



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
juliol · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales



Organiza

Análisis del efecto de la mezcla del roble albar y pino silvestre en variables de copa a través del escaneo LiDAR Terrestre

UZQUIANO, S.^{1,2}, BARBEITO, I.⁴, SAN MARTÍN, R.^{2,5}, JACOBS, M.⁶, EHBRECHT, M.⁷, SEIDEL, D.⁸, BRAVO, F.^{2,3}

¹ Land Life Company. Mauritskade 63, 1092 AD Amsterdam, Países Bajos.

² Instituto Universitario de Investigación y Gestión Forestal Sostenible—iuFOR, Universidad de Valladolid—INIA, Avda. Madrid s/n., 34004 Palencia, España.

³ Departamento de producción Vegetal y Recursos Forestales, Campus de Palencia, Universidad de Valladolid, 34004 Palencia, España.

⁴ Department of Forest Resources Management, Faculty of Forestry, The University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4, Canada.

⁵ Departamento Estadística e Investigación Operativa, Campus de Palencia, Universidad de Valladolid, 34004 Palencia, España

⁶ Department of Forest Growth and Yield Science, TUM School of Life Sciences Weihenstephan, Technical University of Munich, Hans-Carl-v.-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Alemania.

⁷ Department of Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Faculty of Forest Science, University of Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany.

⁸ Department for Spatial Structures and Digitization of Forests, Faculty of Forest Science, University of Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany.

Resumen

Analizar y cuantificar la dinámica forestal a través de variables de copa con técnica LiDAR terrestre en bosques mixtos es el objetivo de este trabajo. Para ello, hemos estudiado el efecto de la interacción entre *Pinus sylvestris* L. y *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. en dos tripletes localizados en el norte de España. Los datos se han obtenido a través LiDAR terrestre (TLS) modelo Faro Focus 3D. Para obtener la imagen 3D de las parcelas hemos realizado 12 escaneos de media por parcela (dependiendo de la densidad de la masa). Cada captura cuenta con 28 millones de puntos y una resolución espacial de 7670 mm en 10 m. Los árboles de cada parcela fueron identificados de forma manual y aislados gracias a un algoritmo de desarrollo propio basado en el paquete de R “dbscan” diseñado para identificar formas, de manera arbitraria, mediante las agrupaciones de nubes de puntos (clusters). Hasta la fecha hemos estudiado 256 árboles. Hemos comparado la alometría de los árboles cuantificando el efecto del tamaño, la densidad, competencia y mezcla de cada árbol a diferentes radios de influencia (5, 7.5 y 10 m de radio) de esta manera hemos podido ver el efecto intra e interespecifica entre estas dos especies, lo cual nos ayudará a mejorar la gestión forestal de los bosques mixtos.

Palabras clave

Pinus sylvestris, *Quercus petraea*, tripletes, cluster, alometría.

1. Introducción

La urgencia y necesidad de comprender mucho mejor la dinámica de nuestros bosques se pone de manifiesto debido, por un lado, a los efectos del cambio climático, que se traducen en fenómenos meteorológicos extremos cada vez más frecuentes (IPCC, 2021) y pone en peligro los recursos de nuestros bosques (BAUHUS et al., 2017a). Por otra parte, se observa un aumento de la conciencia social a consumir productos procedentes de un bosque gestionado de forma sostenible (PRETZSCH et al., 2017), lo que también nos sitúa ante un escenario de prioridad en el estudio y entendimiento del crecimiento de las masas forestales. Basándonos en estos dos conceptos, la gestión tradicional que se centra únicamente en la producción de madera de forma homogénea, puede estar haciendo

perder oportunidades a estos bosques de proporcionar otros servicios ecosistémicos (HIMES & PUETTMANN, 2020).

Los árboles de la misma especie crecen de forma diferente en masas puras que en mezclas (PRETZSCH & FORRESTER, 2017) y por tanto, su gestión también ha de ser diferente. A lo largo de las dos últimas décadas, muchos investigadores se han centrado en conocer mejor el crecimiento y producción de especies arbóreas en condiciones de mezcla, por ejemplo (PRETZSCH & SCHÜTZE, 2014; RIOFRÍO et al., 2017; BRAVO et al., 2021). Otros estudios han concluido que las especies arbóreas con diferentes tasas de crecimiento y alturas totales probablemente desarrollarán bosques estructuralmente más diversos que los compuestos por una o pocas especies (PRETZSCH & FORRESTER, 2017) creando copas de varios niveles que absorben más luz (GOUGH et al., 2019). Parece observarse también que un aumento en la diversidad de especies arbóreas puede generar una variedad de estructuras forestales y, por ende, la interacción entre las mismas (BRAVO-OVIEDO et al., 2014), lo que puede dar lugar a bosques más resistentes, resilientes y adaptables al cambio climático (PRETZSCH & FORRESTER, 2017; BRAVO et al., 2021). Los bosques mixtos, se convierten así, en una importante estrategia de reducción de riesgos (PRETZSCH et al., 2017) de bosques productores y mitigadores de CO₂. Todas estas evidencias científicas abalan pues, el interés del estudio y la medición empírica de bosques mixtos existentes

Varios estudios han demostrado ya que las masas mixtas pueden ser más productivas en términos de producción de biomasa que sus respectivas masas puras (LIANG et al., 2012; BAYER et al., 2013; PRETZSCH & SCHÜTZE, 2014; FORRESTER & BAUHUS, 2016; BAUHUS et al., 2017a; RIOFRÍO et al., 2017). Algunos de ellos han estudiado los mecanismos que subyacen al efecto de mezcla en la productividad (FORRESTER & BAUHUS, 2016; AMMER, 2019) y han confirmado tasas más altas de producción primaria en estas estructuras forestales complejas (GOUGH et al., 2019), pero aún se necesitan más estudios locales y con distintos tipos de mezcla para poder establecer un enfoque teórico sólido.

Para entender la dinámica forestal, el diámetro normal a la altura del pecho (DAP) y la altura total del árbol (TH) son las dos variables más comunes y fáciles de medir, para así analizar y modelizar las masas forestales (PRETZSCH, 2009). Se utilizan por separado o en conjunto para estimar otros atributos importantes del árbol individual, como la sección normal, el volumen del tronco, la biomasa (LUOMA et al., 2019) o diferentes variables de copa. Sin embargo, tener una medida directa y un conocimiento preciso de las dimensiones de las copas es importante ya que la copa de un árbol cumple múltiples funciones (LIN et al., 2017) y tiene una forma muy heterogénea a pesar de que las dimensiones totales del árbol (TH y DAP) sean similares (METZ et al., 2013). La medición de variables de copa es muy importante en los rodales mixtos ya que en ellas se reflejan de forma importante los efectos de la interacción inter e intraespecífica (BARBEITO et al., 2017; CATTANEO et al., 2020; LIN et al., 2017). Además, las copas de los árboles en rodales mixtos pueden permitir la utilización de los limitados recursos disponibles en diferentes espacios y tiempos en comparación con rodales puros de cualquier especie (BRAVO et al., 2021). Es por ello que la alometría de la copa de los árboles ha demostrado ser esencial para la comprensión, la modelización adecuada y la regulación silvícola de los rodales mixtos. Por esta razón, se considera necesario realizar análisis alométricos continuos de varios tipos de mezclas de especies arbóreas (PRETZSCH, 2019).

Históricamente, la copa de los árboles se ha medido de forma indirecta mediante relaciones empíricas establecidas con enfoques convencionales (diámetro medio, altura dominante o volumen por hectárea), que son relativamente fáciles de realizar, repetibles y transferibles. Sin embargo, estos enfoques indirectos plantean algunos problemas como su difícil valoración y generalización, así como la mala cuantificación de las incertidumbres o incluso su desconocimiento (DISNEY et al., 2018). Además, ignoran la naturaleza tridimensional de la estructura del rodal que es, precisamente, su

característica más importante (PRETZSCH, 2009). La complejidad estructural aumenta en los bosques mixtos debido a las diferentes tasas de crecimiento de cada especie (MCELHINNY et al., 2005) y a otros procesos que dan lugar a la división espacial de nichos (KERN et al., 2013). Es necesario desarrollar algoritmos más eficientes para calcular las variables de las copas de los árboles que faciliten un estudio completo de los recursos forestales (LIN et al., 2017). Para superar estos problemas, se demostró que el Laser Terrestre (TLS por *Terrestria Laser Scanning*) tiene un gran potencial pues nos permite adentrarnos en la aún desconocida dinámica de los bosques mixtos y poder empezar a cuantificar su producción (BARBEITO et al., 2017; EHBRECHT et al., 2017; HÖWLER et al., 2017; FORRESTER et al., 2018; CATTANEO et al., 2020; JUCHHEIM et al., 2020; JACOBS et al., 2021). Otra variable a considerar es la identidad de las especies, pues esta modifica los resultados de la mezcla (BRAVO et al., 2021), por lo que es necesario evaluar todas las posibles mezclas de especies, para así poder definir una estrategia de gestión adecuada para cada composición de especies (BRAVO et al., 2021).

En este estudio, nos hemos centrado en los rodales mixtos de roble albar (*Quercus petraea* (Matt.)Liebl) y pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.), dos especies muy extendidas en Europa (VALLET & PEROT, 2018). *Pinus sylvestris* es la especie con mayor extensión de superficie en Europa (MONTERO et al., 2008; ALDEA MALLO, 2018) y con gran tradición silvícola por sus múltiples funciones como especie productiva y protectora (MONTERO et al., 2008). Por su parte, *Quercus petraea* tiene un valor ambiental muy significativo, siendo el hábitat de valiosas especies animales como *Ursus arctos arctos* en el norte de España. Esto, unido a su importante valor protector como especie de montaña hace necesario plantearse su conservación (CLEVENGER et al., 1992; REQUE, 1996; RUIZ-VILLAR et al., 2019).

Por otra parte, es importante señalar que la medición y asignación del crecimiento de los árboles juega un papel primordial a la hora de identificar cómo los bosques están respondiendo a un clima cambiante (JANOWIAK et al., 2017), lo que constituye una parte fundamental en la planificación de la gestión forestal para apoyar la toma de decisiones (JANOWIAK et al., 2017; LUOMA et al., 2019). Por este motivo, en las últimas dos décadas, muchos estudios se han centrado en rodales mixtos, principalmente de *Pinus sylvestris* con otras especies centroeuropeas como *Picea abies* o *Fagus sylvatica*, por ejemplo (BAUHUS et al., 2017a; DEL RÍO et al., 2017; HEYM et al., 2017; JUCHHEIM et al., 2020; JACOBS et al., 2021). Pero existen muy pocos estudios (DEL RÍO et al., 2009; PRETZSCH et al., 2020; STECKEL et al., 2020) que analicen el comportamiento del pino silvestre junto con el roble, a pesar de ser otra especie muy ampliamente distribuida a lo largo del continente europeo (JONES, 1959) y, desde el punto de vista de gestión forestal adaptativa, la alta resistencia a la sequía que presentan estas dos especies, hace que el estudio y entendimiento de su comportamiento en conjunto sea cada vez más importante (STECKEL et al., 2020).

Todavía se carece de conocimientos científicos sobre las ventajas específicas de los rodales formados por varias especies (PRETZSCH & FORRESTER, 2017). En los rodales mixtos, en los que una especie puede dominar a la otra (PRETZSCH & FORRESTER, 2017), la competencia es difícil de controlar. Por lo tanto, los modelos de crecimiento y producción forestal se han centrado generalmente en la competencia intraespecífica (LIU & BURKHART, 1994), pero comprender y predecir las influencias de la competencia interespecífica es cada vez más importante debido al énfasis en la gestión de masas o rodales mixtos (WEISKITTEL et al., 2011).

Desde la incorporación del TLS en la práctica de la investigación forestal a principios de la década de los 2000, los datos del TLS se han utilizado para capturar multitud de variables de los árboles y se ha analizado su utilidad en los estudios de inventariación (WEISS, 2009). En la actualidad, los estudios recientes que incorporan esta tecnología, se han centrado en la medición del área de proyección de la copa y del volumen de la copa basándose en los datos de la nube de puntos (LIN et al., 2017). Siguiendo estas líneas de trabajo hemos utilizado los datos de las nubes de puntos,

obtenidas mediante TLS en masas puras y mixtas de roble albar y pino silvestre, para mejorar las ecuaciones predictivas del tamaño de las copas. Esto nos permite, no solo comprender mucho mejor la interacción entre las especies, sino también incorporar esta nueva información de forma más ágil (SWANSTON et al., 2016), por lo que los gestores pueden anticipar mejor las posibles condiciones futuras de la masa forestal (JANOWIAK et al., 2017).

2. Objetivos

El objetivo de este estudio fue analizar, mediante el uso del TLS, las variables de la copa de *Pinus sylvestris* y *Quercus petraea*, para poder así determinar cómo la competencia intra e interespecífica afecta a la forma de la copa de estas dos especies.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

Nuestro estudio se ha centrado en un bosque mixto de *Pinus sylvestris* y *Quercus petraea* situado en la provincia de Palencia, Castilla y León (42°54'48" N, 4°14'31" W). La zona de estudio se caracteriza por un clima de influencias continentales y atlánticas (temperatura media anual de 9,9°C y precipitación media anual de 1.044 mm). En las masas seleccionadas para el estudio no se había realizado ninguna corta en los últimos 10 años. Los pinos allí existentes fueron plantados a principios de los años 70, y los robles proceden de regeneración natural.

En 2017 establecimos dos triplete de estudio. Cada triplete consto de tres parcelas situadas una al lado de la otra y con condiciones de emplazamiento similares. Fueron parcelas rectangulares, cuyos límites estaban marcados con postes de madera de 50 cm de altura en cada esquina (Figura 1). El tamaño de las parcelas vario con el objetivo de incluir al menos 40 árboles de cada especie, de los cuales un mínimo de 20 fuesen dominantes (Tabla 1).



Figura 1. Ubicación de las parcelas de estudio. Los puntos blancos representan el límite de las esquinas de cada parcela y los números que aparecen junto a ellos representan su ID de parcela.

Tabla 1. Datos de inventario de los tripletes de roble-pino, donde ID Parcela es el identificador de cada una de las parcelas; "Masa" indica la condición de la parcela (pura o mixta) y las letras Ps y Qp son las abreviaturas para *Pinus sylvestris* y *Quercus petraea* respectivamente. n/parcela representa el número total de árboles dentro de cada parcela; n pinos el número de *Pinus sylvestris*, n robles el número de *Quercus petraea*, y n otros el número de otras especies dentro de las parcelas diferentes de pinos y robles.

Triplete	ID Parcela	Tam. Parcela (m)	Masa	n/parcela	n pinos	n robles	n otros
1	1	25x25	pura-Ps	70	63	7	--
	7	30x30	pura-Qp	102	0	87	15
	4	25x25	mix-PsQp	103	48	55	2
2	2	30x30	pura_Ps	78	57	21	--
	5	20x30	pura-Qp	85	4	81	--
	6	30x30	mix-PsQp	107	44	63	--
TOTAL				545	216	314	17

3.2. Toma de datos

Toma convencional

Se realizó el inventariado de los árboles cuyo diámetro normal (DAP) era igual o superior a 7 cm, se identificaron las especies, se etiquetaron (ID del árbol) y se registró su posición (coordenadas cartesianas x e y) con una estación total Topcon 220. El DAP se midió con un calibre (cm); la altura total y la altura hasta la base de la copa se midieron en m con Vertex III (Haglöf Sweden). Por último, se midieron los radios de proyección de las copas de los árboles (en cuatro direcciones: N, E, S, O) con cinta métrica. El resumen de dicho inventario se muestra en la Tabla 2.

Tabla 2. Características del rodal de las especies estudiadas tomadas con métodos convencionales. n representa el número de especies arbóreas totales. DAP es el diámetro a la altura del pecho en cm. TH es la altura total del árbol en m. CBH es la altura hasta la base de la copa en m. CPA es el área de proyección de copa en cm², y BA es el área basimétrica en m²/ha.

		Especie principal					
		Pino			Roble		
		n= 216			n= 314		
DAP (cm)	min	13,60			7,20		
	media (± SD)	29,69	±	6,61	19,91	±	6,51
	Mediana	29,73			19,65		
	Max	53,35			60,50		
	Min	10,50			4,00		
TH (m)	media (± SD)	18,23	±	1,90	17,32	±	2,93
	Mediana	18,60			18,00		
	Max	23,90			23,70		
	Min	1,10			2,00		
CBH(m)	media (± SD)	12,56	±	2,08	11,67	±	2,21
	Mediana	12,70			12,00		
	Max	17,50			16,70		
	Min	0,59			0,14		
CPA (m ²)	media (± SD)	12,50	±	8,80	9,88	±	9,37
	Mediana	10,71			7,49		
	Max	56,61			114,20		
	Min	0,17			0,06		
BA (m ² /ha)	media (± SD)	0,92	±	0,41	0,50	±	0,40
	Mediana	0,90			0,43		
	Max	2,49			4,96		
	Min	0,00			0,00		

Toma y procesamiento de datos con TLS

Los datos del escaneo láser terrestre (TLS) se realizaron durante febrero y marzo de 2020. Antes de escanear, georreferenciamos las parcelas con un equipo GPS submétrico Leica modelo

SR20 de una sola frecuencia con recepción de antena externa AT501. Registramos 3 esquinas de cada parcela durante al menos 30 minutos para minimizar los errores de posicionamiento. Cada uno de estos puntos fue identificado en el campo para que fuera fácilmente reconocible a través de las imágenes del escáner. De esta manera pudimos superponer las nubes de puntos con el mapa de árboles creado por la estación total para identificar, así, cada árbol medido con nuestros archivos de nubes de puntos.

Nuestros datos TLS se capturaron con un dispositivo Faro Focus 3D. El escáner láser se montó en un trípode a 1,3 m del suelo. Para cubrir todos los árboles pertenecientes a las parcelas y, se realizó un diseño previo de enfoque de escaneo múltiple en cada mapa de parcela de árboles con aproximadamente 12 posiciones de escáner por parcela. Sin embargo, la cantidad final de posiciones del escáner varió dependiendo de la densidad del rodal para reducir la obstrucción y asegurar que los troncos de los árboles fueran capturados desde todos los lados. Para poder alinear los escaneos de todas las diferentes perspectivas en una sola nube de puntos, se utilizaron 15 esferas de plástico blanco de 18 cm de diámetro colocadas en estacas de madera de un metro. El tiempo total necesario para escanear cada parcela fue de unas 2 horas.

El procesamiento de los datos se realizó en un único archivo de nube de puntos extensión .xyz con el software Faro Scene Versión 7.0 (Faro Technologies Inc., Lake Marry, USA). Las nubes de puntos se importaron al módulo IMispect del software Polyworks Versión 12.1.3 (InnovMetric Software Inc.) (FERRARESE et al., 2015; HACKENBERG et al., 2015; BARBEITO et al., 2017), junto con un archivo .csv con las coordenadas UTM de cada árbol tomadas con la estación total. De este modo, las imágenes en 3D se pudieron emparejar con la identificación de cada árbol.

Una vez identificados los árboles, se procedió a la segmentación de cada uno de ellos. La segmentación consiste en obtener una nube de puntos por cada árbol perteneciente a la parcela, es decir, debemos tener tantas nubes de puntos como árboles hay en la parcela (Tabla 1). Para el Triplete 1 este aislamiento se realizó manualmente: editamos en IMispect la nube de puntos original seleccionando cada árbol y haciendo una copia de la nube de puntos para cada uno de ellos. Los árboles del Triplete 2 se aislaron primero mediante un algoritmo desarrollado por (JACOBS et al., 2020). En ambos casos fue necesario refinar los datos de forma manual con el software Mispect. Se identificaron todos los árboles pertenecientes a las parcelas de estudio, pero debido a la oclusión del dosel, especialmente en los rodales de roble, que imposibilitaba la separación de los árboles, el estudio se realizó finalmente con el 91,2% del total.

3.3. Análisis de los datos

Se validaron los datos TLS mediante test de Kolmogorov-Smirnov y el test de concordancia de Lin (LIN, 1989). A partir de este punto, se han analizado cuatro variables de copa: Altura a la máxima amplitud de copa (mcwh), Altura a la Base de la Copa (cbh), Proyección del Área de la Copa (cpa) y Volumen de Copa (cv). Basándonos en la literatura de modelización forestal, se probaron diferentes modelos lineales y no lineales para explicar las variables de respuesta de la copa (Tabla 3), utilizando cuatro tipos de variables explicativas: tamaño del árbol (DAP, TH), densidad (BA), competencia (BAL, CI) y mezcla del rodal (diversos ratios). La densidad, competencia y mezcla se definieron para cada árbol bajo tres radios de influencia (5, 7,5 y 10 m). Estos radios se eligieron acorde al tamaño total de cada parcela de estudio (30x30m) y al tamaño máximo de copa de nuestra muestra (7,41m) asumiendo que el radio de influencia entre árboles se encuentra entre 1,5 y 2,5 veces el tamaño de su copa. (UZQUIANO et al., 2021).

Tabla 3. Modelos explicativos definidos para este estudio. Siendo s = tamaño, d = densidad, c = competencia y m = mezcla, α_0 = Intercepto, α_{1-4} = parámetros de cada coeficiente (s , d , c , y m respectivamente), ε_i = error

Modelos	Autor
---------	-------

$$mcwh = \frac{TH}{1 + e^{\alpha_0 * s + \alpha_1 * d + \alpha_3 * c + \alpha_4 * m + \varepsilon_i}} \quad (\text{PAIN \& HANN, 1982})$$

$$cbh = \frac{MCWH}{1 + e^{\alpha_0 * (\frac{d}{s}) + \alpha_1 * d + \alpha_3 * c + \alpha_4 * m + \varepsilon_i}} \quad (\text{HANN et al., 2003})$$

$$cpa = e^{\alpha_0 + \alpha_1 s + \alpha_2 d + \alpha_3 c + \alpha_4 m + \varepsilon_i} \quad (\text{RITTER \& NOTHDURFT, 2018})$$

$$cv = \alpha_0 + \alpha_1 * s + \alpha_2 * d + \alpha_3 * c + \alpha_4 * m + \varepsilon_i \quad (\text{SANQUETTA et al., 2015})$$

4. Resultados

Los modelos seleccionados fueron aquellos que presentaban (1) el valor más bajo del índice de Akaike (AIC) y (2) un correcto sentido biológico, i.e. que las variables y los coeficientes de cada modelo fuesen coherentes con el desarrollo natural del crecimiento del árbol. Los resultados se muestran en la Tabla 4. Para todos los casos, el mejor modelo seleccionado ha sido el modelo con el menor índice AIC excepto para la variable MCWH en ambas especies, donde se seleccionaron los modelos con el segundo índice AIC debido a que los primeros no tenían sentido biológico.

Tabla 4. Modelos explicativos seleccionados para cada variable de respuesta (Variable) y especies (Ps=Pinus sylvestris y Qp= Quercus petraea) como los que mejor se ajustan por presentar su índice de Akaike más bajo y seguir criterios biológicos lógicos. r= radio de influencia (5, 7,5 y 10 m) al cual las variables explicativas son significativas; s= tamaño; d= densidad; c= competencia; m= mezcla; α_0 = Término independiente; α_{1-4} = los números de coeficientes para cada variable explicativa (tamaño, densidad, competencia y mezcla). AIC = Akaike, prueba K-S = valor P de la prueba Kolmogorov Smirnov para los residuos, R²= coeficiente de determinación del modelo.

Variable	Especie	r	s	d	c	m	α_0	α_1	α_2	α_3	α_4	AIC	K-S test	R ²
mcwh	Ps	10			Cl	Ratio BAL _{pine}				-0,11	-1,13	646,59	0,08	0,54
	Qp	10	TH			Ratio BA _{pine}		-0,095			0,273	890,47	0,01	0,78
cbh	Ps	5	DAP		BAL _{pine}	Ratio BAL _{pine}		-22,87		0,1	-0,41	557,21	0,22	0,71
	Qp	10	DAP	ln(BA _{total})	BAL _{total}	Ratio BAL _{pine}		-14,43	0,05	0,04	0,17	936,91	0,54	0,74
cpa	Ps	10	DAP	BA _{total}	Cl			0,065	0,018	-0,096		981,45	0,19	0,66
	Qp	7,5	DAP	BA _{total}	BAL _{total}	Ratio n _{pine}	0,81	0,039	0,089	-0,186	1,15	1203,11	0,001	0,70
cv	Ps	10	d ² H	BA _{total}	Cl.			0,0015	0,44	2,35		1491,12	0,1	0,55
	Qp	7,5	d ² H	BA _{total}	BAL _{pine}	Ratio BA	-20,28	0,003	1,03	-4,29	46,92	1904,9	0,01	0,64

Observamos que las variables de tamaño del árbol son significativas para todos los casos, con la única excepción de mcwh para los pinos. En todos los casos, cuanto más grande es el árbol, más aumenta el crecimiento del cbh, mcwh, cpa y cv. Es decir, cuanto más grande sea el árbol, más alta y ancha será la copa. En cuanto a la competencia, resulta significativa positiva para las variables mcwh y cpa de los pinos, sin embargo se observa que para el resto de las variables la competencia tiene un efecto negativo en las formas de la copa, pues para ambas especies las copas son más cortas y estrechas.

La variable mezcla es siempre significativa para los robles. La presencia de pinos hace que la altura de las copas de los robles (mcwh y cbh) sea menor, pero, por el contrario, hace que su proyección y volumen de copa sean mayores.

5. Discusión

Gracias a los datos capturados con TLS, en este estudio hemos podido analizar en detalle la copa de estas especies, tanto en condiciones puras como de mezcla. Nuestros resultados sugieren que hay efectos tanto de competencia como de mezcla en las dimensiones y la forma de la copa de los robles y pinos, lo que sugiere que la mezcla de especies modifica el tamaño y la forma de la copa (BAUHUS et al., 2017b).

En cuanto a la mezcla, los modelos explicativos revelaron que la presencia de pinos afectó positivamente a la expansión de la copa de los robles (expresada como cv y cpa), pudiendo esto expresar una ventaja competitiva de *Quercus petraea* sobre una especie más demandante de luz, como es en este caso de estudio el *Pinus sylvestris* (TOÍGO et al., 2018). Por el contrario, los pinos parecen tener copas más altas cuando crecen junto a robles. Nuestros resultados sugieren que la copa de los robles, en presencia de pinos, permanece bajo la copa de los pinos, ocupando el espacio entre los troncos de los pinos, esa puede ser la razón por la que los robles, en presencia de pinos, presentan alturas de copas más cortas, pero más anchas, al contrario que los pinos donde las copas comienzan en un punto más alto cuando crecen junto con los robles.

Nuestros resultados sugieren la existencia de un dosel de copas multicapa en los rodales de robles-pinos en el norte de España. Para explicarlo, nuestra hipótesis plantea que las copas multicapa se producen por la complementariedad de las formas de las copas de pinos y robles debido a la distinta arquitectura que presentan sus copas al estar en presencia unas de otras. Por un lado, la combinación de especies arbóreas tolerantes y no tolerantes a la sombra (MCELHINNY et al., 2005; DEL RÍO et al., 2016), junto con el crecimiento más lento de los robles, conducen a una diferenciación en el dosel. Las especies tolerantes a la sombra tienden a tener una forma de copa optimizada para la captación de luz en condiciones limitantes (AIBA & NAKASHIZUKA, 2008) y en las mezclas obligan a las especies no tolerantes a crecer para alcanzar el nivel superior del dosel. Además, la complementariedad en el uso de los recursos aparece cuando en invierno la falta de hojas del roble permite a los pinos captar luz y realizar la fotosíntesis.

Sin embargo, la mezcla también limita los recursos lumínicos en verano, creando una competencia interespecífica, como hemos visto en nuestro análisis. Este hecho puede provocar cambios en la alometría de las copas de las especies arbóreas (TOÍGO et al., 2018). Nuestros resultados sugieren una complementariedad en la ocupación del espacio del dosel; los robles producen copas más anchas y los pinos troncos más grandes para poder captar la luz por encima de los robles. Esto puede explicarse por las diferencias en la persistencia del follaje durante el año (BRAVO et al., 2021), y por las variaciones interespecíficas en la arquitectura de la copa y la altura, cuando se combinan especies con diferente temperamento. con especies arbóreas de mayor expansión lateral (PRETZSCH & SCHÜTZE, 2014; AMMER, 2019).

Otro aspecto a considerar, el origen del bosque, es decir, la plantación o la regeneración natural puede afectar a los árboles y a la vegetación asociada en relación con las masas puras (HIMES & PUETTMANN, 2020) de la misma manera que estamos viendo en nuestro estudio que combina la plantación de pinos con la regeneración natural de robles.

Esta aparente relación entre los robles que crecen junto a los pinos puede estar de acuerdo con la competencia por los recursos en los bosques mixtos, que lleva a las especies arbóreas a la diversificación temporal y a la partición del nicho espacial, como sugieren (ALDEA, 2018; WILLIAMS et al., 2017).

Este estudio uno de los trabajos, hasta la fecha, más exhaustivo centrado en la estructura de la copa de *Quercus petraea* y *Pinus sylvestris*, que contribuye a la comprensión de los efectos de la convivencia de esta mezcla tan ampliamente distribuida. Utilizando el TLS, pudimos centrarnos en el patrón estructural de la copa con gran detalle, con el fin de obtener una visión más profunda de su respuesta en condiciones de mezcla. Pudimos cuantificar aspectos geométricos de la copa de los árboles: La altura a la máxima anchura de copa, la altura de la base de la copa, el área de proyección de la copa y el volumen de la copa, que se realizaron en un gran número de árboles (449 árboles, 193 pinos silvestres y 256 robles albar). De este modo, hemos obtenido información rigurosa sobre las diferencias de copa entre estas dos especies y cómo su tamaño, densidad, competencia y mezcla

en un radio de influencia dado afectan a su forma. Lo que puede ser una explicación plausible a los cambios de productividad identificados entre especies, tal y como afirmaron (RIOFRÍO et al., 2017) para las mezclas de distintas especies de pinos. Como comentan (CATTANEO et al., 2018), la caracterización de la copa nos da información sobre cómo tienden las especies a ocupar el dosel del rodal y ayuda a cuantificar su plasticidad. A diferencia de otras especies caducifolias, que tienen una notable capacidad para ajustar su morfología y fisiología a un determinado conjunto de condiciones lumínicas (DELAGRANGE et al., 2006), los robles mediterráneos presentan una baja plasticidad como resultado de una estrategia conservadora de reutilización de recursos (VALLADARES & NIINEMETS, 2008). Sin embargo, se ha encontrado que las especies tolerantes a la sombra dependen fuertemente de la disponibilidad de otros recursos naturales (SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006).

Este estudio está en línea con lo observado en estudios anteriores, el efecto de la en bosques templados mixtos de caducifolios y coníferas puede depender más de la composición de las especies que del tipo funcional (TOÍGO et al., 2018). Los modelos ajustados sugieren que la mezcla aumenta el índice de complejidad estructural del rodal, tal y como señalan (JUCHHEIM et al., 2020), debido a un mejor aprovechamiento de la luz disponible (CATTANEO et al., 2020) cuando se cultivan conjuntamente especies tolerantes a la sombra e intolerantes.

Por último, cabe destacar que, en los últimos 10 años, no se ha llevado a cabo ningún tipo de tratamiento silvícola en la zona de estudio, pero la silvicultura anterior podría estar causando una influencia residual en nuestros resultados debido al “efecto memoria” encontrado en la dinámica de las masas forestales (PRETZSCH, 2009; LARA et al., 2013). La observación a largo plazo de bosques mixtos y los hallazgos generales son todavía escasos (BAUHUS et al., 2017a), especialmente cuando se trata de análisis de árboles individuales (URIA-DIEZ & POMMERENING, 2017) utilizando recursos de escaneo detallados. Por ello, este trabajo, aporta importantes resultados para conocer la estructura de las copas en bosques puros y mixtos a través del uso de tecnologías de laser escaner terrestre. Teniendo en cuenta que los efectos de la mezcla a nivel de rodal son relevantes para la toma de decisiones y la planificación forestal, por lo que la determinación de las interacciones entre especies es crucial para definir opciones de gestión silvícola sólidas.

6. Conclusiones

La plasticidad de las copas representa uno de los mayores potenciales de las especies arbóreas para adquirir recursos y ocupar el espacio disponible (PRETZSCH, 2019). En este estudio investigamos cómo las formas de las copas de dos especies muy extendidas en Europa, *Pinus sylvestris* y *Quercus petraea*, variaban con el tamaño del árbol, la densidad, la competencia y la mezcla. Obtuvimos modelos predictivos para cuatro variables de la copa (anchura máxima de la copa, altura de la base de la copa, área de proyección de la copa y volumen de la copa) a partir de datos capturados con TLS. Los modelos ajustados en este estudio han confirmado nuestra hipótesis, pues los resultados sugieren que, en las mezclas con pinos, las copas de los robles son más cortas y anchas, mientras que las copas de los pinos son más altas y estrechas cuando crecen junto a los robles. Los modelos que hemos desarrollado proporcionan información precisa sobre las interacciones de las especies que pueden implementarse en los simuladores forestales. Esto, sin duda, ayudará a los gestores forestales a diseñar prescripciones silvícolas más eficaces.

7. Agradecimientos

Este trabajo fue apoyado por el CARE4C H2020-MSCA-RISE-2017, Acuerdo de subvención número 778322, el proyecto de investigación SMART VA183P20 (Junta de Castilla y León) + FEDER. El trabajo de Sara Uzquiano cuenta con el apoyo de una beca FPI de la Junta de Castilla y León y del Fondo Social Europeo 2014-2020. La autora quiere agradecer al Laboratorio de Fotogrametría

Arquitectónica (LFA) de la Escuela de Arquitectura de la Universidad de Valladolid todo el apoyo técnico de TLS prestado durante el proceso de este estudio.

8. Bibliografía

AIBA, M.; NAKASHIZUKA, T.; 2008. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology*. 265-273

ALDEA MALLO, J.; 2018. Tree Growth Dynamic and Thinning response in Mediterranean Pine-Oak Forest Stands. [Tesis de Doctorado, Universidad de Valladolid]. Repositorio Institucional – Universidad de Valladolid.

AMMER, C.; 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytologist*, 221: 50–66.

BARBEITO, I.; DASSOT, M.; BAYER, D.; COLLET, C.; DRÖSSLER, L.; LÖF, M.; DEL RIO, M.; RUIZ-PEINADO, R.; FORRESTER, DI.; BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; 2017. Terrestrial laser scanning reveals differences in crown structure of *Fagus sylvatica* in mixed vs. pure European forests. *Forest Ecology and Management*, 405: 381–390.

BAUHUS, J.; FORRESTER, DI.; PRETZSCH, H.; 2017a. Mixed-species forests: The development of a forest management paradigm. En: BAUHUS, J.; FORRESTER, DI.; PRETZSCH, H. *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. Springer Berlin Heidelberg. 1–25.

BAUHUS, J.; FORRESTER, DI.; PRETZSCH, H.; 2017b. From Observations to Evidence About Effects of Mixed-Species Stands. En: BAUHUS, J.; FORRESTER, DI.; PRETZSCH, H. *Mixed-Species Forests. Ecology and Management*. (Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J, eds.) Springer Berlin Heidelberg. 27–72.

BAYER, D.; SEIFERT, S.; PRETZSCH, H.; 2013. Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees - Structure and Function*, 27: 1035–1047.

BRAVO, F.; ARIZA, AM.; DUGARSUREN, N.; ORDÓÑEZ, C.; 2021. Disentangling the Relationship between Tree Biomass Yield and Tree Diversity in Mediterranean Mixed Forests. *Forests* 2021, Vol 12: 848.

BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; AMMER, C.; 2014. European Mixed Forests: definition and research perspectives. *Forest Systems*, 23: 518–533.

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.

CATTANEO, N.; SCHNEIDER, R.; BRAVO, F.; BRAVO-OVIEDO, A.; 2020. Inter-specific competition of tree congeners induces changes in crown architecture in Mediterranean pine mixtures. *Forest Ecology and Management*, 476: 118-471.

CLEVENGER, AP.; PURROY, FJ.; PELTON, MR.; 1992. Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains, Spain. *Journal of Mammalogy*, 73: 415–421.

DELAGRANGE, S.; MONTPIED, P.; DREYER, E.; MESSIER, C.; SINOQUET, H.; 2006. Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade-tolerant and -intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist*, 172: 293–304.

DISNEY, MI.; BONI VICARI, M.; BURT, A.; CALDERS, K.; LEWIS, SL.; RAUMONEN, P.; WILKES, P.; 2018. Weighing trees with lasers: Advances, challenges and opportunities. *Interface Focus*, 8.

EHBRECHT, M.; SCHALL, P.; AMMER, C.; SEIDEL, D.; 2017. Quantifying stand structural complexity and its relationship with forest management, tree species diversity and microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 242. pp: 1–9.

FERRARESE, J.; AFFLECK, D.; SEIELSTAD, C.; 2015. Conifer crown profile models from terrestrial laser scanning. *Silva Fennica*, 49: 1–25.

FORRESTER, DI.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, PJ.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAVO-OVIEDO, A.; COLL, L.; DEL RÍO, M.; DRÖSSLER, L.; HEYM, M.; HURT, V.; LÖF, M.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PEREIRA, MG.; PLAGA, BNE.; PONETTE, Q.; SKRZYSZEWSKI, J.; STERBA, H.; SVOBODA, M.; ZLATANOV, TM.; PRETZSCH, H.; 2018. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *Journal of Ecology*, 106: 746–760.

FORRESTER, DI.; BAUHUS, J.; 2016. A Review of Processes Behind Diversity–Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports* 2016, 2: 45–61.

GOUGH, CM.; ATKINS, JW.; FAHEY, RT.; HARDIMAN, BS.; 2019. High rates of primary production in structurally complex forests. *Ecology*, 100: e02864.

HACKENBERG, J.; WASSENBERG, M.; SPIECKER, H.; SUN, D.; 2015. Non Destructive Method for Biomass Prediction Combining TLS Derived Tree Volume and Wood Density. *Forests*, 6: 1274–1300.

HANN, DW.; MARSHALL, DD.; HANUS, ML.; LABORATORY, OSUniversityFR; 2003. Equations for predicting height-to-crown-base, 5-year diameter-growth rate, 5-year height-growth rate, 5-year mortality rate, and maximum size-density trajectory for Douglas-fir and western hemlock in the coastal region of the Pacific Northwest.

HEYM, M.; RUÍZ-PEINADO, R.; DEL RÍO, M.; BIELAK, K.; FORRESTER, DI.; DIRNBERGER, G.; BARBEITO, I.; BRAZAITIS, G.; RUŠKYTKĚ, I.; COLL, L.; FABRIKA, M.; DRÖSSLER, L.; LÖF, M.; STERBA, H.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LOMBARDI, F.; STOJANOVIĆ, D.; DEN OUDEN, J.; MOTTA, R.; PACH, M.; SKRZYSZEWSKI, J.; PONETTE, Q.; DE STREEL, G.; SRAMEK, V.; ČIHÁK, T.; ZLATANOV, TM.; AVDAGIC, A.; AMMER, C.; VERHEYEN, K.; WŁODZIMIERZ, B.; BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; 2017. EuMIXFOR empirical forest mensuration and ring width data from pure and mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) through Europe. *Annals of Forest Science*, 74: 9.

HIMES, A.; PUETTMANN, K.; 2020. Tree species diversity and composition relationship to biomass, understory community, and crown architecture in intensively managed plantations of the coastal Pacific Northwest, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 50: 1–12.

HÖWLER, K.; ANNIGHÖFER, P.; AMMER, C.; SEIDEL, D.; 2017. Competition improves quality-related external stem characteristics of *Fagus sylvatica*. *Canadian Journal of Forest Research*, 47: 1603–1613.

IPCC, 2021: Summary for policymakers. In: Climate Change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental Panel on Climate Change [MASSON-DELMOTTE, V., P. ZHAI, A. PIRANI, S.L. CONNORS, C. PÉAN, S. BERGER, N. CAUD, Y. CHEN, L. GOLDFARB, M.I. GOMIS, M. HUANG, K. LEITZELL, E. LONNOY, J.B.R. MATTHEWS, T.K. MAYCOCK, T. WATERFIELD, O. YELEKÇİ, R. YU, AND B. ZHOU (EDS.)]. Cambridge University Press. In Press.

JACOBS, M.; RAIS, A.; PRETZSCH, H.; 2020. Analysis of stand density effects on the stem form of Norway spruce trees and volume miscalculation by traditional form factor equations using terrestrial laser scanning (TLS). *Canadian Journal of Forest Research*, 50: 51–64.

JACOBS, M.; RAIS, A.; PRETZSCH, H.; 2021. How drought stress becomes visible upon detecting tree shape using terrestrial laser scanning (TLS). *Forest Ecology and Management*, 489: 118975.

JANOWIAK, MK.; IVERSON, LR.; FOSGITT, J.; HANDLER, SD.; DALLMAN, M.; THOMASMA, S.; HUTNIK, B.; SWANSTON, CW.; 2017. Assessing stand-level climate change risk using forest inventory data and species distribution models. *Journal of Forestry*, 115: 222–229.

JONES, EW.; 1959. *Quercus L.* *The Journal of Ecology*, 47: 169.

JUCHHEIM, J.; EHBRECHT, M.; SCHALL, P.; AMMER, C.; SEIDEL, D.; 2020. Effect of tree species mixing on stand structural complexity. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 93: 75–83.

KERN, CC.; MONTGOMERY, RA.; REICH, PB.; STRONG, TF.; 2013. Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. *Journal of Plant Ecology*, 6: 101–112.

LARA, W.; BRAVO, F.; MAGUIRE, DA.; 2013. Modeling patterns between drought and tree biomass growth from dendrochronological data: A multilevel approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, 178–179: 140–151.

LIANG, X.; LITKEY, P.; HYYPPA, J.; KAARTINEN, H.; VASTARANTA, M.; HOLOPAINEN, M.; 2012. Automatic Stem Mapping Using Single-Scan Terrestrial Laser Scanning. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 50: 661–670.

LIN, LI.; 1989. A Concordance Correlation Coefficient to Evaluate Reproducibility Author (s): Lawrence I-Kuei Lin Published by: International Biometric Society Stable URL :

<http://www.jstor.org/stable/2532051> REFERENCES Linked references are available on JSTOR for thi. *Biometrics*, 45: 255–268.

LIN, W.; MENG, Y.; QIU, Z.; ZHANG, S.; WU, J.; 2017. Measurement and calculation of crown projection area and crown volume of individual trees based on 3D laser-scanned point-cloud data. *International Journal remote Sensing*, 38: 1083–1100.

LIU, J.; BURKHART, HE.; 1994. Modelling Inter- and Intra-specific Competition in Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Plantations on Cutover, Site-prepared Lands. *Annals of Botany*, 73: 429–435.

LUOMA, V.; SAARINEN, N.; KANKARE, V.; TANHUANPÄÄ, T.; KAARTINEN, H.; KUKKO, A.; HOLOPAINEN, M.; HYYPPÄ, J.; VASTARANTA, M.; 2019. Examining changes in stem taper and volume growth with two-date 3D point clouds. *Forests*, 10: 1–14.

MCELHINNY, C.; GIBBONS, P.; BRACK, C.; BAUHUS, J.; 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218: 1–24.

METZ, JÔ.; SEIDEL, D.; SCHALL, P.; SCHEFFER, D.; SCHULZE, ED.; AMMER, C.; 2013. Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra- and interspecific competition on tree growth. *Forest Ecology and Management*, 310: 275–288.

MONTERO, G.; DEL RÍO, M.; ROIG, S.; ROJO, A.; 2008. Selvicultura de *Pinus sylvestris* L. *Compendio de selvicultura aplicada en España*: 503–534.

PAIN, DP.; HANN, DW.; 1982. Maximum crown-width equations for southwestern oregon tree species. *Forest Research Lab*, 46: 20.

PRETZSCH, H.; 2009. *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer, Berlin, Heidelberg.

PRETZSCH, H.; 2019. The Effect of Tree Crown Allometry on Community Dynamics in Mixed-Species Stands versus Monocultures. A Review and Perspectives for Modeling and Silvicultural Regulation. *Forests 2019, Vol 10*: 810.

PRETZSCH, H.; FORRESTER, DI.; 2017. Stand Dynamics of Mixed-Species Stands Compared with Monocultures. In: *Mixed-Species Forests. Ecology and Management*. (Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J, eds.) Springer Nature, Berlin. 117–209.

PRETZSCH, H.; FORRESTER, DI.; BAUHUS, J.; 2017. *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. (Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J, eds.). Springer, Berlin, Heidelberg.

PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G.; 2014. Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, 23: 560–572.

PRETZSCH, H.; STECKEL, M.; HEYM, M.; BIBER, P.; AMMER, C.; EHBRECHT, M.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; ORDÓÑEZ, C.; COLLET, C.; VAST, F.; DRÖSSLER, L.; BRAZAITIS, G.; GODVOD, K.;

JANSONS, A.; DE-DIOS-GARCÍA, J.; LÖF, M.; ALDEA, J.; KORBOULEWSKY, N.; REVENTLOW, DOJ.; NOTHDURFT, A.; ENGEL, M.; PACH, M.; SKRZYSZEWSKI, J.; PARDOS, M.; PONETTE, Q.; SITKO, R.; FABRIKA, M.; SVOBODA, M.; ČERNÝ, J.; WOLFF, B.; RUÍZ-PEINADO, R.; DEL RÍO, M.; 2020. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, 139: 349–367.

REQUE, JA.; 1996. Selvicultura de *Quercus petraea* L. y *Quercus robur* L. En: Serrada, R., Montero, G., Reque, J.A (eds): Compendio de Selvicultura. Madrid.

DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; ALBERDI, I.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; BRUNNER, A.; CONDÉS, S.; DUCEY, MJ.; FONSECA, T.; VON LÜPKE, N.; PACH, M.; PERIC, S.; PEROT, T.; SOUIDI, Z.; SPATHELF, P.; STERBA, H.; TIJARDOVIC, M.; TOMÉ, M.; VALLET, P.; BRAVO-OVIEDO, A.; 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.; PRETZSCH, H.; RUÍZ-PEINADO, R.; AMPOORTER, E.; ANNIGHÖFER, P.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, DI.; HEYM, M.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MADRICKIENE, E.; MATOVIĆ, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SCHÜTZE, G.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; STOJANOVIĆ, D.; SVOBODA, M.; ZLATANOV, TM.; BRAVO-OVIEDO, A.; 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal of Ecology*. 105(4), 1032–1043.

DEL RÍO, M.; STERBA, H.; DEL RÍO, M.; STERBA, H.; 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* Article published by EDP Sciences. *Ann For Sci*, 66: 502.

RIOFRÍO, J.; DEL RÍO, M.; BRAVO, F.; 2017. Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *Forestry*, 90: 381–392.

RITTER, T.; NOTHDURFT, A.; 2018. Automatic assessment of crown projection area on single trees and stand-level, based on three-dimensional point clouds derived from terrestrial laser-scanning. *Forests*, 9: 237.

RUIZ-VILLAR, H.; MORALES-GONZÁLEZ, A.; BOMBIERI, G.; ZARZO-ARIAS, A.; PENTERIANI, V.; 2019. Characterization of a brown bear aggregation during the hyperphagia period in the Cantabrian Mountains, NW Spain. *Ursus*, 29: 93–100.

SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, MA.; 2006. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology*, 26(11): 1425–1433.

SANQUETTA, CR.; BEHLING, A.; DALLA CORTE, AP.; ARLINDO SIMON, A.; LOURENCO RODRIGUES, A.; CAMACHO CADORI, G.; COSTA JUNIOR, S.; 2015. Modelling crown volume in *Acacia mearnsii* stands. *African Journal of Agricultural Research*, 10: 2756–2762.

STECKEL, M.; DEL RÍO, M.; HEYM, M.; ALDEA, J.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; ČERNÝ, J.; COLL, L.; COLLET, C.; EHBRECHT, M.; JANSONS, A.; NOTHDURFT, A.; PACH, M.; PARDOS, M.; PONETTE, Q.; REVENTLOW, DOJ.; SITKO, R.; SVOBODA, M.; VALLET, P.; WOLFF, B.; PRETZSCH, H.; 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461: 117998

SWANSTON, CW.; JANOWIAK, MK.; BRANDT, LA.; BUTLER, P.R.; HANDLER, SD.; SHANNON, PD.; PIERRE, M.; 2016. United States Department of Agriculture Forest Adaptation Resources: Climate Change Tools and Approaches for Land Managers, 2nd edition.

TOÏGO, M.; PEROT, T.; COURBAUD, B.; CASTAGNEYROL, B.; GÉGOUT, JC.; LONGUETAUD, F.; JACTEL, H.; VALLET, P.; 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology*, 106: 1073–1082.

URIA-DIEZ, J.; POMMERENING, A.; 2017. Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors. *Ecological Modelling*, 356: 117–126.

UZQUIANO, S.; BARBEITO, I.; MARTÍN, RS.; EHBRECHT, M.; SEIDEL, D.; BRAVO, F.; 2021. Quantifying Crown Morphology of Mixed Pine-Oak Forests Using Terrestrial Laser Scanning. *Remote Sensing 2021, Vol 13*: 4955.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü.; 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 237–257.

VALLET, P.; PEROT, T.; 2018. Coupling transversal and longitudinal models to better predict *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* stand growth under climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 263: 258–266.

WEISKITTEL, AR.; HANN, DW.; KERSHAW, JAJR.; VANCLAY, JK.; 2011. Forest Growth and Yield Modeling. First Edit. John Wiley & Sons

WEISS, J.; 2009. Application and statistical analysis of terrestrial laser scanning and forest growth simulations to determine selected characteristics of Douglas-Fir stands. 51: 123–137.

WILLIAMS, LJ.; PAQUETTE, A.; CAVENDER-BARES, J.; MESSIER, C.; REICH, PB; 2017. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution 2017, 1:4*: 1–7.