7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

Gestión del monte: servicios ambientales y bioeconomía

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-175

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

Sociedad Española de Ciencias Forestales
SECF

Relaciones de complementariedad en masa mixtas de pinos mediterráneos: un análisis de los patrones de incremento radial intra-annual

RIOFRÍO, J.[1], RÍO, M.[1, 2], ALDEA, J.[1] y BRAVO, F.[1, 3]

[1] Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iUFOR), Universidad de Valladolid-INIA. Avda. Madrid 44, 34004, Palencia, España.
[2] Dpto. Selvicultura y Gestión de Sistemas Forestales, INIA-CIFOR, Ctra. A Coruña, km 7,5, 28040 Madrid, España.
[3] Dpto. de Producción Vegetal y Recursos Forestales, ETS de Ingenierías Agrarias de Palencia, Universidad de Valladolid.

Resumen

Existen evidencias que masas mixtas compuestas por pino silvestre y pino marítimo pueden tener una mayor productividad y mejor eficiencia en el uso de recursos en comparación con masas puras de las mismas especies. Sin embargo, los mecanismos que conducen a estos efectos todavía no están bien explicados. En este sentido, los patrones de crecimiento intra-anual podrían ayudar a explicar los efectos de las interacciones entre especies. A partir de registros de incremento radial tomados con dendrómetros de banda instalados en masas mixtas y puras de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus pinaster* Ait. ubicadas en el Sistema Ibérico, se evaluó si existen diferencias en el momento y duración del patrón de incremento radial intra-anual como efecto de la mezcla de especies. Para ello se usaron los parámetros de escala y forma de funciones de crecimiento ajustadas a las series de incremento radial acumulado de cada árbol, como indicadores de los patrones de actividad fisiológica y fenología entre especies. Se observaron diferencias en los parámetros de las funciones ajustadas para el incremento radial intra-anual entre las dos especies, lo que se entiende como distintas estrategias de crecimiento intra-anual que podrían implicar un mejor uso de los recursos en las masas mixtas. Además se observó influencia de la mezcla de especies en el patrón observado, acentuando la asincronía en el incremento intra-anual entre especies, es decir, una mayor complementariedad temporal de nicho que la esperada según el comportamiento de las especies en masas mono-específicas. Esta información contribuye a entender la variabilidad temporal de las relaciones inter-específicas, que se traduce en distintos efectos de la mezcla de especies.

Palabras clave

Fenología, patrón intra-anual, bosques mixtos, dendrómetros, *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster*.

1. Introducción

Los bosques mixtos están tomando un mayor protagonismo en la gestión forestal como consecuencia de las cada vez más evidentes muestras de su mayor potencialidad para suministrar bienes y servicios ecológicos, económicos y socio-culturales en comparación con los bosques mono-específicos. Sin embargo, los mecanismos que conducen a estos efectos todavía no están bien explicados y son difíciles de distinguir a nivel de rodal, debido a que múltiples factores (edad, condiciones de sitio, densidad, etc.) actúan simultáneamente. Por ejemplo, en ambientes mediterráneos caracterizados por estrés hídrico se ha encontrado una mayor producción de madera en bosques mixtos debido a una mejor eficiencia en el uso del agua disponible (VILÀ et al. 2007).

Existe evidencia del beneficio de mezcla de especies en masas mixtas de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino negral (*Pinus pinaster* Ait.) sobre la productividad y eficiencia en el uso de recursos en comparación con masas puras. (RIOFRÍO et al., 2016), analizando los datos del inventario forestal español, observaron que el efecto de la competencia simétrica intra-específica en el crecimiento a

nivel de árbol es más intensa que el de la competencia simétrica inter-específica para ambas especies, sugiriendo que la interacción entre especies implica una reducción de la competencia por recursos bajo el suelo cuando ambas especies crecen en mezcla. Sin embargo, el aparente beneficio de la mezcla entre especies está modulado por otros factores como las condiciones de sitio (HUBER et al., 2014), clima (MANSO et al., 2015), densidad (CONDÉS et al., 2013) o combinación específica de especies (TOÏGO et al., 2015), que pueden desviar los efectos de la mezcla hacia un incremento o reducción de la productividad (PRETZSCH & SCHÜTZE, 2016), mortalidad (CONDÉS & DEL RÍO, 2015) o la eficiencia en el uso de los recursos disponibles (FORRESTER, 2014).

A partir del análisis de series dendrocronológicas (LARA et al., 2013) se ha observado que ambas especies presentan adaptaciones regionales específicas a las condiciones de sequía durante la época estival, mostrando menor sensibilidad del incremento anual en biomasa a la duración de los eventos de sequía en regiones climáticas con mayor influencia Atlántica. Por otro lado, el control de la actividad cambial y el ritmo de crecimiento radial se han relacionado principalmente con la variación estacional de la temperatura y la disponibilidad de agua (ROSSI et al., 2012), lo que sugiere que la adaptación local también puede desempeñar un papel significativo en las diferencias en los patrones de crecimiento intra-anual entre las poblaciones y especies (EILMANN et al., 2011; SWIDRAK et al., 2013; COCOZZA et al., 2016).

En la región mediterránea se han encontrado diferencias en la fenología del crecimiento (CAMARERO et al., 2010; VIEIRA et al., 2014) o en la respuesta clima-crecimiento entre pino silvestre y pino negral (BOGINO & BRAVO, 2008; BOGINO et al., 2009). Además de las variaciones fenológicas inter-específicas, el momento del pico de transpiración de una especie dada puede cambiar dependiendo de si está en un monocultivo o en mezcla (MOORE et al., 2011; GEBAUER et al., 2012). Estas diferencias pueden conducir a relaciones de complementariedad/reducción de competencia o competencia por recursos durante parte de la estación de crecimiento entre especies cuando crecen asociadas (Forrester & Pretzsch, 2015).

Los datos procedentes de dendrómetros de banda se han validado para estudiar las dinámicas estacionales asociadas a la fenología del crecimiento o incremento radial intra-annual (CAMARERO et al., 2010; MÄKINEN et al., 2008). Sin embargo, más allá de un análisis descriptivo de los patrones intra-anuales, ajustar una función de crecimiento para describir el patrón de incremento radial acumulado (OBERHUBER et al., 2014; MCMAHON & PARKER, 2015) permite identificar las etapas fenológicas críticas dentro del patrón intra-annual como el inicio, el final (90% del crecimiento total), la tasa y el momento de máximo crecimiento (SWIDRAK et al., 2013). Además permite evaluar o inferir si las posibles desviaciones de la trayectoria de crecimiento esperado se deben a factores de sitio que alteren la respuesta fisiológica a pequeña escala (OBERHUBER et al., 2014), así como la respuesta específica de las especies (ALDEA et al., 2017).

2. Objetivos

El objetivo del presente estudio es comparar los patrones de incremento radial intra-anual de pino silvestre y pino negral en masas mixtas y puras. El hecho de que existan diferencias en los patrones de incremento radial intra-anual entre especies (inter-específicas), es relevante ya que podría inducir relaciones de complementariedad o uso diferenciado de recursos cuando crecen asociadas. Por otro lado, si el patrón de crecimiento intra-anual de en una especie difiere cuando está creciendo en mezcla o en un rodal puro (intra-específicas), puede indicar un efecto de la mezcla sobre la fenología o una plasticidad fisiológica a una escala intra-anual.

3. Metodología

3.1 Sitio de estudio y datos

Este trabajo se realizó en masas mixtas y mono-específicas de *Pinus sylvestris* y *Pinus pinaster* ubicadas en el Sistema Ibérico. Durante 2014-2015 se instalaron un conjunto de tripletes para estudiar el efecto de la mezcla de ambas especies en la productividad y crecimiento de masas mixtas versus masas puras. Cada triplete está compuesto por tres parcelas circulares de 15 m de radio, una parcela de mezcla (negral-silvestre) y una parcela pura de cada especie, ubicadas a una distancia <1km entre ellas (Figura 1a). En las parcelas mixtas, la mezcla de especies representa al menos el 90% del área basimétrica total y cada especie tiene una proporción superior al 30%. Las parcelas puras deben tener más del 90% del área basimétrica total de una sola especie.

Adicionalmente, para seleccionar las parcelas se consideró que los rodales no hayan sido intervenidos selvícolamente, ni hayan sufrido daños preferentemente en los últimos diez años. Las parcelas de cada triplete tienen condiciones similares de sitio, edad, densidad y manejo. Se toleraron algunas variaciones entre los tripletes con respecto a la edad y las condiciones de sitio. La zona donde se encuentran los tripletes está caracterizada por un clima mediterráneo continental de tipo mésico, con bajas temperaturas durante el invierno y una leve sequía estival, de acuerdo al climoto-diagrama de Walter & Lieth (Figura 1b). La temperatura media anual es de 9,0 ºC, la precipitación media anual entre 715 a 888 mm, las parcelas están ubicadas entre 1090 a 1277 m s.n.m. Los suelos son ácidos (pH 4-5) con una textura arenosa o franco-arenosa.

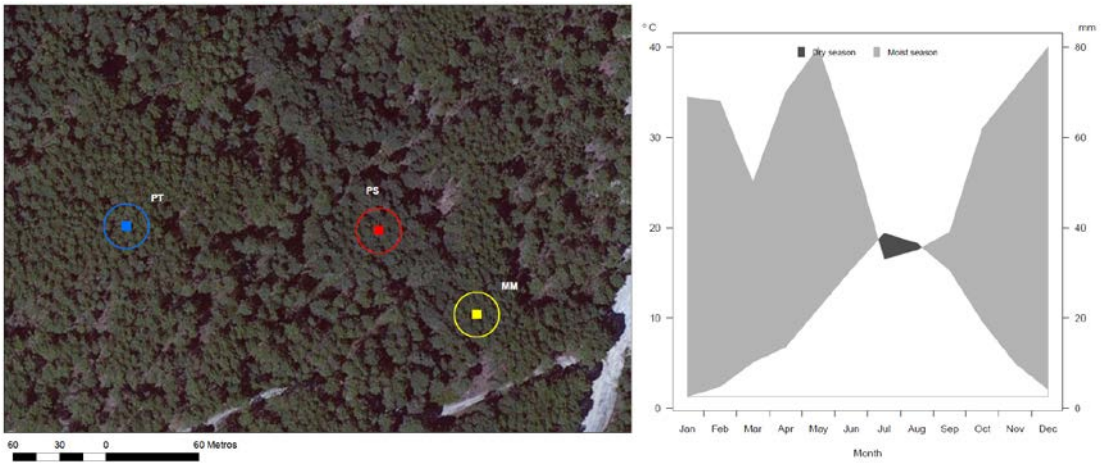

Figura 1. a) Ubicación de parcelas dentro de un triplete. PT: parcela pura P. pinaster; PS: parcela pura P. sylvestris; MM: parcela mixta. b) Climato-diagrama de Walter & Lieth para la zona de estudio, temperatura y precipitación media mensual 1951 - 1999 (Gonzalo Jiménez, 2010).

El estudio de los patrones del incremento radial intra-anual se basó en datos de dendrómetros de banda. Como una primera fase para el estudio de las dinámicas intra-anuales se seleccionó un triplete de la red tripletes de pinares mixtos del iuFOR (Instituto Universitario de Investigación en gestión forestal Sostenible, Uva-INIA). Las características de las parcelas como edad e índice de sitio específico por especie fueron similares entre la parcela mixta y las puras (Tabla 1). Se instalaron dendrómetros de banda alrededor del tronco a 1,3 m de altura en 8 árboles de cada especie por parcela seleccionados representando todas clases diamétricas. Previamente a la instalación de los dendrómetros se eliminó la corteza de los árboles. Los dendrómetros se midieron cada dos semanas desde marzo hasta diciembre del 2016, con una precisión de 0,1mm. Las lecturas de incremento en circunferencia de los dendrómetros se transformaron a incremento radial asumiendo una forma cilíndrica de la sección (Tabla 2).

Tabla 1. Descripción del triplete donde se instalaron los dendrómetros de banda.

Composición	N (árboles/ha)		G (m^2/ha)		dg (cm)		Ho (m)		Proporción (%G)		Edad		Índice de sitio	
	PS	PT	PS	PT	PS	PT	PS	PT	PS	PT	PS	PT	PS	PT
Mixta	396	283	13,0	20,2	20,5	30,2	15,0	16,1	0,39	0,61	44	49	23	23
Pura PS	778	42	30,8	2,6	22,4	27,7	17,8	19,5	0,92	0,08	44		26	
Pura PT	0	594	0	37,5	0	28,4	0	16,9	0	1,00		49		23

PT: P. pinaster; PS: P. sylvestris; G: área basimétrica; Ho: altura dominante

Tabla 2. Características de árboles y mediciones de los dendrómetros durante 2016.

Composición	dbh (cm)		Incremento radial anual(mm)	
	PS	PT	PS	PT
Mixta	21,05 (3,11)	28,79 (4,41)	1,462 (0,38)	1,828 (0,72)
Pura PS	22,76 (4,30)		1,609 (0,38)	
Pura PT		30,47 (6,58)		1,808 (0,73)

dbh: diámetro a la 1.30 m medio de los árboles donde se instalaron los dendrómetros; PT: P. pinaster; PS: P. sylvestris; Incremento radial anual: incremento radial medio por especie y parcela medido en 2016. Desviación estándar en paréntesis

3.2 Análisis del patrón de incremento radial intra-anual

Se han descrito distintos patrones de crecimiento intra-anual para estas especies en ambientes mediterráneos. Por un lado *P. sylvestris* muestra un patrón unimodal siendo el fotoperiodo y los cambios de temperatura los factores ambientales que condicionan el inicio y el final del crecimiento del xilema (CAMARERO et al., 2010). En cambio *P. pinaster* muestra un patrón bimodal asociado al patrón de crecimiento típico en la región mediterránea bajo un régimen climático xérico (Vieira et al., 2014), sin embargo, el segundo período de incremento radial en otoño ha sido explicado por una rehidratación después de unas fase de contracción durante el período estival (VIEIRA (Vieira et al., 2013).

Modelos funcionales asintóticos pueden representar adecuadamente el patrón de incremento radial intra-anual (ZEIDE, 1993; MCMAHON & PARKER, 2015). La ventaja que los parámetros tengan un significado biológico es que permite identificar las etapas fenológicas críticas dentro del patrón intra-anual. Para la selección del modelo no lineal que describa mejor el patrón intra-anual se utilizó la librería *FlexParamCurve* (OSWALD et al., 2012) en R software (R DEVELOMMENT CORE TEAM, 2015). A partir de un conjunto de modelos basados en una doble función de Richards, se seleccionó el modelo más idóneo considerando el menor valor de error medio cuadrático penalizado por el tamaño de la muestra de los modelos ajustados para cada individuo (OSWALD et al., 2012).

$$y = \frac{Asym}{\left(\left[1+M\times e^{\left(-K(doy-Inf)\right)}\right]^{\frac{1}{M}}\right)} \quad [1]$$

Donde y es el incremento radial acumulado y doy es el día juliano transcurrido desde el 1 de enero; los parámetros del modelo se interpretan como $Asym$ igual a la asíntota, Inf marca el día del año (doy) cuando ocurre la inflexión de la curva, K describe la pendiente en el punto de inflexión y M es un parámetro de forma que permite modificar un ajuste asimétrico de la función. Si M=1 el ajuste es simétrico o logístico, M≈0 ajusta una función de Gompertz y cuando M=-0.3 es una función Von Bertalanfy (OSWALD et al., 2012). Los parámetros de la ecuación 1 se obtuvieron para cada individuo, y además por especies y tipo de composición.

Para determinar si existen diferencias entre los parámetros de los modelo ajustados para cada especie y por tipo de composición (mezcla vs. pura), se ajustó un modelo lineal generalizado (GLM) utilizando los parámetros de las funciones de incremento radial ajustada para cada individuo. Además, se evaluó el efecto del tamaño del individuo en el valor de los parámetros de la función y su respectiva interacción con la composición de la parcelas. Diferencias significativas de los parámetros entre especies o por tipo de mezcla, indican una desviación del patrón esperado.

4. Resultados

El incremento radial medio fue mayor en *P. pinaster* que en *P. sylvestris* tanto en condiciones de mezcla como en las parcelas puras. La distribución de los datos de los dendrómetros mostraron un patrón unimodal del incremento radial intra-anual para ambas especies (Figura 2), sin distinguirse claramente un segundo pico de crecimiento o incremento radial en otoño después de la parada durante la época estival.

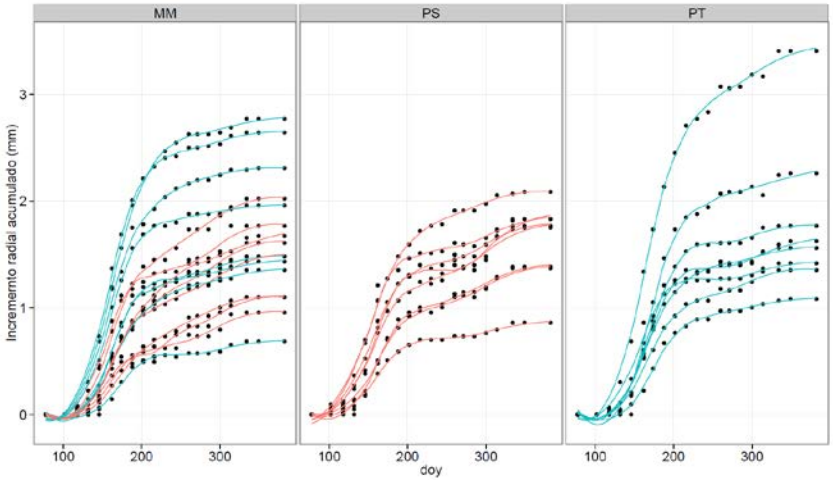

Figura 2. Incremento radial acumulado medido durante 2016 (puntos), la línea sólida representa el patrón de incremento radial intra-anual (spline) para cada árbol, P. pinaster (línea verde) y P. sylvestris (línea roja), en la parcela mixta (MM) y parcelas puras de cada especie (PT: P. pinaster; PS: P. sylvestris).

El modelo que mejor se ajustó a las series de datos fue un modelo asintótico de Richards con 4 parámetros [ecuación 1], que fue ajustado por una parte para cada individuo, y además por especies y tipo de composición (Tabla 3, Figura 3). No se logró obtener convergencia del modelo con la doble función de Richards que describiría un patrón bimodal del incremento radial intra-anual.

Las figuras 3 y 4 muestran las diferencias entre los patrones y parámetros de los las funciones ajustadas para incremento radial intra-anual acumulado por especie y tipo de mezcla. Al comparar los parámetros de las funciones entre especies se observó que el valor que expresa la asíntota no mostró diferencias entre especies. Los parámetros de tasa y forma de la función fueron mayores en *P.*

pinaster que en *P. sylvestris*, lo que indica una mayor tasa de incremento radial para pino negral que para pino silvestre (Figura 3a y Figura 4).

Respecto a las diferencias intra-específicas dependiendo del tipo de mezcla (Figura 3b y Figura 4), el patrón y los parámetros de la función de incremento radial acumulado para *P. pinaster* no mostraron diferencias entre parcelas mixtas y puras. Por el contrario, para *P. sylvestris*, el parámetro que determina el punto de inflexión fue mayor y la pendiente en este punto fue menor en parcelas mixtas que en parcelas mono-específicas, la asíntota ($Asym$) y el parámetro de forma (M) de las funciones fueron iguales. Es decir, que cuando el pino silvestre crece en mezcla el período de incremento radial se prolonga aunque se reduce la tasa de incremento comparado con parcelas puras.

Tabla 3. Parámetros (error standard) de los modelos de incremento radial acumulado para cada especie y composición de la parcela.

Parámetro	*P. sylvestris*		*P. pinaster*	
	Mezcla	pura	Mezcla	pura
Asym	1,411 (0,066)	1,537 (0,061)	1,768 (0,072)	1,725 (0,072)
K	0,0185 (0,03)	0,0210 (0,005)	0,0349 (0,008)	0,0332 (0,008)
Infl	161,498 (4,963)	145,413 (8,526)	154,583 (5,074)	160,517(5,136)
M	-0,269 (0,060)	-0,314 (0,225)	-0,1033 (0,066)	-0,101 (0,076)
RSE	0,281	0,298	0,548	0,509

Parámetros de la función de Richards: $Asym$ es la asíntota, Inf marca el día del año cuando ocurre la inflexión de la curva, K describe la pendiente en el punto de inflexión y M ajusta la forma del modelo. RSE: raíz media del error.

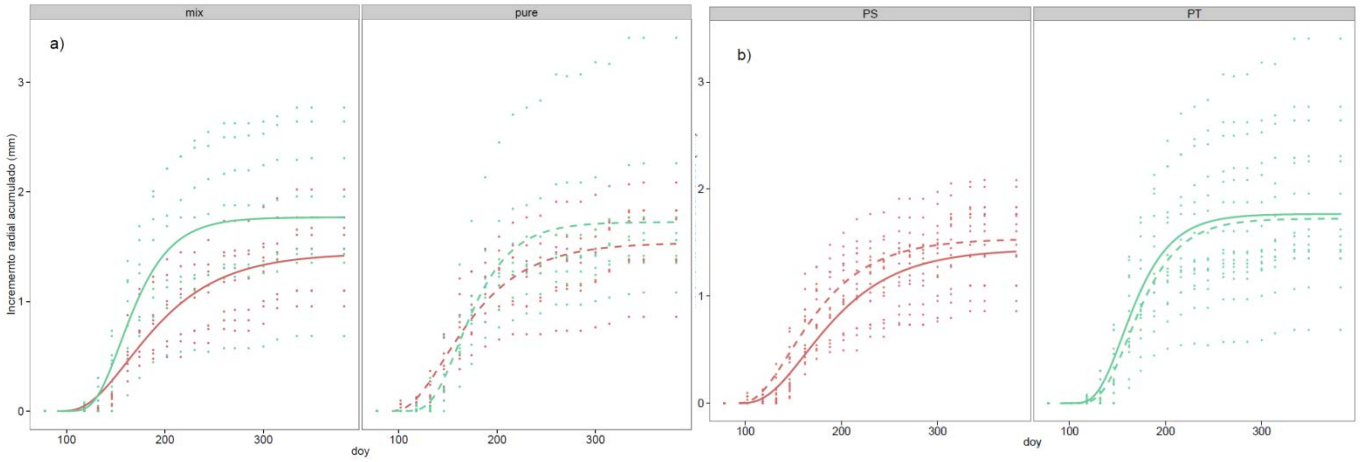

Figura 3. Funciones de Richards ajustadas para el incremento radial acumulado durante 2016 de P. pinaster (línea verde) y P. sylvestris (línea roja), en parcelas mixtas (línea sólida) y puras (línea discontinua). a) Comparación de patrones entre especies (comparación inter-específica) en parcelas mixtas (mix) y mono-específicas (pure). b) Diferencias intra-especificas del patrón de incremento radial acumulado en condiciones de mezcla y en rodales puros. (PT: P. pinaster; PS: P. sylvestris).

Tabla 4. Efecto del tamaño del árbol, composición de la parcela y su interación en los parámetros de la función de incremento radial anual ajustada para P. sylvestris y P. pinaster.

	P. sylvestris				*P. pinaster*			
	Asym	*K*	*Infl*	*M*	*Asym*	*K*	*Infl*	*M*
Composición (parcela pura)	*ns*	*ns*	*-14,458***	*0,618**	*-5,253**	*ns*	*ns*	*Ns*
Dbh	*ns*	*ns*	*ns*	*0,021**	*ns*	*ns*	*ns*	*Ns*

dbh X composición	*ns*	*ns*	*ns*	*-0,027**	*0,175**	*ns*	*ns*	*Ns*
AIC			*112,5*	*-29,7*	*33,09*			
Deviancia			*643,83*	*0,077*	*4,096*			

*Parámetros de la función de Richards: $Asym$ es la asíntota, Inf marca el día del año cuando ocurre la inflexión de la curva, K describe la pendiente en el punto de inflexión y M ajusta la forma del modelo. dbh: diámetro a 1.30 m. AIC = Criterio de Infromación de Akaike. *p< 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001 y ns: no significativo.*

El efecto del tamaño del individuo y la composición de la parcela sobre los parámetros de las funciones ajustadas para cada especie se muestra en la tabla 4. El tamaño del árbol afectó significativamente al parámetro de forma M de la función en el caso de *P. sylvestris*, aumentando su valor en relación al tamaño, además la interacción entre *tamaño x composición* mostró que a mayor diámetro M fue menor en la parcela mono-específica en comparación con la parcela mixta. El punto de inflexión fue significativamente menor en parcelas mono-específicas, el resto de parámetros no presentaron efectos significativos del tipo de mezcla y tamaño del individuo. En el caso de *P. pinaster*, la interacción *tamaño x composición* fue significativa para el valor de la asíntota. El incremento medio anual fue mayor en las parcelas mixtas y la interacción de este parámetro con el tamaño del árbol solo fue significativa en las parcelas puras.

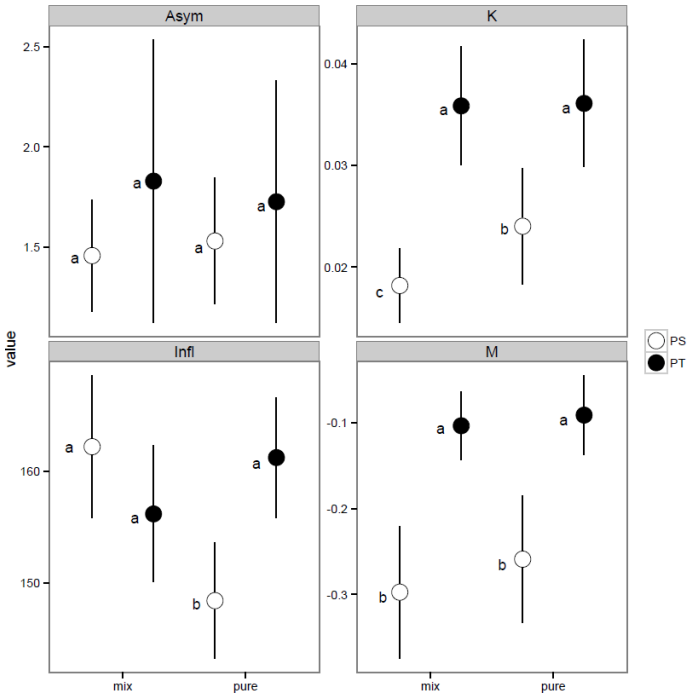

Figura 4. Diferencias entre los parámetros de la función ajustada para cada árbol por especie y composición de la parcela; parcelas mixtas (mix) y mono-específicas (pure). Letras distintas indican diferencias significativas entre parámetros, p-value <0.05. P. sylvestris (PS) *y P. pinaster* (PT). *$Asym$ es la asíntota, Inf marca el día del año cuando ocurre la inflexión de la curva, K describe la pendiente en el punto de inflexión y M es un parámetro de forma del modelo.*

5. Discusión

El modelo no lineal que mejor se ajustó al patrón de incremento radial anual para ambas especies fue la función de Richards modificada con cuatro parámetros, esto confirma la tendencia unimodal observada en la distribución de los datos. Además, este patrón coincide con el observado para *P. sylvestris* CAMARERO et al. (2010) en ambientes mediterráneos, pero difiere del patrón bimodal reportado por VIEIRA et al. (2014) y ALDEA et al. (2017) para pino negral. Esta diferencia puede deberse a que en el sitio de estudio el balance climático (índice de Walter & Lieth = 0,10) no muestra una

marcada sequía durante el verano (Figura 1). Por otro lado, el restringido tamaño de la muestra y la pequeña diferencia entre el incremento máximo alcanzado al final de la primavera y el final del otoño puede dificultar la convergencia de los parámetros de la doble función de Richards, especialmente del punto de inflexión Inf y la tasa K de la segunda función que correspondería al incremento radial durante el otoño.

Las funciones de incremento radial intra-anual mostraron parámetros específicos para cada especie y diferencias intra-específicas en algunos parámetros comparando el tipo de mezcla (Figura 4). Las diferencias de los parámetros de la función ajustada entre especies en rodales mono-específicos se explican evidentemente por las distintas estrategias de crecimiento entre pino silvestre y pino negral y su respuesta específica a las condiciones de crecimiento. Esta asincronía en el crecimiento entre las especies sugiere una posible complementariedad temporal de nichos, que puede explicar en parte el mayor crecimiento en la masa mixta (Río et al., 2017). Aunque para ambas especies los cambios de temperatura y la disponibilidad hídrica condicionan el inicio y el final del crecimiento del xilema (Camarero et al., 2010; Vieira et al., 2014;), su respuesta específica a las condiciones de crecimiento difiere en la región mediterránea (Bogino & Bravo, 2008; Bogino et al., 2009;), incluso se pueden distinguir diferentes respuestas regionales intra-específicas a la sequía (Lara et al., 2013).

En otras mezclas también se han observado distintas estrategias de crecimiento entre especies que coexisten bajo las mismas condiciones de crecimiento (Cuny et al., 2012; Swidrak et al., 2013;). Adicionalmente, factores ambientales específicos del sitio pueden modular las funciones de incremento radial intra-anual, desviando el patrón inter-específico (Camarero et al., 2010) o intra-específico (Oberhuber & Gruber, 2010; Eilmann et al., 2011; Cocozza et al., 2016). Finalmente, diferencias interanuales de los patrones intra-anuales se han relacionado con las condiciones climáticas específicas (Rossi et al., 2012; Vieira et al., 2014). Nuestros resultados muestran además una influencia de la mezcla de especies en el patrón observado, acentuando la asincronía en el incremento intra-anual entre especies, es decir, una mayor complementariedad temporal de nicho que la esperada según el comportamiento de las especies en masas mono-específicas. Este resultado observado a escala intra-anual ha sido encontrado para otras composiciones específicas a escala inter-anual (Río et al., 2014; Río et al., 2017).

Determinar con exactitud el momento cuando ocurren las etapas fenológicas críticas dentro del patrón intra-annual a partir mediciones de dendrómetros puede ser impreciso, por ejemplo el inicio del crecimiento radial en la primavera temprana puede confundirse con la rehidratación de los tejidos internos antes del comienzo de la actividad cambial. No obstante, estudios que combinan xilogénesis con mediciones de dendrómetros describieron patrones de crecimiento radial comparables entre ambos métodos (Deslauriers et al., 2007; Oberhuber & Gruber, 2010; Swidrak et al., 2013), aunque en algunos casos la función basada en datos de los dendrómetros puede generar una asíntota mayor en comparación con la función basada en datos de producción celular (Cocozza et al., 2016).

Finalmente el patrón de incremento radial intra-anual no fue controlado exclusivamente por la especie o por el efecto del tipo de composición de la parcela (mixta vs. pura). El tamaño del individuo también afectó significativamente algunos de los parámetros de las funciones. En los árboles de pino silvestre, el tamaño determinó la simetría de la función de crecimiento intra-anual (M), siendo esta relación significativamente menor en los árboles en la parcela mono-específica. Este parámetro está estrechamente relacionado con el la posición del punto de inflexión (ecuación 1). Para *P. pinaster* el tamaño modificó el valor de la asíntota en las parcelas mono-específicas. Diferencias en la distribución de tamaños de los individuos entre parcelas puras y mixtas (Riofrio et al. 2017 in press) podría explicar en parte el efecto del tamaño de los individuos en la desviación del patrón intra-anual de ambas especies debido a la mezcla.

6. Conclusiones

El ajuste de modelos funcionales que describan el patrón de incremento radial intra-anual permite identificar si las desviaciones del patrón observado en masas mono-específicas, se deben como en este caso al efecto de la mezcla de especies. Además con la ventaja que permiten dar a los parámetros un significado biológico que corresponde a las etapas fenológicas críticas dentro del patrón intra-anual.

Las diferencias en las funciones ajustadas para el incremento radial intra-anual entre especies se entiende como las distintas estrategias de crecimiento intra-anual inter-específicas. La mezcla de especies influyó en las diferencias intra-específicas de los patrones observados en ambas especies. La asincronía en el patrón intra-anual entre especies se acrecentó en masas mixtas, esto propicia una mayor complementariedad temporal de nicho comparado con el comportamiento de las especies en masas mono-específicas. Esta información contribuye a entender la variabilidad temporal de las relaciones inter-específicas que se traduce en distintos efectos de la mezcla de especies.

Un análisis más profundo requiere una mayor amplitud temporal en las series de incremento radial, para determinar la relación del patrón intra-anual con variables climáticas a una escala multianual. Finalmente, incorporar al análisis factores como la edad del rodal o el índice de sitio podría ayudar a explicar la dinámica del efecto de la mezcla de especies sobre la productividad.

7. Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por los proyectos del plan nacional (AGL2014-51964-C2-1-R, AGL2014-51964-C2-2-R) y SIMWOOD (CL-PP2), "Sustainable Innovative Mobilisation of Wood", financiado por el Séptimo Programa Marco de la Unión Europea (Grant agreement no: 613762) La aportación de JR es financiada por la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación de Ecuador (SENESCYT) [beca número 2013-AR3R1676].

8. Bibliografía

ALDEA, J.; BRAVO, F.; BRAVO-OVIEDO, A.; RUIZ-PEINADO, R.; RODRÍGUEZ, F.; RÍO, M. 2017. Thinning enhances the species-specific radial increment response to drought in Mediterranean pine-oak stands. *Agric For Meteorol*, *237*, 371-383.

BOGINO, S.; FERNÁNDEZ NIETO, M.; BRAVO, F. 2009. Climate effect on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. *Silva Fenn* 43:609–623.

CAMARERO, J.J.; OLANO, J.M.; PARRAS, A. 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytol* 185:471–80.

COCOZZA, C.; PALOMBO, C.; TOGNETTI, R.; LA PORTA, N.; ANICHINI, M.; GIOVANNELLI, A.; EMILIANI, G. 2016. Monitoring intra-annual dynamics of wood formation with microcores and dendrometers in *Picea abies* at two different altitudes. *Tree Physiol* 36:832–846.

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. *Eur J For Res* 134:1095–1108.

CONDÉS, S.; RÍO, M.; & STERBA, H. 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For Ecol Manage* 292:86–95.

CUNY, H.E.; RATHGEBER, C.B.K.; LEBOURGEOIS, F.; FORTIN, M.; FOURNIER, M. 2012. Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France. *Tree Physiol* 32:612–625.

DESLAURIERS, A.; ROSSI, S.; ANFODILLO, T. 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia* 25:113–124.

EILMANN, B.; ZWEIFEL, R.; BUCHMANN, N.; PANNATIER, E. G.; RIGLING. 2011. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. *J Exp Bot* 62:2763–2771.

FORRESTER, D.I. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For Ecol Manage* 312:282–292.

FORRESTER, D.I. & PRETZSCH, H. 2015. Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *For Ecol Manage* 356:41–53.

GEBAUER, T.; HORNA, V.; LEUSCHNER, C. 2012. Canopy transpiration of pure and mixed forest stands with variable abundance of European beech. *J Hydrol* 442:2–14.

GONZALO JIMÉNEZ, J. 2010. Diagnosis fitoclimática de la España peninsular: hacia un modelo de clasificación funcional de la vegetación y de los ecosistemas peninsulares españoles. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

HUBER, M.; STERBA, H.; BERNHARD, L. 2014. Site conditions and definition of compositional proportion modify mixture effects in *Picea abies - Abies alba* stands. *Can J For Res* 1291:1–40.

LARA, W.; BRAVO, F.; MAGUIRE, D.A. 2013. Modeling patterns between drought and tree biomass growth from dendrochronological data: A multilevel approach. *Agric For Meteorol* 178:140–151.

MÄKINEN, H.; SEO, J.W.; NÖJD, P.; SCHMITT, U.; JALKANEN, R. 2008. Seasonal dynamics of wood formation: A comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *Eur J For Res* 127:235–245.

MANSO, R.; MORNEAU, F.; NINGRE, F.; FORTIN, M. 2015. Effect of climate and intra- and inter-specific competition on diameter increment in beech and oak stands. *Forestry* 88:540–551.

MCMAHON, S.M. & PARKER, G.G. 2015. A general model of intra-annual tree growth using dendrometer bands. *Ecol Evol* 5:243–254.

MOORE, G.W.; BOND, B.J.; JONES, J.A. 2011. A comparison of annual transpiration and productivity in monoculture and mixed-species Douglas-fir and red alder stands. *For Ecol Manage* 262:2263–2270.

OBERHUBER, W. & GRUBER, A. 2010. Climatic influences on intra-annual stem radial increment of *Pinus sylvestris* (L.) exposed to drought. *Trees (Berl West)* 24:887–898.

OBERHUBER, W.; GRUBER, A.; KOFLER, W.; SWIDRAK, I. 2014. Radial stem growth in response to microclimate and soil moisture in a drought-prone mixed coniferous forest at an inner Alpine site. *Eur J For Res* 133:467–479.

OSWALD, S.A.; NISBET, I.C.T.; CHIARADIA, A.; ARNOLD, J.M. 2012. FlexParamCurve: R package for flexible fitting of nonlinear parametric curves. *Methods Ecol Evol* 3:1073–1077.

PRETZSCH, H. & SCHÜTZE, G. 2016. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *Eur J For Res* 135:1–22.

R DEVELOMMENT CORE TEAM 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput.

RÍO, M.; PRETZSCH, H.; RUÍZ-PEINADO, R.; AMPOORTER, E.; ANNIGHÖFER, P.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, D.I.; HEYM, M.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MADRICKIENE, E.; MATOVIĆ, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.; OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SCHÜTZE, G.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; STOJANOVIĆ, D.; SVOBODA, M.; ZLATANOV, T.M.; BRAVO-OVIEDO, A. 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* mixtures across *Europe. J Ecol.*

RÍO, M.; SCHÜTZE, G.; PRETZSCH, H. 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biol* 16: 166–176.

RIOFRÍO, J.; RÍO, M.; BRAVO, F. 2016. Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *Forestry* 0:1–12.

RIOFRÍO, J.; RÍO, M.; PRETZSCH, H.; BRAVO, F. 2017. Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing of mediterranean pines. (in press).

ROSSI, S.; MORIN, H.; DESLAURIERS, A. 2012. Causes and correlations in cambium phenology: towards an integrated framework of xylogenesis. *J Exp Bot* 63:2117–2126.

SWIDRAK, I.; SCHUSTER, R.; OBERHUBER, W. 2013. Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 208:609–617.

TOÏGO, M.; VALLET, P.; PEROT, T.; BONTEMPS, J. D.; PIEDALLU, C.; COURBAUD, B. 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J Ecol* 103:502–512.

VIEIRA, J.; ROSSI, S.; CAMPELO, F.; FREITAS, H.; NABAIS, C. 2013. Seasonal and daily cycles of stem radial variation of *Pinus pinaster* in a drought-prone environment. *Agric For Meteorol* 180:173–181.

VIEIRA, J.; ROSSI, S.; CAMPELO, F.; FREITAS, H. 2014. Xylogenesis of *Pinus pinaster* under a

Mediterranean climate. *Ann For Sci* 71:71–80.

VILÀ, M.; VAYREDA, J.; COMAS, L.; L., IBAÑEZ, J. J.; MATA, T.; OBÓN, B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecol Lett* 10:241–250.

ZEIDE, B. 1993. Analysis of growth equations. *For Sci* 39:594–616.