estas gráficas se han supuesto constantes e iguales a: $dg_{sp} = 20$ cm, $Ho = 10$ m, $Origen = 0$ (natural). Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

4.2.3. Influencia del efecto de la mezcla entre especies

Los efectos de la competencia interespecífica (RD_{spi}) sobre la VGE , así como la influencia de M sobre el efecto de la mezcla, difieren entre las distintas composiciones específicas, no siendo siempre los efectos estadísticamente significativos (Tabla 22). La Fig. 14 muestra los efectos de la competencia interespecífica sobre el VGE para cada especie, es decir, la comparación entre el VGE en masas puras y mixtas y cómo varía a lo largo del gradiente de aridez (M) en el que se distribuye la mezcla. En algunos casos, como en Ps-Pn, los efectos de la mezcla, pese a ser significativos, son de poca magnitud (Tabla 22, Fig. 14). El efecto de la mezcla en la productividad puede ser negativo o

positivo dependiendo de la especie y la mezcla, pero en todos los casos, cuanto mayor es la proporción de la especie acompañante más evidente es el efecto.

Los efectos de la mezcla de especies siempre están modulados por la aridez. Así, cuando en una especie determinada el efecto de la especie acompañante, RD_{spi} , es significativo, esta variable aparece en interacción con M (Tabla 22). En la mayoría de los casos, la humedad amplifica los efectos de la mezcla sobre la productividad (Fig. 14), haciéndola más positiva como en el caso de Pn en mezcla con Pt (Pn-Pt), o más negativa como para Ps -Pn, Pp-Pt, así como en todas los casos donde Ph es la especie acompañante (Pp-Ph, Pn-Ph y Pt-Ph). Solo en dos casos, Ph-Pt y Pt-Ps, el efecto de la mezcla sobre la productividad de la especie objetivo cambia de positivo a negativo dependiendo de la aridez (Fig. 14). En estas mezclas, la VGE de la especie de estudio es mayor que en las masas puras en los lugares más áridos, mientras que cuando la humedad aumenta la eficiencia es menor en las masas mixtas que en las puras.

Figura 14: Influencia de la densidad relativa de las especies acompañantes (RD_{spi}) en la ratio de la eficiencia del crecimiento en volumen entre masas mixtas y puras (VGE_{mix}/VGE_{pur}) a lo largo del gradiente de aridez, definido mediante el índice de aridez de Martonne (M , en $mm \cdot ^\circ C^{-1}$). Las especies principales son: (a) *Pinus sylvestris* (Ps); (b) *Pinus pinea* (Pp); (c) *Pinus halepensis* (Ph); (d) *Pinus nigra* (Pn); (e) *Pinus pinaster* (Pt). La línea horizontal (ratio = 1) representa el mismo VGE para masas mixtas que puras. Las líneas se corresponden con el rango de distribución de M entre el 5% y el 95% de la distribución de la mezcla. Las áreas sombreadas representan los percentiles de M de la distribución de las parcelas de las masas puras: gris oscuro representa el rango del 25-75%; gris medio entre el 5-95% y el gris más claro entre el 1-99%. Las líneas se han representado utilizando los modelos con las variables fijas: $dg_{sp} = 20$ cm, $Ho = 10$ m, $RD = 0,5$, con diferentes densidades relativas de las especies acompañantes, y suponiendo en todos los casos que se trata de masas naturales ($Origen = 0$).

4.2.4. Incertidumbre en los efectos de la mezcla de especies

Los resultados hasta ahora mostrados ponen el foco de atención sobre los efectos medios de la mezcla en la productividad de una especie. Sin embargo, aunque son estadísticamente significativos, podrían ser resultado de otras variables que no se han controlado de manera estricta dada la naturaleza de los datos utilizados para ajustar los modelos. En la Fig. 15 se presentan los intervalos de confianza de los distintos efectos de mezclas de especies en función de la densidad relativa, mostrando que cuanto mayor es la *RD* más amplios son los errores estándar de las estimaciones de los efectos de las mezclas. Si el intervalo de confianza incluye la línea horizontal igual a uno, significa que no habría tal efecto.

Los intervalos de confianza muestran que hay diferencias entre masas puras y mixtas, es decir, no incluyen la línea horizontal, para *Pp* cuando se mezcla con *Ph*, para *Pn* cuando se mezcla con *Pt* y para ambas especies de la mezcla *Pt-Ph* (Fig. 15). En general, los intervalos de confianza son más anchos para las condiciones de mayor humedad, es decir, mayores valores de *M*. No obstante, es interesante señalar la influencia de *M* en el efecto de *Pt* sobre *Ph* (mezcla *Ph+Pt*). Cuando esta mezcla está ubicada en lugares más áridos la productividad es evidentemente superior en comparación con las masas puras de *Ph*, pero cuando la humedad aumenta, el efecto de *Pt* sobre *Ph* es negativo, es decir, la mezcla tiene una menor productividad comparada con la masa pura, aunque con una elevada incertidumbre.

En las mezclas Pp-Pt, Pn-Ph y Pt-Ps el análisis de incertidumbre muestra que, aunque hay efectos significativos en los modelos, en algunos casos bajo condiciones específicas, dicho efecto podría ser nulo.

Figura 15: Variación de la ratio entre la VGE de masas puras y mixtas ($VGE_{(sp+spi)}/VGE_{sp}$) junto con los intervalos de confianza (líneas discontinuas) frente a la proporción de la especie a analizar (p_{sp}) para diferentes valores de aridez (M) y densidades de masa (percentiles 0,25 y 0,75 para cada distribución de RD de las especies). sp es la especie a analizar y spi es la especie acompañante para las distintas mezclas. Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

4.3. Estimación de los stocks de carbono

En este apartado se muestran los resultados obtenidos al analizar la estimación del peso seco de la biomasa, así como del stock de carbono de las cinco especies de pino estudiadas en la Península Ibérica siguiendo la metodología descrita en la sección 3.4.

4.3.1. Modelos de estimación de biomasa por especies

La Tabla 24 muestra los parámetros estimados, así como sus errores estándar y la bondad de ajuste para los cuatro modelos desarrollados (ecs. 16, 17, 18 y 20) para la estimación del peso seco de la biomasa de las cinco especies estudiadas. Al comparar el *modelo básico* (ec.16) y *el modelo básico con M* (ec. 17) se observa que la aridez (M) es significativa en tres de las cinco especies estudiadas y en los tres casos su consideración produce una mejora del *modelo básico*, tanto en términos de AIC como en R^2 marginal y condicional. Las especies para las cuales la aridez M no es significativa son Pt y Pp, mientras que entre las especies en las que sí influye esta variable, el mayor aumento de R^2 condicional y marginal lo experimentan Ps y Ph, respectivamente. De las tres especies en las que M es significativa, solo en Pn tiene un efecto levemente negativo, mientras que es Ph la especie en la que se produce la mayor influencia de M (Tabla 24).

Los modelos con inclusión de la variable vm indican que es de gran importancia a la hora de estimar el peso de la biomasa. En las especies en las que M no es significativa, vm tiene efecto exponencial (el parámetro $c1$ no es significativo mientras que $k1$ sí, Tabla 24), mientras que para las especies en las que M sí influye, la variable vm aparece tanto de forma lineal como exponencial (ambos parámetros, $c1$ y $k1$, son significativos, Tabla 24).

La corrección del sesgo mediante la inclusión de la variable f en el modelo es importante en todas las especies. Al comparar el *modelo total* con el *modelo vm*, se observa que la especie para la que la corrección del sesgo es más importante es Pp, mientras que la influencia de f es menor para Ps y Pt.

Al analizar los errores de las estimaciones con los diferentes modelos (Tabla 25) se observa que el sesgo siempre es menor a $0,2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, lo que en términos relativos equivale a menos del 3%. De manera general, los modelos subestiman el peso de la biomasa (ME negativo), sin embargo para Ph y Pp todos los modelos ajustados sobreestiman la biomasa, excepto el *modelo total* para Pp. Además, Pn y Pp son las especies para las que se produce una mayor reducción del RMSE al comparar el *modelo total* con el *modelo básico* (mayor del 4,5%), mientras que la especie para la que esta reducción es menor es Pt (en torno al 0,06%).

Tabla 24: Parámetros estimados y sus errores estándar (entre paréntesis) para los modelos de estimación del peso de la biomasa (ecs. 16, 17, 18 y 20), junto a la desviación estandar de la variable aleatoria (Desv.est), el Criterio de Información de Akaike (AIC) y los R^2 marginales y condicionales (R^2_m y R^2_c).

Esp	Modelo	a	b	m	c ₁	k ₁	c ₂	k ₂	SD	AIC	R ² _m	R ² _c
Ps	<i>Básico</i>	2,7422 (0,0645)	0,7953 (0,0040)						0,1441	15309	0,9609	0,9654
	<i>Básico con M</i>	2,1193 (0,1109)	0,7887 (0,0041)	0,0868 (0,0178)					0,1179	15285	0,9617	0,9659
	<i>vm</i>	1,0769 (0,0612)	0,8482 (0,0038)	0,1738 (0,0225)	0,0384 (0,0060)	-0,8141 (0,0471)			0,0446	14414	0,9758	0,9787
	<i>total</i>	0,4692 (0,0302)	0,8460 (0,0038)	0,1980 (0,0253)	0,0536 (0,0087)	-0,7265 (0,0467)		-0,1884 (0,0341)	0,0192	14396	0,9761	0,9789
Pp	<i>Básico</i>	2,4602 (0,1064)	0,8430 (0,0086)						0,1564	4184	0,9348	0,9454
	<i>Básico con M</i>	2,4602 (0,1064)	0,8430 (0,0086)						0,1564	4184	0,9348	0,9454
	<i>vm</i>	1,0857 (0,0514)	0,8575 (0,0087)			-0,0868 (0,0130)			0,0808	4155	0,9358	0,9484
	<i>total</i>	0,2988 (0,0122)	0,8762 (0,0061)			-0,1967 (0,0087)		-1,0004 (0,0330)	0,0156	3769	0,9648	0,9750
Ph	<i>Básico</i>	1,2790 (0,0299)	0,9466 (0,0042)						0,0900	13158	0,9495	0,9671
	<i>Básico con M</i>	0,9246 (0,0472)	0,9365 (0,0043)	0,1429 (0,0233)					0,0685	13104	0,9495	0,9680
	<i>vm</i>	1,0488 (0,0427)	0,9258 (0,0038)	0,0591 (0,0141)	0,4144 (0,0236)	0,5947 (0,0613)			0,0843	12554	0,9604	0,9756
	<i>total</i>	1,6377 (0,0570)	0,9132 (0,0032)	0,0547 (0,0117)	0,1571 (0,0149)	0,8163 (0,1005)	-0,5534 (0,0143)		0,0852	11887	0,9784	0,9824

4.3. RESULTADOS. Estimación de los stocks de carbono

Esp	Modelo	a	b	m	c ₁	k ₁	c ₂	k ₂	SD	AIC	R ² m	R ² c
Pn	<i>Básico</i>	1,8320 (0,0415)	0,8905 (0,0039)						0,0970	10751	0,9762	0,9787
	<i>Básico con M</i>	2,0679 (0,0787)	0,8914 (0,0039)	-0,0326 (0,0079)					0,1078	10735	0,9764	0,9790
	<i>vm</i>	1,0489 (0,0330)	0,9422 (0,0024)	0,0275 (0,0072)	0,0766 (0,0094)	-0,5930 (0,0312)			0,0487	9133	0,9903	0,9932
	<i>total</i>	0,4478 (0,0162)	0,9363 (0,0024)	0,0395 (0,0076)	0,1282 (0,0173)	-0,4745 (0,0301)		-0,2534 (0,0214)	0,0178	9027	0,9911	0,9937
Pt	<i>Básico</i>	1,2275 (0,0257)	0,8997 (0,0037)						0,0541	9360	0,9793	0,9828
	<i>Básico con M</i>	1,2275 (0,0257)	0,8997 (0,0037)						0,0541	9360	0,9793	0,9828
	<i>vm</i>	1,2275 (0,0257)	0,8997 (0,0037)						0,0541	9360	0,9793	0,9828
	<i>total</i>	0,5757 (0,0180)	0,9009 (0,0040)			0,0162 (0,0066)	0,1445 (0,0415)		0,0255	9354	0,9800	0,9829

Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

Tabla 25: Errores de los modelos obtenidos con las (ecs. 16, 17, 18 y 20), ME, MAE y RMSE están expresados en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, mientras que MPE, MAPE y RMSPE están en %.

Especie	Modelo	ME	MAE	RMSE	MPE	MAPE	RMSPE
Ps	<i>básico</i>	-0,026	11,280	14,592	-2,903	10,641	15,843
	<i>básico con M</i>	-0,010	11,183	14,477	-2,847	10,583	15,774
	<i>vm</i>	-0,039	8,711	11,444	-1,930	7,935	11,626
	<i>total</i>	-0,046	8,679	11,384	-1,955	7,930	11,631
Pp	<i>básico</i>	0,198	7,950	11,198	-2,173	10,916	15,593
	<i>básico con M</i>	0,198	7,950	11,198	-2,173	10,916	15,593
	<i>vm</i>	0,199	7,468	10,794	-1,894	10,135	14,625
	<i>total</i>	-0,013	5,629	7,520	-1,919	7,695	11,066
Ph	<i>básico</i>	0,064	3,899	5,922	-0,640	7,244	10,206
	<i>básico con M</i>	0,077	3,845	5,836	-0,517	7,208	10,118
	<i>vm</i>	0,095	3,609	5,082	-0,383	7,182	9,865
	<i>total</i>	0,059	3,246	4,327	-0,374	6,456	8,388
Pn	<i>básico</i>	-0,166	7,564	10,430	-2,108	7,964	10,803
	<i>básico con M</i>	-0,173	7,511	10,364	-2,108	7,892	10,670
	<i>vm</i>	-0,037	3,956	5,820	-0,783	4,249	6,254
	<i>total</i>	-0,078	3,867	5,615	-0,949	4,224	6,110
Pt	<i>básico</i>	-0,018	4,993	7,240	-1,002	5,244	7,278
	<i>básico con M</i>	-0,018	4,993	7,240	-1,002	5,244	7,278
	<i>vm</i>	-0,018	4,993	7,240	-1,002	5,244	7,278
	<i>total</i>	-0,012	4,988	7,210	-0,965	5,224	7,219

Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*. ME, es el error medio (en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$); MAE, el error medio absoluto (en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$); RSME, el error medio cuadrático (en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$); MPE, error porcentual medio (en %); MAPE, error porcentual absoluto medio (en %); y RMSPE, error porcentual cuadrático medio (en %).

Seleccionado el *modelo total* como el mejor modelo para estimar el peso seco de la biomasa para todas las especies, se analiza la influencia de cada una de las variables independientes. Aunque este modelo incluye todas las variables descritas en la sección 3.4, para las especies Pp y Pt no se incluye la variable *M* ya que, como se ha mencionado, no se observa influencia cuando se ajusta el *modelo básico con M*. En la Fig. 16 se representa la variación del peso seco de la biomasa con cada variable, suponiendo constantes el resto de las variables no representadas en los ejes. En la Fig. 16a, se puede observar claramente la relación positiva entre el peso seco de la biomasa y el volumen de

la masa, siendo Pp la especie que produce una mayor biomasa para un volumen determinado, aunque es muy similar a Ph y Pn. Por el contrario, las especies para las que el peso seco de la biomasa es menor para un mismo volumen son Pt y Ps. Si se considera V constante, se puede estudiar la variación de W con la aridez (Fig. 16b), observando que para todas las especies donde M se incluye en el modelo (Ps, Ph y Pn) la relación es positiva, es decir, a mayor valor de M (menos aridez) mayor valor de W para un V dado. Además, el efecto de la aridez en esta relación biomasa-volumen varía con la especie, siendo Ps la especie donde esta influencia es mayor (Fig. 16b, Tabla 24) seguido de Ph, a pesar de la pequeña variación en el rango de distribución de M de esta última especie (Tabla 14). La especie para la que se encuentra una menor influencia de M sobre W fue Pn.

Al analizar la variación del peso seco de la biomasa según vm (Fig. 16c), se observa que la relación entre W y vm es similar para Pp, Pn y Ps, es decir, cuanto mayor es el volumen del árbol medio, menor es la estimación de W para un V dado. Un aumento de vm , para un V constante, indica que la masa está formada por un menor número de árboles más grandes y, al contrario, una reducción en los valores de vm indica que el mismo volumen de la masa lo producen un mayor número de pies más pequeños. En la Fig. 16c, se observa que el efecto de vm es más evidente cuando los árboles son más pequeños, mientras que la relación tiende a ser más constante según el tamaño de los árboles aumenta. Cabe destacar que para Pt y Ph el efecto de vm es opuesto, es decir, positivo. En la Fig. 16c se observa este efecto de una manera muy evidente para Ph, a pesar de que se trata de la especie con menor rango de variación de vm , mientras que para Pt la

influencia de vm se da de manera muy leve, a pesar de tratarse de una de las especies con mayor rango de dicha variable.

Si se analiza el efecto del coeficiente mórfico de la masa, f , se puede ver que, en general, W disminuye según f se aproxima al valor unitario (Fig. 16d), es decir, según la forma del árbol medio de la masa se hace más similar al cilindro correspondiente de diámetro dg y altura hm . Pt es la especie que tiene un comportamiento diferente, ya que es la única especie para la que f influye de manera positiva, aunque levemente. La influencia de f sobre W no es determinante para Ps y Pn, mientras que es especialmente importante para Pp y Ph.

Figura 16: Representación del modelo seleccionado (*modelo total*), mostrando las estimaciones de peso seco de la biomasa (W , en $\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$) respecto a: a) volumen de la masa (V , en $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$); b) índice de aridez de Martonne (M , en $\text{mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$); c) volumen del árbol medio (vm , en m^3 por pie); y d) coeficiente mórfico de la masa (f). Las variables representadas en el eje de abscisas, en cada figura, varía entre el 1 y 99% de su rango de variación de la distribución de sus datos, mientras que el resto de las variables permanecen constantes e igual a: $V = 150 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$; $M = 30 \text{ mm} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$; $f = 0,5$; y $vm = 0,5 \text{ m}^3$ por pie. Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

Factores de expansión de biomasa

Según los modelos desarrollados, los factores de expansión de biomasa (BEFs), es decir, la ratio entre el peso de la biomasa y el volumen, no es constante si no que decrece según aumenta el volumen de la masa. La Fig. 17 representa la variación del BEF de cada una de las especies, entre los percentiles 5 y 95 del rango de los volúmenes que tienen sus masas puras, para diferentes valores de las otras variables incluidas en el *modelo total*. En general, para todas las especies, los valores estimados de BEFs variaron entre 0,5 y $1,5 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$, observándose los menores valores estimados para Pt, que son prácticamente constantes y similares a $0,75 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Por el contrario, la especie para la que se obtienen los mayores valores estimados de BEF fue Pp, cuando vm o f presentan valores pequeños. En esta especie las estimaciones de BEF podrían alcanzar incluso valores mayores de $1,5 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$, cuando el volumen de la masa presenta valores pequeños.

En la Fig. 17 se puede observar que el BEF de Pt siempre es menor que 0,9, sin verse afectado por M , y prácticamente tampoco por vm ni f . Para cualquiera de las especies de pino estudiadas, los valores de BEF no muestran una gran variación en el rango de distribución de M de cada especie, a pesar de tratarse de una variable estadísticamente significativa. No obstante, en la Fig. 17 se aprecia que es Ps la especie más afectada por la aridez. Por el contrario, la variación de los BEFs para distintos valores de vm sí es evidente (Fig. 17), siendo para Ps y Pn la variable que produce mayores cambios en el BEF, aunque esta variable también afecta claramente a Pp. Para Pp y Ph, se presenta una gran variabilidad de los valores de BEF dentro del rango de distribución del f de las especies, mientras que para Ps y Pt esta relación fue prácticamente insignificante. Comparando las

especies, Pn muestra unos valores de BEF más constantes que las demás, independientemente del volumen de la masa.

4.3. RESULTADOS. Estimación de los stocks de carbono

Figura 17: Variación del factor de expansión de biomasa (BEF), definido como el peso seco de la biomasa estimado del *modelo total* ($Mg \cdot ha^{-1}$) dividido por el volumen de la masa (V , en $m^3 \cdot ha^{-1}$), respecto a V , para diferentes valores de: índice de aridez de Martonne (M , en $mm \cdot ^\circ C^{-1}$); coeficiente mórfico de la masa (f); y volumen del árbol medio (vm , en m^3). Las líneas se han dibujado para el rango entre los percentiles 5-95 de la distribución de los valores del volumen de la masa. Las líneas continuas representan el valor medio de la variable para cada especie, y las líneas discontinuas y las punteadas representan los percentiles 5 y 95 de la distribución de la variable de cada especie.

4.3.2. Predicciones de carbono a nivel nacional

Los resultados obtenidos al aplicar la metodología descrita en la sección 3.4.4., confirman que el *modelo total* es también el modelo con el que se obtiene un menor sesgo a la hora de realizar la estimación de carbono, en un momento futuro, en las masas de pinar a lo largo de toda la Península Ibérica. Este modelo permite unas estimaciones de carbono con menores errores, tanto absolutos como relativos, que el resto de los modelos, a pesar de las suposiciones descritas en la sección 3.4.4., es decir, valores constantes del número de pies por hectárea y del coeficiente mórfico de las masas en el intervalo de tiempo considerado.

En la Fig. 18, el ME muestra que todos los modelos produjeron subestimaciones del stock de carbono, excepto para el *modelo total*, que produce menor sesgo aunque sobreestimando el stock de carbono. En la Fig. 18 se observa, además, que la inclusión de la variable f prácticamente no modifica los errores (MAE, RMSE, MAPE y RMSPE), sin embargo, el sesgo sufre una reducción importante. Cuando se utiliza el *modelo total*, el RMSE cometido al realizar las predicciones del stock de carbono en toda la Península Ibérica para las especies estudiadas es inferior al 20%, es decir, algo superior a $9 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$.

Figura 18: Errores medios para las estimaciones de carbono a nivel de parcela, según los cuatro modelos estudiados. ME, error medio (en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$); MAE, error absoluto medio (en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$); RMSE, error cuadrático medio (en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$); MPE, error medio porcentual (en %); MAPE, error porcentual medio absoluto (en %); y RMSPE, error cuadrático porcentual medio (en %).

5. DISCUSIÓN

5. DISCUSIÓN

5.1. Estimación de la densidad máxima

5.1.1. Variación interespecífica del MSDR

Cuando se compara el MSDR obtenido para las distintas especies analizadas utilizando el *modelo básico* y el *dependiente de la aridez* (Tabla 18) se confirma la variabilidad interespecífica de la densidad máxima de la masa, así como la necesidad de utilizar coeficientes específicos para cada especie en la expresión de Reineke (Pretzsch y Biber, 2005; Vospernik y Sterba, 2015). Analizando el *modelo básico* de MSDR, son Ps y Pn las especies que presentan las pendientes menos pronunciadas, indicando su mayor habilidad para crecer y sobrevivir bajo condiciones de competencia intraespecífica elevada, i.e. mayor tolerancia intraespecífica (Zeide, 1985; Pretzsch y Biber, 2005). Esta capacidad también se refleja en los elevados valores máximos de densidad que pueden alcanzar los rodales (Tabla 16). Según Serrada *et al.* (2008), de las cinco especies estudiadas son estas dos especies (Ps y Pn) las que presentan una mayor tolerancia a la sombra, aunque dicha tolerancia no está directamente relacionada con la tolerancia intraespecífica (Zeide, 1985). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Charru *et al.* (2012), que compararon diferentes especies en Francia obteniendo pendientes menos pronunciadas para estas dos especies de pino que para Pt o Ph. La Tabla 18 muestra que las pendientes se van haciendo gradualmente más pronunciadas para Ph, Pt y Pp, obteniéndose los valores más pequeños de densidades máximas para Ph y Pp (Tabla 16). Esta última especie muestra una pendiente menor que -2, lo que indica que el valor máximo del área

basimétrica podría decrecer con un incremento del diámetro medio cuadrático, hecho que solo podría ocurrir por un cambio endógeno en la alometría funcional de los árboles, o debido a una disminución en la eficiencia de un recurso limitante con el aumento del tamaño del árbol (Condés *et al.*, 2017). Esta situación solo se produce en Pp, y podría deberse a las grandes dimensiones de sus copas junto con la escasa capacidad de esta especie para ocupar el espacio libre a edades avanzadas (Barbeito *et al.*, 2008). Sin embargo, también podría deberse a la falta de datos de masas densas con diámetros elevados, ya que en esta especie con frecuencia se favorecen masas en bajas densidades, buscando árboles de copas amplias que conlleven un aumento de la producción de piñas (Calama *et al.*, 2005; Montero *et al.*, 2008). Además, es importante señalar que la pendiente de esta especie es la que presenta el mayor error estándar (Tabla 18). Por otro lado, las diferencias entre las pendientes obtenidas para las diferentes especies podrían estar relacionadas con el exponente en la relación alométrica que liga los diámetros de copa y diámetros normales. Condés y Sterba (2005) estudiaron para las especies de esta tesis (con la excepción de Pp) la relación entre el diámetro de copa máximo y el diámetro normal, obteniendo el mayor exponente para Pt. Esto podría implicar que esta especie, a edades avanzadas, tiene unos requisitos de espacio de crecimiento proporcionalmente mayores (menor tolerancia intraespecífica) que los otros pinos, lo que concuerda con nuestros resultados.

Las pendientes y máximas densidades de los rodales obtenidas con el *modelo básico* fueron similares a aquellas obtenidas en estudios previos (Tabla 26). Para Ps se observa una elevada variabilidad en los coeficientes en diferentes regiones (Tabla 26),

lo que sugiere la necesidad de considerar variables ambientales en el MSDR, como señala el análisis realizado en la sección 4.1.2 de este trabajo que incluye el efecto de la aridez. Sin embargo, la obtención de distintos valores entre estudios puede ser debido también al uso de diferentes metodologías, así como al tipo de datos utilizados (Hann, 2014). En este estudio se ha utilizado la regresión cuantílica, mientras que la metodología utilizada en otros estudios está basada en regresiones de mínimos cuadrados ordinarios (OLS) (Brunet-Navarro *et al.*, 2016), necesitando una preselección de los datos (Zhang *et al.*, 2005; Ducey y Knapp, 2010), lo que conlleva mayor complejidad y subjetividad. En cuanto al tipo de datos, aunque algunos de los estudios citados están basados también en Inventarios Forestales Nacionales (Charru *et al.*, 2012; Vospernik y Sterba, 2015; Brunet-Navarro *et al.*, 2016; Riofrío *et al.*, 2017), otros han sido desarrollados utilizando parcelas permanentes experimentales (Hynynen, 1993; del Río *et al.*, 2001; Palahí *et al.*, 2003; Pretzsch y Biber, 2005), lo que también puede influir en los resultados (Hann, 2014).

Tabla 26: Resumen de la comparación entre los exponentes y los índices máximos de densidad de Reineke ($SDI_{máx}$) obtenidos al utilizar las ecs. 6 y 7 con estudios previos para masas puras.

Especies	Exponente	$SDI_{máx}$	Área de estudio	Autores
Ps	-1,750	1297	Navarra, España	(Condés <i>et al.</i> , 2013)
	-1,634	1079	Europa	(Condés <i>et al.</i> , 2017)
	-1,647	579	Cataluña, España	(Brunet-Navarro <i>et al.</i> , 2016)
	-1,750	1444	España Central	(del Río <i>et al.</i> , 2001)
	-1,789	1144	España	(Riofrío <i>et al.</i> , 2016)
	-1,815	-	Noreste de España	(Palahí <i>et al.</i> , 2003)
	-1,844	840	Finlandia	(Hynynen, 1993)
	-1,750	1258	Austria	(Vospernik y Sterba, 2015)
	-1,87	-	Alpes italianos	(Vacchiano <i>et al.</i> , 2008)
	-1,615	893	Francia	(Charru <i>et al.</i> , 2012)
	-1,593	-	Alemania	(Pretzsch y Biber, 2005)
	-1,726	1154		Este estudio (Ec. 6)
Pp	-1,731 (0,017)	1151 (63)		Este estudio (Ec. 7)
	-1,857	1040	Sur de España	(Montero <i>et al.</i> , 1998)
	-2,122	702		Este estudio (Ec. 6)
Ph	-2,142 (0,025)	689 (57)		Este estudio (Ec. 7)
	-1,777	732	Cataluña, España	(Brunet-Navarro <i>et al.</i> , 2016)
	-1,881	637	Francia	(Charru <i>et al.</i> , 2012)
	-1,829	619		Este estudio (Ec. 6)
	-1,930 (0,063)	555 (111)		Este estudio (Ec. 7)
Pn	-1,787	600	Cataluña, España	(Brunet-Navarro <i>et al.</i> , 2016)
	-1,653	883	Francia	(Charru <i>et al.</i> , 2012)
	-1,794	960		Este estudio (Ec. 6)
	-1,876	913 (71)		Este estudio (Ec. 7)
Pt	-1,929	1104	España	(Riofrío <i>et al.</i> , 2016)
	-1,711	648	Francia	(Charru <i>et al.</i> , 2012)
	-1,983	1053		Este estudio (Ec. 6)
	-1,927 (0,087)	1034 (129)		Este estudio (Ec. 7)

Los valores del exponente y del $SDI_{máx}$ mostrados para “Este estudio (ec. 7)” se corresponden con el valor medio y, entre paréntesis, la desviación estándar. Las especies: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

5.1.2. Variación intraespecífica del MSDR dependiendo del índice de aridez

Tradicionalmente, las tablas de producción desarrolladas a partir de masas en espesura completa, mostraban diferencias en las densidades de la masa dependiendo de la calidad de estación (Madrigal *et al.*, 1999), sugiriendo la necesidad de relacionar

MSDR con variables ambientales de la estación, tal y como han demostrado autores como Brunet-Navarro *et al.* (2016) o Condés *et al.* (2017). Los resultados de la sección 4.1.2 de esta tesis muestran que la inclusión del índice de aridez de Martonne en el MSDR permite una mejora significativa del *modelo básico* para las cinco especies de pino. En todos los modelos, cuanto mayor es el valor del índice de aridez mayor es la densidad máxima de la masa (Fig. 10), señalando la importancia de la humedad en la dinámica de los pinares. En la Península Ibérica, hay un evidente gradiente de aridez desde el noroeste al sureste, presente desde el Mioceno medio (Carrión *et al.*, 2010), siendo considerada la humedad uno de los principales impulsores del patrón de la vegetación (Pigott y Pigott, 1993). Esta variación climática influye en el crecimiento y mortalidad de las especies de pino (Bravo-Oviedo *et al.*, 2008; Gómez-Aparicio *et al.*, 2011; Camarero *et al.*, 2013; Ruiz-Benito *et al.*, 2013; Condés y del Río, 2015), por lo que debe ser considerada cuando se analiza la densidad máxima de los rodales, tal y como muestran los resultados obtenidos.

La manera en la que el índice de aridez, M , influye en MSDR varía entre las especies estudiadas, afectado a la ordenada en el origen y/o a la pendiente. Ambos parámetros analizados conjuntamente proporcionan el valor de MSDR, pero es interesante analizar cómo varía cada uno de ellos con las distintas condiciones. Con respecto al efecto de M en la ordenada en el origen del MSDR, se obtienen mayores valores cuanto mayor es la humedad, es decir, el número de pies que la masa puede alcanzar con tamaños pequeños de árboles es mayor en condiciones de mayor humedad. Este comportamiento también lo encontraron Brunet-Navarro *et al.* (2016) para Ph y Pn en Cataluña. Por otro lado, si se analiza la influencia de M en la pendiente de MSDR, se

podría esperar que a mayor humedad la pendiente será más pronunciada (Zeide, 1987), es decir una mayor competencia intraespecífica en los lugares más húmedos. Según los resultados obtenidos, esto es lo que ocurre en el caso de Pt y Ph, pero no para Pp y Ps, que mostraron un suave decrecimiento en las pendientes con la humedad (Fig. 10), como obtuvieron Condés *et al.* (2017) para Ps a lo largo de Europa. Sin embargo, es importante destacar que para Pp y Ps, la mejora en el *modelo básico* de MSDR que se produce al incluir *M* es pequeña (Tabla 18). Los modelos para Ph y Pt incluyen *M* tanto en la ordenada en el origen como en la pendiente, lo que ocasiona diferencias importantes en las densidades máximas de la masa según la humedad, en estados de desarrollo tempranos (diámetros pequeños) (Fig 10). Esto sugiere que la capacidad de estas especies para utilizar los recursos hídricos en lugares húmedos es mayor a edades más tempranas. Esto podría estar relacionado con mayores tasas de crecimiento durante los estados de desarrollo más tempranos, aspecto característico de especies pioneras (Madrigal *et al.*, 1999; Montero *et al.*, 2000).

Analizando la mejora del *modelo básico* al introducir la variable *M*, se observa que Ph es la especie que responde con una mejora más importante cuando se introduce *M* en el modelo, y eso a pesar de que se distribuye en un rango de *M* de los más reducidos (Tabla 18), resultando en un SDImax que varía desde 277 a 770 pies por hectárea para los percentiles 1 y 99 de la distribución de *M*, respectivamente (Fig. 10). Esto pone de manifiesto la elevada plasticidad de esta especie (Climent *et al.*, 2002), con densidades de masa que se ajustan a las condiciones de la estación. Esta especie presenta una competitividad muy elevada bajo condiciones de aridez, debido a su elevada adaptación al estrés hídrico (Blanco *et al.*, 1997; Baquedano y Castillo, 2007).

Sin embargo, Ph puede crecer bien en lugares con mejores condiciones, aunque en este caso es menos competitiva que otras especies. La inclusión de *M* también produjo una mejora considerable del modelo para Pt, especie cuyo rango de distribución de *M* es el mayor de todas las especies estudiadas (Tabla 11). Los valores de $SDI_{máx}$ de esta especie varían de 761 a 1125 pies por hectárea para los valores de menor y mayor *M*, respectivamente (Fig. 10). Pt muestra una gran plasticidad ecológica creciendo bajo diferentes condiciones (Blanco *et al.*, 1997), lo que conduce a una elevada diferenciación geográfica en características fenotípicas (Alía *et al.*, 1997). Bravo-Oviedo *et al.* (2011), analizan la variabilidad ambiental y su relación con la calidad de estación en Pt, encontrando que la temperatura y el régimen de precipitación son las variables más relevantes, siendo coherente con los resultados de este estudio.

5.1.3. CECs en las mezclas de pinos.

A pesar del creciente número de estudios centrados en masas mixtas (Bravo-Oviedo *et al.*, 2014), determinar las densidades máximas para las especies que comprenden las diferentes mezclas todavía se considera un desafío (del Río *et al.*, 2016). Una de las maneras de comparar las densidades relativas para diferentes especies es utilizar los coeficientes de equivalencia (CEC) entre densidades máximas de especies (Pretzsch *et al.*, 2015a), que se pueden calcular partiendo de los valores máximos de número de pies por unidad de superficie para unas dimensiones determinadas (MSDR) desarrollados para masas puras. Los resultados de este estudio indican la necesidad de considerar las condiciones ambientales en los MSDR cuando se aplican para estimar los

CECs en las mezclas de pinos ibéricos, como ya se ha mostrado para otras mezclas (Condés *et al.*, 2017).

Los CECs ($SDI_{máx_sp1}/SDI_{máx_sp2}$, con la especie con mayor $SDI_{máx}$ como sp1) obtenidos para las diferentes mezclas de pino varían desde 1,10 para la mezcla Pt-Pn, hasta 1,70 para la mezcla Pt-Ph, cuando se estiman sin considerar la influencia del clima en las densidades máximas (Tabla 19). En general, estos coeficientes concuerdan con el diámetro de copa máximo de las especies para un diámetro normal determinado (Condés y Sterba, 2005). Ordenando las especies estudiadas por estos autores según el ancho de copa, para un dg de 25 cm, se obtiene $Ph > Ps > Pn > Pt$, coincidiendo que un mayor ancho de copa se corresponde con un menor número de pies en la masa, (excepto para las mezclas Ps-Pn y Ps-Pt). Sin embargo, al usar el MSDR dependiente de la aridez para el cálculo de los CEC en las parcelas de estudio, se observa que dichos coeficientes varían significativamente con M para algunas mezclas, como es el caso de Ps-Pt. No obstante, la relación diámetro de copa-diámetro normal de una especie se puede ver modificada cuando crece en mezcla con otras especies y, a su vez, las masas mixtas muestran con frecuencia una mejor ocupación del dosel de copas (Pretzsch, 2014), lo que podría explicar las discrepancias entre la relación de máximas densidades y la relación de tamaños de copa entre especies. En cualquier caso, la omisión de M en los modelos puede conducir a un sesgo cuando se utilizan los CECs en el cálculo de la proporción de especies o en la densidad de las masas con mezcla de especies (Sterba *et al.*, 2014).

Al comparar los valores medios de CECs, estos son más cercanos a uno (excepto para la mezcla Pt-Pn) cuando se considera M que cuando esta variable no se tiene en cuenta (Tabla 19). Esto sugiere que las mezclas se encuentran ubicadas en aquellos lugares donde las condiciones de humedad proporcionan valores máximos de densidad de la masa similares para las dos especies que componen la mezcla, probablemente asociado a una competencia similar entre las especies. Además, las mezclas de especies no se encuentran ubicadas exclusivamente en aquellos lugares donde los valores de M son comunes a ambas especies sino que se extienden fuera del rango de M en masas puras (Fig. 11), lo que hace más importante considerar variables climáticas en los cálculos de MSDR. La extensión de los rangos de distribución de M de las especies presentes en las masas mixtas, en comparación con las puras para las mismas especies, sugiere la posible presencia de facilitación entre especies, que debería ser considerado al estudiar la distribución de especies.

La capacidad de ocupación de las especies o los requisitos de espacio de crecimiento son de gran importancia para regular la proporción de mezcla, y por tanto, para diseñar los tratamientos selvícolas en rodales mixtos (Pretzsch y Zenner, 2017). El desarrollo de modelos de MSDR dependientes de la aridez permite regular la proporción de las especies en mezclas de pinos, considerando las distintas capacidades de ocupación de las especies según las condiciones ambientales y el desarrollo de la masa (Fig 11). Esto puede ser de gran relevancia para el diseño de repoblaciones con mezcla de especies, en especial en aquellas situaciones donde las diferencias entre el número máximo de pies jóvenes (dimensiones pequeñas) son más evidentes.

5.2. Estimación de la productividad

5.2.1. Modelos de eficiencia de crecimiento en volumen dependientes de la aridez

Los modelos de eficiencia de crecimiento en volumen (VGE) obtenidos para las cinco especies de pino estudiadas tienen una estructura similar, diferenciándose únicamente en los componentes que expresan los efectos de la mezcla de especies (Tabla 22). Las variables incluidas en los modelos de VGE han sido empleadas con éxito en estudios previos para analizar la productividad de la masa utilizando datos del IFN español (Condés *et al.*, 2013; Riofrío *et al.*, 2017 a y b; Condés *et al.*, 2018). Los efectos observados tanto de la altura dominante como del diámetro medio cuadrático, confirman que se trata de variables adecuadas para reflejar el efecto de la productividad de la estación y del estado de desarrollo en el crecimiento en volumen, como se ha encontrado previamente en otros estudios (Vanclay y Henry, 1988; Huang y Titus, 1993; Pretzsch *et al.*, 2013a;). Una de las especies que se ve menos afectada por estas dos variables es Pp, probablemente debido a que se trata de masas en las que se promueven las bajas densidades (Montero *et al.*, 2008). Sin embargo, Ph es la especie más afectada por las variaciones de H_o , para un dg determinado (Tabla 22), lo que pone de manifiesto que a pesar de su frugalidad (López-González, 2001), Ph se ve beneficiada por una mejora de las condiciones ambientales de la estación (Cámara, 1999, Martínez del Castillo *et al.*, 2018).

En los modelos de VGE desarrollados también se considera el efecto de las condiciones ambientales a través de la inclusión del índice de aridez de Martonne (M), para todas las especies y mezclas, ya que se trata de un índice que ha dado buenos

resultados en estudios previos (Bielak *et al.*, 2014; Pretzsch *et al.*, 2015a), y una variable sencilla de obtener que permite comparaciones directas entre las composiciones de especies. La magnitud del efecto de M no está completamente relacionada con el rango de valores de aridez en el que se distribuyen las distintas especies. Pt es la especie con mayor rango de distribución de M y también es la que está más afectada por esta variable. Ps tiene un rango de distribución de M similar al de Pt y, sin embargo, el efecto de M en esta especie es prácticamente el menor de todas las estudiadas. La mayor variación en la productividad a lo largo del índice de aridez para Pt concuerda con la gran variación geográfica en el crecimiento y productividad de esta especie (García-Abejón y Gómez-Loranca, 1989; Bravo-Oviedo *et al.*, 2007; Rodríguez-Soalleiro y Madrigal, 2008; Rodríguez *et al.*, 2008; Bravo-Oviedo *et al.*, 2011).

A pesar de utilizar dos variables relacionadas con las condiciones ambientales, una directa M y otra indirecta Ho , las correlaciones relativamente bajas entre ellas para todas las especies (Tabla Suplementaria 1) indican que ambas reflejan diferentes aspectos de las condiciones locales. Asumiendo que el diámetro medio cuadrático refleja el estado de desarrollo de la masa, cabe esperar que Ho refleje la calidad de la estación, condicionada también por otros factores distintos al clima (suelo, altitud, pendiente (Bueis, 2012, Bueis *et al.*, 2016)). Por ejemplo, la baja correlación entre M y Ho para Pp concuerda con el hecho de que uno de los factores fundamentales en el desarrollo de esta especie y su calidad de estación es la litología (Montero *et al.*, 2008; Bravo *et al.*, 2011), mientras que para Ph esta correlación es importante, indicando la mayor dependencia del desarrollo de esta especie del clima.

El efecto de la densidad en la productividad ha sido ampliamente discutido en la ciencia forestal (Pretzsch, 2009), con diferente patrón de respuesta dependiendo de la especie, edad y condiciones del lugar (Assmann, 1970). En los modelos obtenidos, todas las especies presentan un efecto positivo de la *RD* sobre la VGE, siendo las especies Pn y Ps las más afectadas, y Ph la menos afectada (Tabla 22). La magnitud de este efecto no está relacionada con sus respectivos valores de *RD*, ya que todas las especies presentan valores similares (Tabla 13) al estar calculado en base a la densidad máxima de cada especie, utilizando las líneas de máxima densidad dependiendo de las condiciones del lugar (*M*) obtenidas en el trabajo previo (sección 4.1). El efecto de *RD* sobre el VGE es más evidente en las zonas más húmedas donde cada especie se distribuye (Fig. 13), lo que concuerda con los resultados obtenidos para Ps (Condés *et al.*, 2017) y *Picea abies* (Pretzsch, 2009). Es decir, la pérdida de producción según se reduce la densidad es mayor en mejores condiciones ambientales (Mäkinen y Isomäki, 2004; Nilsson *et al.*, 2010).

5.2.2. Efectos de la mezcla

Los resultados muestran que, en general, cuando dos especies de pino forman una masa mixta, tienen efectos neutros o negativos uno en el otro (Fig. 14), lo que puede resultar en una producción similar, o incluso en una producción menor, en comparación con masas puras (Tabla 27). Numerosos estudios previos de productividad de la masa en diferentes mezclas forestales señalan efectos promedios positivos (Toïgo *et al.*, 2015; Pretzsch y Forrester, 2017, Jactel *et al.*, 2018), aunque bajo condiciones específicas de estación también se observan efectos negativos (Toïgo

et al., 2015). La mayor producción en masas mixtas está relacionada con la complementariedad de nichos entre especies y/o la facilitación, mientras que un efecto negativo indica una competencia interespecífica más fuerte que la intraespecífica (Pretzsch, 2013). Los resultados obtenidos indican que la competencia es la principal interacción entre especies en las mezclas de pino, lo que puede deberse a las similares características de las especies (Forrester y Bauhus, 2016). Sin embargo, para algunas mezclas y condiciones de aridez, se encontraron efectos positivos de unas especies sobre otras, indicando complementariedad de especies, como mostraron otros estudios de pinares mixtos mediterráneos (Riofrío *et al.*, 2017 a y b).

Tabla 27: Resumen de los efectos de las mezclas en la productividad de cada una de las especies (Sp1 y Sp2) y efectos resultantes para el total para valores bajos y elevados de aridez (M) dentro del rango de la mezcla.

Sp1-Sp2	Sp1		Sp2		Total	
	+ Árido	– Árido	+ Árido	– Árido	+ Árido	– Árido
Ps-Pn	-	--	0	0	-	--
Ps-Pt	0	0	+	-	+	-
Pp-Ph	-	--	0	0	-	--
Pp-Pt	-	--	0	0	-	--
Ph-Pn	0	0	-	--	-	--
Ph-Pt	+	-	-	--	+/-	--
Pt-Pn	0	0	+	++	+	++

0, Sin efecto mezcla; +, efecto positivo de la mezcla; -, efecto negativo de la mezcla; los signos dobles indican efectos mayores. Las celdas varían de gris oscuro a blanco indicando mayor incertidumbre, según los intervalos de confianza de la Fig. 15, para los efectos de las mezclas. Las especies son: Ps, *Pinus sylvestris*; Pp, *Pinus pinea*; Ph, *Pinus halepensis*; Pn, *Pinus nigra*; y Pt, *Pinus pinaster*.

Los efectos netos de la mezcla en la productividad de la masa están influenciados por las condiciones ambientales, con diferentes efectos dependiendo de la composición de las especies (Pretzsch y Forrester, 2017). Con la excepción de la mezcla Pt-Pn, los resultados muestran mayor efecto negativo en los lugares más húmedos (Fig. 14, Tabla 27). Este patrón coincide con la hipótesis del gradiente de estrés

(Bertness y Callaway, 1994), que predice que la facilitación ocurre en las condiciones más adversas, y que es menos pronunciada en las ubicaciones húmedas más favorables. Para otras mezclas de especies se encontraron patrones similares con la aridez en estudios realizados a nivel de árbol (Condés y del Río, 2015, Mina *et al.*, 2018), así como en algunos estudios a nivel de masa donde se utilizó la calidad de estación como indicador de las condiciones ambientales (Pretzsch *et al.*, 2013b; Huber *et al.*, 2014; Toïgo *et al.*, 2015). Sin embargo, Jactel *et al.* (2018), en un meta-análisis obtuvieron mayor efecto positivo con un aumento de humedad, similar a los resultados obtenidos para la mezcla Pt-Pn. Estos patrones opuestos resaltan la complejidad de las interacciones entre las especies, que dependen tanto de las especies en sí como de la disponibilidad de los recursos (Forrester, 2017). Cuando una masa no sufre déficit hídrico, el principal factor limitante puede ser la luz, por lo que se podría producir un efecto positivo como resultado de la complementariedad entre especies a nivel aéreo (Forrester, 2014). Esta podría ser la razón del efecto positivo encontrado en la mezcla Pn-Pt. Sin embargo, para las mezclas estudiadas se han identificado pocos casos de efectos positivos, lo que sugiere poca complementariedad a nivel aéreo entre especies. Esto podría ser debido a la similar tolerancia a la sombra y estructura de copas (Bravo-Oviedo y Montero, 2008). Por otra parte, diferencias en los patrones de crecimiento entre especies para un lugar determinado podría resultar en un dominio en altura de una especie sobre otra, explicando el efecto neutral para una especie (la dominante) y el negativo para la otra.

Bajo condiciones de menor humedad la competencia entre las especies de pino estudiadas se reduce, incluso mostrando un efecto positivo, lo que sugiere un cierto

grado de complementariedad y/o facilitación (Fig. 14). Para las mezclas Ph-Pt y Pt-Ps, el efecto de la mezcla cambia de positivo a negativo bajo condiciones de aridez y humedad, respectivamente. Esto refleja la complejidad de los efectos de la mezcla, incluso para la misma composición de especies (Huber *et al.*, 2014), y la importancia de considerar las condiciones ambientales cuando se analiza la productividad de la masa (Pretzsch y Forrester, 2017).

Considerando las distintas composiciones específicas, los resultados obtenidos difieren parcialmente de algunos estudios previos. Riofrío *et al.* (2017a) estudiaron las masas mixtas de Ps y Pt y encontraron que ambas especies se influyen mutuamente de manera positiva. En nuestro estudio, sin embargo, encontramos que solo Ps afecta al VGE del Pt, y que este efecto es positivo o negativo dependiendo de *M*. En un estudio a escala de árbol, Trasobares *et al.* (2004) encontraron un efecto mutuo en la mezcla Ps-Pn, pero mientras Ps tenía un efecto positivo en el crecimiento diametral de Pn, este último afectaba negativamente a Ps. En nuestro caso, a escala rodal, solo se ha encontrado significativo el efecto negativo de Pn sobre Ps. Cattaneo *et al.* (2018) estudiaron las interacciones entre Pp y Ph a nivel de árbol individual encontrando competencia interespecífica entre ambas especies. Los resultados obtenidos muestran para la misma mezcla que Ph afecta al VGE del Pp de manera positiva. Esta discrepancia en las interacciones entre especies puede ser debida a la escala del análisis, es decir, de masa o de árbol individual (Forrester *et al.*, 2015). Otra causa que podría explicar las diferencias observadas son las diferencias entre las áreas de estudio. Nuestro análisis fue llevado a cabo a nivel nacional, lo que implica una gran variación en las condiciones de estación, además del índice de aridez, que puede tener

a su vez un impacto en los efectos de la mezcla (Huber *et al.*, 2014). Además, otros factores metodológicos como el origen de los datos (Ruiz-Peinado *et al.*, 2018) o la definición de la proporción de especies (Huber *et al.*, 2014, Dirnberger y Sterba, 2014) podrían también influir en los resultados.

5.2.3. Incertidumbre de los efectos de la mezcla de especies

Cuando se utilizan inventarios forestales a gran escala para predecir la productividad, es importante evaluar la incertidumbre de los resultados (Fortin *et al.*, 2016; Condés y McRoberts, 2017; Condés *et al.*, 2018), aunque puede ser muy sensible a los datos utilizados (Porté y Bartelink, 2002). En esta tesis se ha evaluado la incertidumbre de los efectos de la mezcla en la productividad con una técnica similar a la descrita por Condés *et al.* (2018). Las parcelas del IFN normalmente no presentan elevadas densidades y, como consecuencia, los intervalos de confianza más anchos se corresponden con las densidades más altas, para todas las mezclas (Fig. 15), es decir, con las parcelas menos representadas. Aunque para algunas mezclas los intervalos de confianza no permiten confirmar interacciones de especies significativas, los análisis de incertidumbre indican que en otras mezclas, y para determinados valores de aridez, es importante considerar los efectos interespecíficos cuando se analiza el VGE.

5.3. Estimación stocks de carbono

El uso de funciones de estimación de biomasa y BEFs a escala de masa son una alternativa interesante para predecir la biomasa y el carbono acumulado en los sistemas forestales, ya que solo requieren conocer el volumen del rodal V . Sin embargo, el uso de los BEFs tradicionales, obtenidos generalmente para masas bajo unas condiciones específicas, pueden producir estimaciones de biomasa sesgadas si se aplican en condiciones diferentes (Di Cosmo *et al.*, 2016). Estos sesgos pueden tener repercusiones importantes en el carbono total estimado cuando se realizan estimaciones a gran escala, como es el caso de predicciones a escala nacional (Zhou *et al.*, 2016). En este estudio se han desarrollado modelos de biomasa que, además del volumen de masa, incluyen otras variables fácilmente predecibles con el fin de mejorar la precisión y el sesgo de las estimaciones. Los modelos ajustados permiten obtener estimaciones futuras del carbono fijado en los pinares de las cinco especies estudiadas, y a lo largo de toda la superficie española de la Península Ibérica, a partir de datos del IFN.

La fuerte relación entre la biomasa de un rodal y su volumen (Fang *et al.*, 1998), implica que el *modelo básico* puede ser una buena primera aproximación a la estimación de la biomasa. Así lo confirman los resultados obtenidos para el *modelo básico*, que ofrecen unos buenos estadísticos de ajuste. Esto sugiere que el volumen de la masa debe absorber en cierto grado los efectos de otras variables, como la edad o la densidad de la masa, así como de las condiciones ambientales (Fang *et al.*, 2001; Guo *et al.*, 2010; Tang *et al.*, 2016). Por ello, en el desarrollo de los distintos modelos

se mantuvo la estructura del *modelo básico*, expandiendo sus parámetros de manera que si los parámetros específicos correspondientes a los efectos de M , vm y f no eran significativos, se volvía de nuevo al *modelo básico*. Sin embargo, para todas las especies los modelos mejoran con la inclusión de las otras variables (Tabla 24 y 25), reflejando que rodales con el mismo volumen pueden tener diferentes estructuras y resultar en diferentes biomásas. Esto se observa en la mejora alcanzada con el *modelo total*, tanto en la bondad de ajuste del modelo como en los errores (Tabla 24 y 25), indicando estimaciones menos sesgadas y más precisas cuando se incluyen las características de la masa y de las condiciones de aridez (M).

La relación positiva encontrada entre el índice de aridez M y la biomasa seca W para un volumen de masa dado, corrobora los resultados presentados en la sección 4.2, donde se muestran producciones más elevadas para las condiciones menos áridas. Dicha relación positiva entre M y W sugiere un mayor desarrollo de las copas o mayor biomasa de las copas, para un mismo volumen, en condiciones menos áridas. Sin embargo, es importante destacar que las ecuaciones de biomasa de árbol individual utilizadas no consideran este tipo de variación del reparto de biomasa dentro del árbol con las condiciones de la estación (Ruiz-Peinado *et al.*, 2011), por lo que el efecto de M observado debe estar asociado a cambios en la estructura de la masa. Por ejemplo, la variación de vm según las condiciones de aridez, es decir, que el V esté repartido en más árboles de menor tamaño o en menos árboles más grandes según la aridez del lugar, ya que la proporción de biomasa de copa con respecto a la biomasa total varía con el tamaño del árbol (Wirth *et al.*, 2004; Menéndez-Míguez *et al.*, 2020). Esto conllevaría una interacción del efecto de M con el efecto de vm en los modelos, como

se refleja en el caso de Pn que varía de negativo en el *modelo básico con M* a positivo para el *modelo vm* y *total*. No obstante, en general, *M* no es la variable más importante para explicar la variación de *W*.

La variable *vm*, indicadora del estado de desarrollo del árbol medio, influye de manera diferente para Ph y Pt, que para el resto de las especies (Fig. 16c), aunque es significativo en todos los casos. El patrón observado para Ps, Pp y Pn indica que la relación entre *W* y *V* o el BEF decrece con la edad, como se ha observado en otros estudios (Lehtonen *et al.*, 2004; Teobaldelli *et al.*, 2009). Este comportamiento puede estar causado por diferencias en la relación entre los componentes de los árboles. Por ejemplo, Schepaschenko *et al.* (2018) observaron un importante efecto negativo de la edad en los factores de biomasa de las ramas y foliar. Igualmente, Menéndez-Míguez *et al.* (2020) analizaron los patrones con la edad de la proporción de biomasa de copa con respecto a la biomasa aérea total del árbol para las principales especies forestales españolas, encontrando que para Ps y Pp este patrón era decreciente, mientras que para Pn y Pt fue constante (el estudio no incluye Ph). Estos repartos de biomasa dentro del árbol validarían los patrones encontrados en los modelos de Ps, Pp y Pt, pero no para Pn. No obstante, la especie que presenta un comportamiento del BEF con la variación de *vm* totalmente diferente a otras especies o estudios es Ph. Analizando los valores modulares de las distintas fracciones de biomasa para esta especie presentados en Montero *et al.* (2005), se observa que la proporción de biomasa de copa en esta especie aumenta ligeramente con el tamaño del árbol, lo que podría explicar el patrón contrario observado en esta especie. Sin embargo, esta diferencia también podría deberse a las ecuaciones utilizadas para el cálculo de la biomasa Ruiz-

Peinado *et al.* (2011), ya que el diámetro normal máximo de la muestra de biomasa utilizada en ese estudio es 44 cm, mientras los datos del conjunto de la Península Ibérica alcanzan valores de 97 cm.

Los resultados indican una mejora de los modelos con la inclusión del coeficiente mórfico de la masa, aunque la magnitud del efecto causado por esta variable, así como la mejora de los modelos, es más importante para Pp y Ph que para el resto de las especies (Fig. 16d, Tabla 24). Para la estimación del volumen de masa se utiliza el diámetro normal, la altura total del árbol y su forma de cubicación, según especie y provincia (Villanueva, 2005). Sin embargo, para estimar la biomasa del rodal se aplican ecuaciones para los distintos componentes del árbol que solo dependen de la especie el diámetro normal y la altura total del árbol, sin considerar la forma del fuste (Ruiz-Peinado *et al.*, 2011). Esta diferencia explica la conveniencia de considerar el coeficiente mórfico de la masa para evitar sesgos en las estimaciones (Fig. 18), pero también pone de manifiesto la necesidad de estudiar la dependencia de las ecuaciones de biomasa de los distintos componentes del árbol con su forma de cubicación. A su vez, esta forma depende de factores genéticos, las condiciones ambientales y la estructura de la masa (Cameron y Watson, 1999; Bruchert y Gardiner, 2006; Lines *et al.*, 2012).

Los modelos obtenidos resaltan la importancia de considerar las condiciones ambientales y la estructura de la masa (tamaño y forma de los árboles) al expandir el volumen del rodal a biomasa. Si se utilizaran valores constantes del BEF para todo tipo de condiciones se podría subestimar la biomasa en masas más jóvenes y menos

productivas, mientras que para masas más maduras y/o productivas se sobreestimaría (Fang *et al.*, 1998; Goodale *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2014). Por otra parte, también ponen en evidencia la necesidad de profundizar en el conocimiento de la influencia de estos factores en las ecuaciones de biomasa de árbol individual. En este sentido, Forrester *et al.* (2017) encontraron que la variación intraespecífica de la biomasa del árbol depende de las condiciones climáticas, la edad y características de la masa como el área basimétrica o la densidad. Las componentes que más dependían de estas variables fueron la biomasa foliar y las ramas, lo que sugiere que sería conveniente disponer de ecuaciones más precisas para estos componentes del árbol, que, por ende, modificarían las estimaciones de la biomasa del rodal.

No obstante, más allá de las limitaciones de los datos de partida (estimaciones de la biomasa del rodal), y por consiguiente de los modelos desarrollados, estos modelos suponen una herramienta de gran utilidad para la cuantificación del carbono fijado en los sistemas forestales, así como para hacer predicciones futuras (Fig. 18).

5.4. Consideraciones metodológicas

En este apartado se van a discutir algunos aspectos comunes a los tres estudios que componen esta tesis, detallando tanto algunas consideraciones metodológicas como la interacción de los tres estudios para su aplicación conjunta.

5.4.1. Datos del IFN

Los tres estudios que componen esta tesis se han desarrollado partiendo de los datos del IFN, sin embargo, la idoneidad del uso de dichos datos para el desarrollo de modelos ha sido cuestionado por algunos autores (Álvarez-González *et al.*, 2014; McCullagh *et al.*, 2017). La escasa información acerca de la masa, como su edad (Condés *et al.*, 2018) o historia (Pretzsch *et al.*, 2019), así como de las características de la estación, son limitaciones propias del IFN, aunque la principal crítica es la falta de un control estricto de las condiciones (Pretzsch *et al.*, 2017). Esta falta de control de las condiciones puede resultar, en el caso de comparar masas puras con mezclas, en que el efecto de la mezcla se confunda con otros factores fuera del alcance de los datos del IFN (Vilà *et al.*, 2013; Condés *et al.*, 2018).

Una característica de los datos procedentes del IFN es que su diseño en parcelas concéntricas obliga a multiplicar las variables de masa por los coeficientes adecuados para obtener así los valores por hectárea. A pesar de que estas estimaciones son en general insesgadas (Bravo *et al.*, 2002), la variación de los factores de expansión para distintos tamaños de árbol cobra especial importancia al realizar comparaciones entre ciclos. Así ocurre en el cálculo del crecimiento en volumen a partir de datos procedentes de ciclos consecutivos del IFN, donde en algunos casos puntuales se

obtuvieron parcelas con crecimientos negativos debido a cambios en los coeficientes de expansión.

Otra limitación de los datos procedentes del IFN que tiene repercusión en este estudio es que no diferencian entre las subespecies de pino. Así, sin entrar en discusiones taxonómicas sobre las distintas clasificaciones, generalmente se diferencian subespecies para Pn y Pt. Para Pn en la Península Ibérica se distinguen la subespecie autóctona *salzmanii* y la subespecie *nigra*, mientras que para Pt se diferencian dos subespecies, *atlantica* y *mesogeensis*. Las distintas características genéticas de cada subespecie podrían conducir a diferente comportamiento (Serrada *et al.*, 2008; Climent *et al.*, 2013), que no se puede diferenciar al estudiarlas conjuntamente. El hecho de no considerar las subespecies se podría estar poniendo de manifiesto en el estudio de la estimación del carbono, donde el *modelo básico* que relaciona la biomasa con el volumen se mejora en todas las especies con la inclusión de *vm*, excepto en Pt, especie para la que el modelo no mejora salvo que se incluyan simultáneamente la forma *f* y el tamaño *vm*. Esto podría sugerir que la relación entre el volumen y la forma del árbol difiere según la subespecie considerada. No obstante, hay que considerar que para esta especie las distintas procedencias también presentan un patrón de crecimiento diferencial (Bravo-Oviedo *et al.*, 2004).

Sin embargo, a pesar de las limitaciones mencionadas, la principal ventaja de utilizar los datos del IFN es que todas las especies y mezclas se encuentran bien representadas, con datos sistemáticamente distribuidos a lo largo tanto de gradientes de condiciones climáticas, como de condiciones de la masa (Barbati *et al.*, 2014; Toïgo *et al.*, 2015; Pretzsch *et al.*, 2015b). Se cuenta, por tanto, con gran cantidad de datos

distribuidos por diferentes condiciones, para una misma especie. Esta distribución de los datos es fundamental para comprender los efectos del clima o los efectos de la mezcla de especies a grandes escalas (Huber *et al.*, 2014).

5.4.2. Indicador de la aridez

A lo largo de toda esta tesis se ha utilizado como indicador de la aridez el índice de aridez de Martonne (M), ya que se trata de un índice de cálculo sencillo y cuyas variables son fáciles de obtener a lo largo de toda la Península Ibérica. Sin embargo, dado que son numerosos los estudios que utilizan diferentes variables climáticas (Correia *et al.*, 2008; Vilà-Cabrera *et al.*, 2011; Hlásny *et al.*, 2017), se realizaron unos análisis previos incluyendo otras variables climáticas en lugar de M para el primer estudio de estimación de la densidad máxima. En este análisis se seleccionaron variables también sencillas de obtener, como la precipitación anual (P), la temperatura media anual (T) o el índice de Emberger (E) (1932), calculado como $E = 100 \cdot P / ((T_{m\acute{a}x} + T_{m\grave{i}n}) \cdot (T_{m\acute{a}x} - T_{m\grave{i}n}))$, donde $T_{m\acute{a}x}$ es la temperatura media del mes más cálido, y $T_{m\grave{i}n}$ la temperatura media del mes más frío. Estos análisis previos muestran que, de forma general, M es la variable que produce una mejora más importante en el *modelo MSDR* para todas las especies (Tabla Suplementaria 2). Sin embargo, es posible que con el uso de diferentes variables climáticas para cada especie se consiguieran mejores resultados (Gómez-Aparicio, 2011). Este es el caso de Ps , ya que el índice de Emberger produce una mejora más importante que M . No obstante, y ya que uno de los objetivos es comparar los efectos de la aridez a nivel interespecífico, se prefirió utilizar M para todas las especies estudiadas. Una vez seleccionada esta variable para el primer estudio, es decir, para el cálculo de la densidad máxima el resto de los

estudios, en los que interviene la densidad relativa calculada a partir de ella, se realizaron incluyendo M como variable indicadora de la aridez. Este índice ha sido utilizado en otros estudios obteniéndose buenos resultados (Bielak *et al.*, 2014; Pretzsch *et al.*, 2015a; Condés *et al.*, 2017; Dirnberger *et al.*, 2017; Condés *et al.*, 2018).

5.4.3. Aplicación y perspectivas de futuro

Los tres estudios presentados en esta tesis están estrechamente relacionados, ya que el uso de la densidad máxima dependiente de la ubicación específica de la especie es fundamental cuando se utilizan datos que cubren un gran gradiente de condiciones ambientales (Condés *et al.*, 2017), como es el caso de la Península Ibérica. La variación de la densidad con las condiciones del lugar modifica los coeficientes de equivalencia de densidad y las proporciones de las especies, lo que modifica a su vez la evaluación de la productividad (Sterba *et al.*, 2014), directamente relacionada con el peso tanto de la biomasa como del carbono.

Mediante los modelos obtenidos, se pueden proporcionar respuestas a algunos requerimientos internacionales con mayor precisión para las cinco especies de pino estudiadas, como los stocks de madera (V), la productividad o crecimiento (IV) y los stocks de carbono (C). La aplicación conjunta de los modelos desarrollados a lo largo de esta tesis se esquematiza en la Fig. 19. A la hora de aplicar los modelos elaborados para la estimación futura, se contará con los datos recogidos en el último ciclo del IFN en el año “ f ”, IFN_f . Mediante los modelos desarrollados en el primer estudio se obtiene la densidad máxima dependiente de la ubicación específica de la especie ($N_{máx}$), así como la densidad relativa (RD) y la proporción de cada especie (p_{sp}). Utilizando las variables observadas en el IFN_f , así como los años transcurridos (ΔT) entre el año del

último IFN ("f") y el año del requerimiento (t_{Req}) y, utilizando los modelos de estimación de la productividad, es posible estimar el volumen en el año requerido ($\hat{V}_{t_{Req}}$) como suma del volumen observado en el año f (V_f) y el crecimiento durante los ΔT años ($\widehat{IV}$), asumiendo que no hay cortas. Una vez estimado el volumen en el año del requerimiento, y suponiendo que ΔT no comprende muchos años, y por tanto, que las condiciones de las masas son similares al momento "f", es posible suponer que tanto el número de pies por hectárea, como el coeficiente mórfico de la masa, se mantienen constantes ($\hat{N}_{t_{Req}} = N_f$ y $\hat{f}_{t_{Req}} = f_f$), y por tanto, es posible estimar el volumen del árbol medio ($\widehat{vm}_t$). Gracias a estos supuestos, con los modelos desarrollados en el último trabajo, se obtiene el peso estimado de la biomasa en el año del requerimiento ($\widehat{W}_{t_{Req}}$), que multiplicándolo por los coeficientes correspondientes de Ibáñez *et al.* (2001), se obtienen los pesos estimados de carbono para cada especie ($\hat{C}_{t_{Req}}$).

Es importante destacar que este ejemplo de aplicación se ha supuesto la situación más desfavorable, es decir, que los únicos datos disponibles son los del último ciclo del IFN. Sin embargo, la teledetección podría permitir estimar el volumen en el momento requerido, ya que se trata de una herramienta que permite realizar estimaciones de una gran parte de las características de las masas forestales de forma más eficiente. Este es el caso de la tecnología LiDAR (Light Detection And Ranging), que permite obtener información del monte de forma tridimensional permitiendo así estimaciones del volumen forestal (Nilsson 1996; McRoberts *et al.* 2013). Para superficies amplias, o cuando no se dispone de vuelos LiDAR para una zona o año determinado, la combinación de información procedente de los IFNs con información satélite, como

Landsat, ofrece buenos resultados (Fazakas *et al.*, 1999; Cohen y Goward 2004; Hall *et al.*, 2006; Condés y McRoberts 2017).

Estos modelos permiten actualizar crecimiento en volumen, peso de biomasa y de carbono, aunque para conseguir actualizaciones más precisas se deberían considerar las muertes naturales y las cortas utilizando análisis de escenarios o estimaciones de cortas pasadas (Tomter *et al.*, 2016). Ya que los datos son recogidos en años diferentes a lo largo de la Península Ibérica, el uso de estos modelos nos permite extrapolar los resultados a un año específico a nivel nacional. Sin embargo, la principal limitación de los modelos desarrollados es que solo son válidos para periodos cortos de tiempo, cuando tanto las condiciones climáticas como la gestión no varían (Peng, 2000; Condés y McRoberts, 2017). Por tanto, los modelos son apropiados siempre que no ocurran eventos extraordinarios, como condiciones meteorológicas anormales, lo que significaría incertidumbres adicionales vinculadas a las condiciones climáticas bajo el cambio climático (Stott *et al.*, 2016).

Figura 19: Esquema de la aplicación de los tres estudios desarrollados en esta tesis. IFN_f es el último ciclo disponible del Inventario Forestal Nacional, del que se obtienen los datos de partida para la predicción de valores. t_{Req} es el año del requerimiento. Mediante los modelos MSDR se conoce la densidad relativa de las especies (RD_{sp}) y su proporción (p_{sp}), según el índice de aridez de Martonne (M). Los modelos de productividad utilizan las siguientes variables: dg_{sp} , diámetro medio cuadrático de la especie; Ho , altura dominante; RD , densidad relativa de la masa; RD_{sp} , densidad relativa de la especie; p_{sp} , la proporción de la especie; y M . A partir de estos modelos de productividad, del volumen en el IFN_f (V_f) y el tiempo transcurrido (ΔT) entre el IFN_f y el momento del requerimiento t_{Req} , se obtiene la estimación del volumen en el momento del requerimiento ($\widehat{V}_{tReq}$). Para los modelos de biomasa se hace la suposición de que el número pies en el IFN_f y en el momento del requerimiento no varían ($N_f = \widehat{N}_{tReq}$), así como los coeficientes mórficos de la masa ($f_f = \widehat{f}_{tReq}$), obteniendo el peso seco estimado de la biomasa ($\widehat{W}$) y, mediante el contenido en carbono en el peso seco de la biomasa (Cc), el peso estimado del carbono ($\widehat{C}$).

6. CONCLUSIONES

6. CONCLUSIONES

- I. Los modelos de densidad máxima muestran una elevada variación intra e interespecífica para las diferentes especies estudiadas.
- II. La línea de máxima densidad de la masa depende de la aridez, siendo esta influencia específica de cada especie. De manera general, se observa una mayor densidad máxima bajo condiciones de menor aridez.
- III. Las implicaciones de los modelos de máxima densidad sobre las masas mixtas son muy relevantes, ya que los coeficientes de equivalencia de densidad están claramente influidos por la inclusión de la aridez.
- IV. Los modelos de máxima densidad dependientes del clima proporcionan una herramienta precisa para calcular y comparar las densidades máximas en masas puras y mixtas, por lo que suponen una herramienta de apoyo para las decisiones de los gestores, e incluso para predecir posibles consecuencias del cambio climático, evitando la necesidad de diferentes modelos regionales.
- V. La productividad de todas las especies estudiadas, tanto en masas mixtas como en puras, está modulada por la aridez, aunque con diferente intensidad. Cuanto menor es la aridez a la que se encuentra sometida una masa, mayor es su productividad.
- VI. Los efectos de la competencia interespecífica sobre la productividad difieren entre las distintas mezclas. En general, aunque no de manera exclusiva, se observa una productividad menor de las especies cuando forman masas mixtas.
- VII. Los efectos de la competencia interespecífica, cuando se producen, siempre se encuentran modulados por la aridez.

- VIII. Los modelos de productividad desarrollados permiten calcular el crecimiento de las especies estudiadas y actualizar los volúmenes de masas puras y mixtas (compuestas por dos especies) de pinares para obtener un valor nacional para un año específico.
- IX. La relación en un rodal entre el peso seco de su biomasa y su volumen se encuentra modulada tanto por el tamaño como por la forma de sus árboles.
- X. La relación entre el peso seco de la biomasa de un rodal y su volumen está modulada por las condiciones de aridez solo en algunas de las especies estudiadas. En estos casos se observa que a menor aridez, mayor peso de la biomasa, y por tanto, de carbono para un mismo volumen del rodal.
- XI. Los modelos de estimación de peso de la biomasa desarrollados suponen una herramienta de gran utilidad para la cuantificación de biomasa y carbono fijado en los sistemas forestales y para predicciones sobre años específicos.
- XII. La aplicación conjunta de los modelos desarrollados en esta tesis permite estimar las existencias, crecimiento en volumen y stocks de carbono para las masas de pinar para toda la Península Ibérica, para un año determinado, por lo que se podrá proporcionar respuestas más precisas a algunos de los requerimientos internacionales.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. In, Selected Papers of Hirotugu Akaike. Springer, pp. 215-222.
- Alberdi, I., Condés, S., Millán, J., Saura, S., Sánchez, G., Pérez, F., Villanueva, J., Vallejo, R., 2010. National forest inventories report, Spain (Chapter 34). National forest inventories. Pathways for common reporting. Springer, Berlin, 527-540.
- Alejano, R., González, J., Serrada, R., 2008. Selvicultura de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco. Compendio de selvicultura aplicada en España. INIA-FUCOVASA, Madrid. pp. 313-355.
- Alía, R., Moro, J., Denis, J.B., 1997. Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. Canadian Journal of Forest Research 27, 1548-1559.
- Álvarez-Álvarez, P., Khouri, E.A., Cámara-Obregón, A., Castedo-Dorado, F., Barrio-Anta, M., 2011. Effects of foliar nutrients and environmental factors on site productivity in *Pinus pinaster* Ait. stands in Asturias (NW Spain). Annals of Forest Science 68, 497-509.
- Álvarez-González, J., Cañellas, I., Alberdi, I., Gadow, K., Ruiz-González, A., 2014. National Forest Inventory and forest observational studies in Spain: Applications to forest modeling. Forest Ecology and Management 316, 54-64.
- Ammer, C., 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist 221, 50-66.
- Assmann, E., 1970. Principles of forest yield study.

Balboa-Murias, M.A., Rodríguez-Soalleiro, R., Merino, A., Álvarez-González, J.G., 2006.

Temporal variations and distribution of carbon stocks in aboveground biomass of radiata pine and maritime pine pure stands under different silvicultural alternatives. *Forest Ecology and Management* 237, 29-38.

Baquetano, F., Castillo, F., 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species

Quercus coccifera, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, and *Juniperus phoenicea*. *Photosynthetica* 45, 229-238.

Barbati, A., Marchetti, M., Chirici, G., Corona, P., 2014. European forest types and

forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. *Forest Ecology and Management* 321, 145-157.

Barbeito, I., Pardos, M., Calama, R., Canellas, I., 2008. Effect of stand structure on

Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81, 617-629.

Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., Spurr, S.H., 1997. *Forest ecology*. John Wiley and Sons.

Barreiro, S., Schelhaas, M.-J., McRoberts, R.E., Kändler, G., 2017. *Forest Inventory-based Projection Systems for Wood and Biomass Availability*. Springer.

Beauchamp, J.J., Olson, J.S., 1973. Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. *Ecology* 54, 1403-1407.

Begon, M., Townsend, C., Harper, J., 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. In, Malden, MA: Blackwell Pub. Blackwell Publishing, pp. 234-237.

Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution* 9, 191-193.

- Bielak, K., Dudzińska, M., Pretzsch, H., 2014. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. *Forest Systems* 23, 573-589.
- Blanco, E., Casado, M.A., Costa, M., Escribano, R., García Antón, M., M., G., Gómez, A., Gómez, F., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P., Sainz, H., 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica, Barcelona.
- Bravo, F., del Río, M., Del Peso, C., 2002. El inventario forestal nacional: elemento clave para la gestión forestal sostenible.
- Bravo, F., Álvarez González, J.G., Río, M.d., Barrio, M., Bonet Lledos, J.A., Bravo Oviedo, A., Calama, R., Castedo Dorado, F., Crecente Campo, F., Condes, S., 2011. Growth and yield models in Spain: historical overview, contemporary examples and perspectives. *Forest Systems*, 2011, vol. 20, núm. 2, p. 315-328.
- Bravo-Oviedo, A., Del Río, M., Montero, G., 2004. Site index curves and growth model for Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Spain. *Forest Ecology and Management* 201, 187-197.
- Bravo-Oviedo, A., del Río, M., Montero, G., 2007. Geographic variation and parameter assessment in generalized algebraic difference site index modelling. *Forest ecology and management* 247, 107-119.
- Bravo-Oviedo, A., Montero, G., 2008. Descripción de los caracteres culturales de las principales especies forestales de España. Serrada, R., Montero, G., Reque, JA. (Eds.).

- Bravo-Oviedo, A., Tome, M., Bravo, F., Montero, G., del Rio, M., 2008. Dominant height growth equations including site attributes in the generalized algebraic difference approach. *Canadian journal of forest research* 38, 2348-2358.
- Bravo-Oviedo, A., 2009. Variabilidad del crecimiento en altura dominante de *Pinus pinaster* Ait. en el interior peninsular. (Tesis Doctoral).
- Bravo-Oviedo, A., Roig, S., Bravo, F., Montero, G., del Río, M., 2011. Environmental variability and its relationship to site index in Mediterranean maritime pine. *Forest Systems* 20, 50-64.
- Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., Ammer, C., Andenmatten, E., Barbati, A., Barreiro, S., Brang, P., Bravo, F., Coll, L., Corona, P., 2014. European mixed forests: definition and research perspectives.
- Briggs, J.M., Knapp, A.K., 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie: climate, soil moisture, topographic position, and fire as determinants of aboveground biomass. *American Journal of Botany* 82, 1024-1030.
- Brüchert, F., Gardiner, B., 2006. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). *American journal of botany* 93, 1512-1521.
- Brunet-Navarro, P., Sterck, F.J., Vayreda, J., Martinez-Vilalta, J., Mohren, G.M., 2016. Self-thinning in four pine species: an evaluation of potential climate impacts. *Annals of Forest Science* 73, 1025-1034.

- Bueis Mellado, T.d.l., 2012. Influencia de los parámetros edáficos, topográficos y climáticos sobre el índice de sitio de *Pinus sylvestris* L. en las masas de León y Palencia.
- Bueis, T., Bravo, F., Pando, V., Turrión, M.-B., 2016. Relationship between environmental parameters and *Pinus sylvestris* L. site index in forest plantations in northern Spain acidic plateau. *iForest-Biogeosciences and Forestry* 9, 394.
- Burkhart, H.E., 2013. Comparison of maximum size–density relationships based on alternate stand attributes for predicting tree numbers and stand growth. *Forest ecology and management* 289, 404-408.
- Calama, R., Finat, L., Gordo, F.J., Bachiller, A., Ruiz-Peinado, R., Montero, G., 2005. Estudio comparativo de la producción de madera y piña en masas regulares e irregulares de *Pinus pinea* en la provincia de Valladolid. In, IV Congreso Forestal Español, Mesa.
- Callaway, R.M., 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer.
- Cámara Obregón, A., 1999. Temperamento, Aptitud y Aplicaciones del Pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) en España. Análisis mediante un SIG. In. Tesis doctoral. ETSI Montes (UPM). Madrid.
- Cameron, A., Watson, B., 1999. Effect of nursing mixtures on stem form, crown size, branching habit and wood properties of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Forest ecology and management* 122, 113-124.

- Canadell, J., Riba, M., Andres, P., 1988. Biomass equations for *Quercus ilex* L. in the Montseny Massif, northeastern Spain. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 61, 137-147.
- Carrión, J.S., Fernández, S., Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S., Gil-Romera, G., González-Sampériz, P., Finlayson, C., 2010. The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of arid environments* 74, 731-736.
- Castagneri, D., Nola, P., Motta, R., Carrer, M., 2014. Summer climate variability over the last 250 years differently affected tree species radial growth in a mesic *Fagus–Abies–Picea* old-growth forest. *Forest Ecology and Management* 320, 21-29.
- Castedo-Dorado, F., Gómez-García, E., Diéguez-Aranda, U., Barrio-Anta, M., Crecente-Campo, F., 2012. Aboveground stand-level biomass estimation: a comparison of two methods for major forest species in northwest Spain. *Annals of Forest Science* 69, 735-746.
- Cattaneo, N., Bravo-Oviedo, A., Bravo, F., 2018. Analysis of tree interactions in a mixed Mediterranean pine stand using competition indices. *European Journal of Forest Research* 137, 109-120.
- Chamagne, J., Tanadini, M., Frank, D., Matula, R., Paine, C.T., Philipson, C.D., Svátek, M., Turnbull, L.A., Volařík, D., Hector, A., 2017. Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *Journal of Applied Ecology* 54, 71-79.

- Chang, Y., Zhu, Z., Bu, R., Li, Y., Hu, Y., 2015. Environmental controls on the characteristics of mean number of forest fires and mean forest area burned (1987–2007) in China. *Forest Ecology and Management* 356, 13-21.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Rivoire, M., Bontemps, J.-D., 2012. Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. *Annals of forest science* 69, 195-205.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, R., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W., Laprise, R., 2007. Regional climate projections. In, *Climate Change, 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, University Press, Cambridge, Chapter 11, pp. 847-940.
- Climent, J., Gil, L., Pérez, E., Pardos, J., 2002. Efecto de la procedencia en la supervivencia de plántulas de *Pinus canariensis* Sm. en medio árido. *Forest Systems* 11, 171-180.
- Climent, J., Chambel, M.R., Santos del Blanco, L., Martínez Valcuende, L., Alía, R., 2013. Esclareciendo la variación adaptativa entre subespecies y procedencias de *Pinus nigra* Arnold. In, *Congresos-CARGA FINAL*.
- Clutter, J.L., Fortson, J.C., Pienaar, L.V., Brister, G.H., Bailey, R.L., 1983. *Timber management: A quantitative approach*. John Wiley & Sons, Inc.
- Cohen, W.B., Goward, S.N., 2004. Landsat's role in ecological applications of remote sensing. *Bioscience* 54, 535-545.

- Condés, S., Sterba, H., 2005. Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. *Forest ecology and management* 217, 203-218.
- Condés, S., García-Robredo, F., 2012. An empirical mixed model to quantify climate influence on the growth of *Pinus halepensis* Mill. stands in South-Eastern Spain. *Forest ecology and management* 284, 59-68.
- Condés, S., del Río, M., Sterba, H., 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management* 292, 86-95.
- Condés, S., del Río, M., 2015. Climate modifies tree interactions in terms of basal area growth and mortality in monospecific and mixed *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests. *European Journal of Forest Research* 134, 1095-1108.
- Condés, S., McRoberts, R.E., 2017. Updating national forest inventory estimates of growing stock volume using hybrid inference. *Forest ecology and management* 400, 48-57.
- Condés, S., Vallet, P., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Ducey, M.J., Pach, M., Pretzsch, H., Sterba, H., Vayreda, J., 2017. Climate influences on the maximum size-density relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Forest Ecology and Management*.
- Condés, S., Sterba, H., Aguirre, A., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Pach, M., Pretzsch, H., Vallet, P., del Río, M., 2018. Estimation and Uncertainty of the Mixing Effects on Scots Pine—European Beech Productivity from National Forest Inventories Data. *Forests* 9, 518.

- Correia, I., Almeida, M.H., Aguiar, A., Alía, R., David, T.S., Pereira, J.S., 2008. Variations in growth, survival and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) among *Pinus pinaster* populations of different geographic origins. *Tree Physiology* 28, 1545-1552.
- Curtis, R.O., 1970. Stand density measures: an interpretation. *Forest Science* 16, 403-414.
- De Martonne, E., 1926. L'indice d'aridité. *Bulletin de l'Association de géographes français* 3, 3-5.
- de Prado, D.R., San Martín, R., Bravo, F., de Aza, C.H., 2020. Potential climatic influence on maximum stand carrying capacity for 15 Mediterranean coniferous and broadleaf species. *Forest Ecology and Management* 460, 117824.
- de-Dios-García, J., Pardos, M., Calama, R., 2015. Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *Forest Ecology and Management* 358, 230-239.
- del Río, M., Montero, G., Bravo, F., 2001. Analysis of diameter–density relationships and self-thinning in non-thinned even-aged Scots pine stands. *Forest Ecology and Management* 142, 79-87.
- del Río, M., Sterba, H., 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Annals of Forest Science* 66, 1-11.
- del Río, M., Condés, S., Pretzsch, H., 2014. Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra-vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management* 325, 90-98.

- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lüpke, N., 2016. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European journal of forest research* 135, 23-49.
- del Río, M., Barbeito, I., Bravo-Oviedo, A., Calama, R., Cañellas, I., Herrero, C., Montero, G., Moreno-Fernández, D., Ruiz-Peinado, R., Bravo, F., 2017a. Mediterranean pine forests: Management effects on carbon stocks. In, *Managing Forest Ecosystems: The Challenge of Climate Change*. Springer, pp. 301-327.
- del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., 2017b. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal of Ecology* 105, 1032-1043.
- Di Cosmo, L., Gasparini, P., Tabacchi, G., 2016. A national-scale, stand-level model to predict total above-ground tree biomass from growing stock volume. *Forest Ecology and Management* 361, 269-276.
- Dirnberger, G., Sterba, H., Condés, S., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagić, A., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Heym, M., 2017. Species proportions by area in mixtures of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). *European Journal of Forest Research* 136, 1-13.
- Dirnberger, G.F., Sterba, H., 2014. A comparison of different methods to estimate species proportions by area in mixed stands. *Forest systems* 23, 534-546.

- Dixon, R.K., Solomon, A., Brown, S., Houghton, R., Trexler, M., Wisniewski, J., 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263, 185-190.
- Drew, T.J., Flewelling, J.W., 1977. Some recent Japanese theories of yield-density relationships and their application to Monterey pine plantations. *Forest Science* 23, 517-534.
- Ducey, M.J., Knapp, R.A., 2010. A stand density index for complex mixed species forests in the northeastern United States. *Forest ecology and management* 260, 1613-1622.
- Emberger, E., 1932. Su rne formule climatique et ses applications en botanique. *La Mtorologie* 92, 1-10.
- Epron, D., Nouvellon, Y., Mareschal, L., e Moreira, R.M., Koutika, L.-S., Geneste, B., Delgado-Rojas, J.S., Laclau, J.-P., Sola, G., de Moraes Goncalves, J.L., 2013. Partitioning of net primary production in Eucalyptus and Acacia stands and in mixed-species plantations: two case-studies in contrasting tropical environments. *Forest Ecology and Management* 301, 102-111.
- Fang, J.-Y., Wang, G.G., Liu, G.-H., Xu, S.-L., 1998. Forest biomass of China: an estimate based on the biomass–volume relationship. *Ecological Applications* 8, 1084-1091.
- Fang, J., Chen, A., Peng, C., Zhao, S., Ci, L., 2001. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science* 292, 2320-2322.
- Fang, W., 2005. Spatial analysis of an invasion front of *Acer platanoides*: dynamic inferences from static data. *Ecography* 28, 283-294.
- FAO, 2010. Evaluacin de los recursos forestales mundiales 2010. Informe principal.

- Fazakas, Z., Nilsson, M., Olsson, H., 1999. Regional forest biomass and wood volume estimation using satellite data and ancillary data. *Agricultural and Forest Meteorology* 98, 417-425.
- Ford, E.D., Sorrensen, K.A., 1992. Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. *Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities, and ecosystems*, 363-407.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., Cowie, A.L., Vanclay, J.K., 2006. Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: a review. *Forest Ecology and Management* 233, 211-230.
- Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest ecology and management* 304, 233-242.
- Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *Forest Ecology and Management* 312, 282-292.
- Forrester, D.I., Albrecht, A.T., 2014. Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management* 328, 94-102.
- Forrester, D.I., Pretzsch, H., 2015. Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *Forest Ecology and Management* 356, 41-53.

- Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A review of processes behind diversity—productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports* 2, 45-61.
- Forrester, D.I., 2017. Ecological and physiological processes in mixed versus monospecific stands. In, *Mixed-Species Forests*. Springer, pp. 73-115.
- Forrester, D.I., 2019. Linking forest growth with stand structure: Tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition. *Forest Ecology and Management* 447, 139-157.
- Fortin, M., Robert, N., Manso, R., 2016. Uncertainty assessment of large-scale forest growth predictions based on a transition-matrix model in Catalonia. *Annals of forest science* 73, 871-883.
- García Abejón, J., Gómez - Loranca, J., 1989. Variable density yield table for *Pinus pinaster* in central Spain. *Comunicaciones INIA Serie Recursos Naturales*.
- Gavilán, R.G., 2005. The use of climatic parameters and indices in vegetation distribution. A case study in the Spanish Sistema Central. *International Journal of Biometeorology* 50, 111-120.
- Gea-Izquierdo, G., Canellas, I., 2009. Analysis of holm oak intraspecific competition using Gamma regression. *Forest Science* 55, 310-322.
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A., 2011. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology* 17, 2400-2414.

- González-García, M., Hevia, A., Majada, J., Barrio-Anta, M., 2013. Above-ground biomass estimation at tree and stand level for short rotation plantations of *Eucalyptus nitens* (Deane & Maiden) Maiden in Northwest Spain. *Biomass and Bioenergy* 54, 147-157.
- Gonzalo Jiménez, J., 2010. Diagnósis fitoclimática de la España peninsular. Hacia un modelo de clasificación funcional de la vegetación y de los ecosistemas peninsulares españoles. Organismo Autónomo de Parques Nacionales (MARM), Madrid.
- Goodale, C.L., Apps, M.J., Birdsey, R.A., Field, C.B., Heath, L.S., Houghton, R.A., Jenkins, J.C., Kohlmaier, G.H., Kurz, W., Liu, S., 2002. Forest carbon sinks in the Northern Hemisphere. *Ecological applications* 12, 891-899.
- Griess, V.C., Knoke, T., 2011. Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Canadian Journal of Forest Research* 41, 1141-1159.
- Guo, Z., Fang, J., Pan, Y., Birdsey, R., 2010. Inventory-based estimates of forest biomass carbon stocks in China: A comparison of three methods. *Forest Ecology and Management* 259, 1225-1231.
- Hall, R., Skakun, R., Arsenault, E., Case, B., 2006. Modeling forest stand structure attributes using Landsat ETM+ data: Application to mapping of aboveground biomass and stand volume. *Forest ecology and management* 225, 378-390.

- Hann, D.W., 2014. Modeling of the maximum size-density line and its trajectory line for tree species: observations and opinions. *Forest Biometrics Research Paper* 5, 1-33.
- Herrero de Aza, C., Turrión, M.B., Pando, V., Bravo, F., 2011. Carbon in heartwood, sapwood and bark along the stem profile in three Mediterranean *Pinus* species. *Annals of forest science* 68, 1067.
- Hlásny, T., Trombik, J., Bošela, M., Merganič, J., Marušák, R., Šebeň, V., Štěpánek, P., Kubišta, J., Trnka, M., 2017. Climatic drivers of forest productivity in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 234, 258-273.
- Houghton, R., Hall, F., Goetz, S.J., 2009. Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 114.
- Huang, S., Titus, S.J., 1993. An index of site productivity for uneven-aged or mixed-species stands. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 558-562.
- Huang, Y., Chen, Y., Castro-Izaguirre, N., Baruffol, M., Brezzi, M., Lang, A., Li, Y., Härdtle, W., Von Oheimb, G., Yang, X., 2018. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science* 362, 80-83.
- Huber, M.O., Sterba, H., Bernhard, L., 2014. Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies*–*Abies alba* stands. *Canadian Journal of Forest Research* 44, 1281-1291.
- Hynynen, J., 1993. Self-thinning models for even-aged stands of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8, 326-336.

- Ibáñez, J., Vayreda, J., Gracia, C., 2002. Metodología complementaria al Inventario Forestal Nacional en Catalunya. _____. El Inventario Forestal Nacional: elemento clave para la Gestión Forestal Sostenible. Fundação General de la Universidad de Valladolid, 67-77.
- IPCC, R., Revised, I., 2006. IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. In. IGES Japan, pp. 10.11-11.54.
- Jactel, H., Gritti, E., Drössler, L., Forrester, D., Mason, W., Morin, X., Pretzsch, H., Castagneyrol, B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. *Biology letters* 14, 20170747.
- Jagodziński, A.M., Zasada, M., Bronisz, K., Bronisz, A., Bijak, S., 2017. Biomass conversion and expansion factors for a chronosequence of young naturally regenerated silver birch (*Betula pendula* Roth) stands growing on post-agricultural sites. *Forest ecology and management* 384, 208-220.
- Jalkanen, A., Mäkipää, R., Ståhl, G., Lehtonen, A., Petersson, H., 2005. Estimation of the biomass stock of trees in Sweden: comparison of biomass equations and age-dependent biomass expansion factors. *Annals of Forest Science* 62, 845-851.
- Johnson, P.C., 2014. Extension of Nakagawa & Schielzeth's R²GLMM to random slopes models. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 944-946.

- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Dănilă, I., Duduman, G., Valladares, F., Coomes, D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity–productivity relationships in Iberian forests. *Journal of Ecology* 102, 1202-1213.
- Kelty, M.J., 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233, 195-204.
- Koenker, R., Machado, J.A., 1999. Goodness of fit and related inference processes for quantile regression. *Journal of the american statistical association* 94, 1296-1310.
- Koenker, R., 2013. quantreg: Quantile Regression. R package version 5.05. R Foundation for Statistical Computing: Vienna) Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>.
- Kollmann, F.F.P., 1959. *Tecnología de la madera y sus aplicaciones*.
- Kurz, W.A., Stinson, G., Rampley, G.J., Dymond, C.C., Neilson, E.T., 2008. Risk of natural disturbances makes future contribution of Canada's forests to the global carbon cycle highly uncertain. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 1551-1555.
- Lehtonen, A., Mäkipää, R., Heikkinen, J., Sievänen, R., Liski, J., 2004. Biomass expansion factors (BEFs) for Scots pine, Norway spruce and birch according to stand age for boreal forests. *Forest Ecology and Management* 188, 211-224.
- Lehtonen, A., Cienciala, E., Tatarinov, F., Mäkipää, R., 2007. Uncertainty estimation of biomass expansion factors for Norway spruce in the Czech Republic. *Annals of Forest Science* 64, 133-140.

- Liang, J., Buongiorno, J., Monserud, R.A., Kruger, E.L., Zhou, M., 2007. Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *Forest Ecology and Management* 243, 116-127.
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.-D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354, aaf8957.
- Lindroth, A., Lagergren, F., Grelle, A., Klemedtsson, L., Langvall, O., Weslien, P., Tuulik, J., 2009. Storms can cause Europe-wide reduction in forest carbon sink. *Global change biology* 15, 346-355.
- Lines, E.R., Zavala, M.A., Purves, D.W., Coomes, D.A., 2012. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1017-1028.
- Long, J.N., Daniel, T.W., 1990. Assessment of growing stock in uneven-aged stands. *Western Journal of Applied Forestry* 5, 93-96.
- López-González, G., 2001. Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares (Especies silvestres y las principales cultivadas).
- Madrigal, A., Álvarez, J., Rojo, A., Rodríguez, R., 1999. Tablas de producción para los montes españoles. In. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid (España).
- MAGRAMA, 2012. Anuario de estadística del MAGRAMA del año 2011.
- MAGRAMA, 2019. Anuario de estadística forestal 2017. In. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.

- Mäkinen, H., Isomäki, A., 2004. Thinning intensity and long-term changes in increment and stem form of Scots pine trees. *Forest ecology and management* 203, 21-34.
- Martin, G.L., 1982. A method for estimating ingrowth on permanent horizontal sample points. *Forest Science* 28, 110-114.
- Martínez del Castillo, E., Tejedor, E., Serrano-Notivol, R., Novak, K., Saz, M., Longares, L., de Luis, M., 2018. Contrasting Patterns of Tree Growth of Mediterranean Pine Species in the Iberian Peninsula. *Forests* 9, 416.
- McCullagh, A., Black, K., Nieuwenhuis, M., 2017. Evaluation of tree and stand-level growth models using national forest inventory data. *European journal of forest research* 136, 251-258.
- McRoberts, R.E., Tomppo, E.O., 2007. Remote sensing support for national forest inventories. *Remote sensing of environment* 110, 412-419.
- McRoberts, R.E., Næsset, E., Gobakken, T., 2013. Inference for lidar-assisted estimation of forest growing stock volume. *Remote Sensing of Environment* 128, 268-275.
- Menéndez-Miguélez, M., Canga, E., Barrio-Anta, M., Majada, J., Álvarez-Álvarez, P., 2013. A three level system for estimating the biomass of *Castanea sativa* Mill. coppice stands in north-west Spain. *Forest Ecology and Management* 291, 417-426.
- Menéndez-Miguélez, M., Ruiz-Peinado, R., del Río, M., Calama, R., 2020. Improving tree biomass equations through Crown ratio patterns and incomplete data sources. *European Journal of Forest Research* (en revision)

- Mina, M., Huber, M.O., Forrester, D.I., Thürig, E., Rohner, B., 2018. Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. *Journal of Ecology* 106, 1106-1119.
- MMA, 2000. Estrategia Forestal Española. Ministerio de Medio Ambiente (MMA). Madrid, España.
- Montero, G., 1997. Breve descripción del proceso repoblador en España (1940–1995). *Legno Celulosa Carta* 4, 35-42.
- Montero, G., Candela, J., Gutiérrez, M., Pavón, J., Ortega, C., García, C., Cañellas, I., 1998. Manual de claras para repoblaciones de *Pinus pinea* L. Editado por EGMASA y Junta de Andalucía.
- Montero, G., Grau, J., Peinado, R.R., Ortega, C., Canellas, I., 2000. Tablas de producción para *Pinus halepensis* Mill. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales.
- Montero, G., Ruiz-Peinado, R., Muñoz, M., 2005. Producción de biomasa y fijación de CO₂ por los bosques españoles. INIA-Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria.
- Montero, G., Calama, R., Ruiz-Peinado, R., 2008. Selvicultura de *Pinus pinea* L. En: Serrada, R.; Montero, G.; Reque, J.; (eds.), *Compendio de selvicultura aplicada en España*, pp. 431-470. INIA-Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Montero, G., Serrada, R., 2013. La situación de los bosques y el sector forestal en España-ISFE 2013. Pontevedra.

- Moral, F.J., Rebollo, F.J., Paniagua, L.L., García-Martín, A., Honorio, F., 2016. Spatial distribution and comparison of aridity indices in Extremadura, southwestern Spain. *Theoretical and Applied Climatology* 126, 801-814.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters* 14, 1211-1219.
- Morla, C., 1993. Significación de los pinares en el paisaje vegetal de la península Ibérica. In, Congreso forestal español. Ponencias y comunicaciones, pp. 361-370.
- Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Gracia, C., 2017. Importancia relativa de la profundidad del suelo para la resiliencia de los bosques de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) frente al incremento de aridez debido al cambio climático. *Revista Ecosistemas* 26, 18-26.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 133-142.
- Neumann, M., Moreno, A., Mues, V., Härkönen, S., Mura, M., Bouriaud, O., Lang, M., Achten, W.M., Thivolle-Cazat, A., Bronisz, K., 2016. Comparison of carbon estimation methods for European forests. *Forest Ecology and Management* 361, 397-420.
- Nilsson, M., 1996. Estimation of tree heights and stand volume using an airborne lidar system. *Remote sensing of environment* 56, 1-7.

- Nilsson, U., Agestam, E., Ekö, P.-M., Elfving, B., Fahlvik, N., Johansson, U., Karlsson, K., Lundmark, T., Wallentin, C., 2010. Thinning of Scots pine and Norway spruce monocultures in Sweden.
- Palahí, M., Pukkala, T., Miina, J., Montero, G., 2003. Individual-tree growth and mortality models for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in north-east Spain. *Annals of Forest Science* 60, 1-10.
- Peichl, M., Arain, M.A., 2007. Allometry and partitioning of above-and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests. *Forest Ecology and Management* 253, 68-80.
- Peng, C., 2000. Growth and yield models for uneven-aged stands: past, present and future. *Forest ecology and management* 132, 259-279.
- Penman, J., Gytarsky, M., Hiraishi, T., Krug, T., Kruger, D., Pipatti, R., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, T., Tanabe, K., 2003. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry.
- Petersson, H., Holm, S., Ståhl, G., Alger, D., Fridman, J., Lehtonen, A., Lundström, A., Mäkipää, R., 2012. Individual tree biomass equations or biomass expansion factors for assessment of carbon stock changes in living biomass—A comparative study. *Forest Ecology and Management* 270, 78-84.
- Pigott, C., Pigott, S., 1993. Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. *Journal of Ecology*, 557-566.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., Maintainer, R., 2017. Package 'nlme'. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, version, 3-1.
- Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and management* 255, 781-786.
- Pita, P., 1968. Clasificación provisional de las calidades de la estación en las masas de *P. pinaster* Sol (continental) y *P. uncinata* Ram. en la península Ibérica. In, *Anales del IFIE*, pp. 125-139.
- Porté, A., Bartelink, H., 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological modelling* 150, 141-188.
- Pravaliu, R., Sîrodoev, I., Peptenatu, D., 2014. Detecting climate change effects on forest ecosystems in Southwestern Romania using Landsat TM NDVI data. *Journal of Geographical Sciences* 24, 815-832.
- Pretzsch, H., Biber, P., 2005. A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *Forest science* 51, 304-320.
- Pretzsch, H., 2009. Forest dynamics, growth, and yield. In, *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer, pp. 1-39.
- Pretzsch, H., 2013. Facilitation and competition in mixed-species forests analyzed along an ecological gradient. *Nova Acta Leopoldina* 114, 159-174.

- Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H.-P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M., 2013a. Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research* 132, 263-280.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013b. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant biology* 15, 483-495.
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management* 327, 251-264.
- Pretzsch, H., Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., 2015a. 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. *European Journal of Forest Research* 134, 927-947.
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., Rötzer, T., 2015b. Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective. *Ecological Modelling* 313, 276-292.
- Pretzsch, H., Biber, P., 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research* 46, 1179-1193.

- Pretzsch, H., Del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., 2016. Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management* 373, 149-166.
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., 2017. Stand dynamics of mixed-species stands compared with monocultures. In, *Mixed-Species Forests*. Springer, pp. 117-209.
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J., 2017. *Mixed-species forests*. Springer.
- Pretzsch, H., Zenner, E.K., 2017. Toward managing mixed-species stands: from parametrization to prescription. *Forest Ecosystem*.
- Pretzsch, H., del Río, M., Biber, P., Arcangeli, C., Bielak, K., Brang, P., Dudzinska, M., Forrester, D.I., Klädtke, J., Kohnle, U., 2019. Maintenance of long-term experiments for unique insights into forest growth dynamics and trends: review and perspectives. *European journal of forest research* 138, 165-185.
- Pretzsch, H., del Río, M., 2020. Density regulation of mixed and mono-specific forest stands as a continuum: a new concept based on species-specific coefficients for density equivalence and density modification. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 93, 1-15.
- Puettmann, K.J., Hann, D.W., Hibbs, D.E., 1993. Evaluation of the size-density relationships for pure red alder and Douglas-fir stands. *Forest Science* 39, 7-27.

- RD 56/2011 2011. Real Decreto 556/2011, de 20 de abril, para el desarrollo del Inventario Español del Patrimonio Natural y la Biodiversidad. Boletín Oficial del Estado No. núm. 112, de 11 de mayo de 2011, pp. 47905 a 47932
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests.
- Reyer, C., Lasch-Born, P., Suckow, F., Gutsch, M., Murawski, A., Pilz, T., 2014. Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. *Annals of forest science* 71, 211-225.
- Riofrío, J., del Río, M., Bravo, F., 2017a. Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 90, 381-392.
- Riofrío, J., del Río, M., Pretzsch, H., Bravo, F., 2017b. Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. *Forest Ecology and Management* 405, 219-228.
- Rodríguez, R.J., Serrada, R., Lucas, J.A., Alejano, R., Del Río, M., Torres, E., Cantero, A., 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *mesogeensis* Fieschi & Gaussen. Compendio de selvicultura aplicada en España. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Ministerio de Educación y Ciencia, Madrid, 399-430.
- Rodríguez-Soalleiro, R., Madrigal, A., 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *atlantica* H. de Vill. Compendio de Selvicultura aplicada en España'. (Eds R Serrada, G Montero, JA Reque) pp, 367-398.

- Romanyà, J., Vallejo, V., 2004. Productivity of *Pinus radiata* plantations in Spain in response to climate and soil. *Forest Ecology and Management* 195, 177-189.
- Ruiz de la Torre, J., 1990. Mapa forestal de España. Memoria General. ICONA. Madrid.
- Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Coomes, D.A., 2013. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PloS one* 8, e56843.
- Ruiz-Peinado, R., del Río, M., Montero, G., 2011. New models for estimating the carbon sink capacity of Spanish softwood species. *Forest Systems* 20, 176-188.
- Ruiz-Peinado, R., Montero, G., Del Río, M., 2012. Biomass models to estimate carbon stocks for hardwood tree species. *Forest systems* 21, 42-52.
- Ruiz-Peinado, R., Heym, M., Drössler, L., Corona, P., Condés, S., Bravo, F., Pretzsch, H., Bravo-Oviedo, A., del Río, M., 2018. Data platforms for mixed forest research: contributions from the EuMIXFOR network. In, *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*. Springer, pp. 73-101.
- Ryan, M., Binkley, D., Fownes, J.H., 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. In, *Advances in ecological research*. Elsevier, pp. 213-262.
- Sánchez, L.G., Prada, M.A., 1993. Los pinos como especies básicas de la restauración forestal en el medio mediterráneo. *Ecología*, 113-126.
- Sánchez-Rodríguez, F., Rodríguez-Soalleiro, R., Español, E., López, C., Merino, A., 2002. Influence of edaphic factors and tree nutritive status on the productivity of *Pinus radiata* D. Don plantations in northwestern Spain. *Forest Ecology and Management* 171, 181-189.

- Scharf, F.S., Juanes, F., Sutherland, M., 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology* 79, 448-460.
- Schepaschenko, D., Moltchanova, E., Shvidenko, A., Blyshchyk, V., Dmitriev, E., Martynenko, O., See, L., Kraxner, F., 2018. Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests. *Forests* 9, 312.
- Serrada, R., Montero, G., Reque, J.A., 2008. Compendio de selvicultura aplicada en España.
- Shortt, J.S., Burkhart, H.E., 1996. A comparison of loblolly pine plantation growth and yield models for inventory updating. *Southern Journal of Applied Forestry* 20, 15-22.
- Skovsgaard, J.P., Vanclay, J.K., 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 81, 13-31.
- Smith, N., Hann, D.W., 1984. A new analytical model based on the $-3/2$ power rule of self-thinning. *Canadian Journal of Forest Research* 14, 605-609.
- Soares, A.A., Leite, H.G., Souza, A.L., Silva, S.R., Lourenço, H.M., Forrester, D.I., 2016. Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian Eucalyptus monoclonal stands. *Forest Ecology and Management* 373, 26-32.
- Soares, P., Tomé, M., 2004. Analysis of the effectiveness of biomass expansion factors to estimate stand biomass. *Modeling forest production*, 368-374.

- Stegen, J.C., Swenson, N.G., Enquist, B.J., White, E.P., Phillips, O.L., Jørgensen, P.M., Weiser, M.D., Monteagudo Mendoza, A., Núñez Vargas, P., 2011. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 20, 744-754.
- Sterba, H., del Rio, M., Brunner, A., Condes, S., 2014. Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *Forest Systems* 23, 547-559.
- Stott, P.A., Christidis, N., Otto, F.E., Sun, Y., Vanderlinden, J.P., Van Oldenborgh, G.J., Vautard, R., Von Storch, H., Walton, P., Yiou, P., 2016. Attribution of extreme weather and climate-related events. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 7, 23-41.
- Tadaki, Y., Shidei, T., 1959. Studies on the Competition of Forest trees (II). *Journal of the Japanese Forestry Society* 41, 341-349.
- Tang, S., Meng, C.H., Meng, F.-R., Wang, Y.H., 1994. A growth and self-thinning model for pure even-age stands: theory and applications. *Forest Ecology and Management* 70, 67-73.
- Tang, X., Fehrmann, L., Guan, F., Forrester, D.I., Guisasola, R., Kleinn, C., 2016. Inventory-based estimation of forest biomass in Shitai County, China: A comparison of five methods. *Annals of Forest Research* 59, 269-280.
- Team, R.C., 2014. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org/>, In., In.

- Teobaldelli, M., Somogyi, Z., Migliavacca, M., Usoltsev, V.A., 2009. Generalized functions of biomass expansion factors for conifers and broadleaved by stand age, growing stock and site index. *Forest Ecology and Management* 257, 1004-1013.
- Tobin, B., Nieuwenhuis, M., 2007. Biomass expansion factors for Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) in Ireland. *European Journal of Forest Research* 126, 189-196.
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* 103, 502-512.
- Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E., Gabler, K., Schadauer, K., Vidal, C., Lanz, A., Ståhl, G., Cienciala, E., 2010. National forest inventories. Pathways for Common Reporting. European Science Foundation, 541-553.
- Tomter, S.M., Kuliešis, A., Gschwantner, T., 2016. Annual volume increment of the European forests—description and evaluation of the national methods used. *Annals of forest science* 73, 849-856.
- Torres-Rojo, J., Velázquez-Martínez, A., 2000. Relative stand density index for mixed even-aged stands. *Agrociencia* 34, 497-507.
- Trasobares, A., Pukkala, T., Miina, J., 2004. Growth and yield model for uneven-aged mixtures of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arn. in Catalonia, north-east Spain. *Annals of forest science* 61, 9-24.
- Vanclay, J.K., Henry, N.B., 1988. Assessing site productivity of indigenous cypress pine forest in southern Queensland. *The Commonwealth Forestry Review*, 53-64.

- Vicente-Serrano, S.M., Lasanta, T., Gracia, C., 2010. Aridification determines changes in forest growth in *Pinus halepensis* forests under semiarid Mediterranean climate conditions. *Agricultural and Forest Meteorology* 150, 614-628.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M., Trasobares, A., 2013. Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PloS one* 8, e53530.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Vayreda, J., Retana, J., 2011. Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecological Applications* 21, 1162-1172.
- Villanueva, J., 2005. Tercer inventario forestal nacional (1997–2007). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vospernik, S., Sterba, H., 2015. Do competition-density rule and self-thinning rule agree? *Annals of Forest Science* 72, 379-390.
- Weiskittel, A., Gould, P., Temesgen, H., 2009. Sources of variation in the self-thinning boundary line for three species with varying levels of shade tolerance. *Forest Science* 55, 84-93.
- Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw Jr, J.A., Vanclay, J.K., 2011. Forest growth and yield modeling. John Wiley & Sons.
- Whittaker, R., Woodwell, G., 1967. Surface area relations of woody plants and forest communities. *American Journal of Botany* 54, 931-939.

- Wirth, C., Schumacher, J., Schulze, E.-D., 2004. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe—a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree physiology* 24, 121-139.
- Woodall, C.W., Miles, P.D., Vissage, J.S., 2005. Determining maximum stand density index in mixed species stands for strategic-scale stocking assessments. *Forest Ecology and Management* 216, 367-377.
- Woodall, C.W., Perry, C.H., Miles, P.D., 2006. The relative density of forests in the United States. *Forest Ecology and Management* 226, 368-372.
- Yoda, K., 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology Osaka City University* 14, 107-129.
- Yoda, K., 1965. Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. *J. Bio. Osaka City Univ.* 16, 15-26.
- Yu, D., Wang, X., Yin, Y., Zhan, J., Lewis, B.J., Tian, J., Bao, Y., Zhou, W., Zhou, L., Dai, L., 2014. Estimates of forest biomass carbon storage in Liaoning Province of Northeast China: a review and assessment. *PloS one* 9, e89572.
- Zaehle, S., Sitch, S., Prentice, I.C., Liski, J., Cramer, W., Erhard, M., Hickler, T., Smith, B., 2006. The importance of age-related decline in forest NPP for modeling regional carbon balances. *Ecological Applications* 16, 1555-1574.
- Zeide, B., 1985. Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management* 13, 149-166.
- Zeide, B., 1987. Analysis of the $3/2$ power law of self-thinning. *Forest Science* 33, 517-537.

- Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. *Forest science* 39, 594-616.
- Zeide, B., 2005. How to measure stand density. *Trees* 19, 1-14.
- Zhang, L., Bi, H., Gove, J.H., Heath, L.S., 2005. A comparison of alternative methods for estimating the self-thinning boundary line. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1507-1514.
- Zhang, J., Oliver, W.W., Powers, R.F., 2013. Reevaluating the self-thinning boundary line for ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) forests. *Canadian Journal of Forest Research* 43, 963-971.
- Zhang, Y., Chen, H.Y., 2015. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology* 103, 1245-1252.
- Zhou, X., Lei, X., Peng, C., Wang, W., Zhou, C., Liu, C., Liu, Z., 2016. Correcting the overestimate of forest biomass carbon on the national scale. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 447-455.