



Agrociencia

ISSN: 1405-3195

agrocien@colpos.mx

Colegio de Postgraduados

México

Torres Rojo, Juan M.; Velázquez Martínez, Alejandro
Índice de densidad relativa para rodales coetáneos mezclados
Agrociencia, vol. 34, núm. 4, julio-agosto, 2000, pp. 497-507
Colegio de Postgraduados
Texcoco, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30234413>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

ÍNDICE DE DENSIDAD RELATIVA PARA RODALES COETÁNEOS MEZCLADOS

RELATIVE STAND DENSITY INDEX FOR MIXED EVEN-AGED STANDS

Juan M. Torres-Rojo¹ y Alejandro Velázquez-Martínez²

¹División de Economía. Centro de Investigación y Docencia Económica. Carretera México-Toluca Núm. 3655. Lomas de Santa Fé. México, D. F. (torresrj@dis1.cide.mx). ²Especialidad de Postgrado Forestal. IRENAT. Colegio de Postgraduados. 56230, Montecillo, Edo. de México. (alejvela@colpos.colpos.mx).

RESUMEN

Se propone un modelo de densidad relativa para rodales coetáneos mezclados. Este modelo permite evaluar densidad en rodales compuestos por especies de tolerancia diferente; adicionalmente, hace comparables las medidas de densidad independientemente de la edad y composición del rodal. El modelo generaliza el principio del Índice de Densidad de Reineke para considerar una mezcla de especies. El soporte teórico del modelo se basa en la regla del autoaclareo aplicada a poblaciones mezcladas. El modelo considera posibles variaciones en el intercepto y pendiente de la línea de densidad máxima para diferenciar proporciones de especies en una población mezclada. Se identifican los atributos del modelo para evaluar densidad en rodales coetáneos, así como posibles extensiones para evaluar densidad en rodales incoetáneos. Se presentan algunas recomendaciones para integrar la base de datos, los modelos a usar en el ajuste, así como transformaciones a variables que permiten mejorar las estimaciones. Finalmente, se muestra una aplicación empírica llevada a cabo en bosques mezclados del Estado de Durango. Los resultados establecen la existencia de interceptos y pendientes diferentes para la línea de densidad máxima en rodales de diferentes especies.

Palabras clave: Autoaclareo, índice de Reineke, recursos naturales renovables, rodales mezclados.

INTRODUCCIÓN

Las medidas de densidad relativa han sido desarrolladas por investigadores forestales para describir el grado de aglutinamiento de un rodal en relación con una condición estándar de densidad. Estas medidas se han usado como herramientas para indicar condiciones de competencia dentro de un rodal, recomendar la aplicación de tratamientos silvícolas, o para predecir el crecimiento y rendimiento de rodales. Las medidas tradicionales de densidad relativa como el Índice de Densidad de Reineke (Reineke, 1933), la Relación Área-Árbol (Chisman y Schumacher, 1940), el Factor de Competencia de Copas (Krajicek *et al.*, 1961), y el Índice de Densidad Relativa (Curtis, 1970) entre otros,

ABSTRACT

A relative stand density model for mixed even-aged stands is proposed. This model allows for stand density evaluation in stands composed by species with different tolerance; in addition, the model allows comparisons among the density measurements regardless the stand age and composition. The model generalizes the principle of Reineke's stand density index to account for multiple species. Its theoretic support is based on the self-thinning rule applied to mixed populations. The model accounts for possible variations in intercept and slope of the maximum density line when different proportions of species in a mixture are considered. Model attributes to evaluate stand density in even-aged stands are identified, as well as possible model extensions to evaluate density in uneven-aged stands. Some recommendations about the integration of the data base, the models to fit, as well as variable transformations to use in order to improve the estimates are presented. Finally, an empirical application is presented, which is conducted in mixed forests located in the state of Durango. Results show the existence of different intercepts and slopes for the maximum density line in stands having different species.

Key words: Self-thinning, Reineke's stand density index, natural renewable resources, mixed stands.

INTRODUCTION

Forest researchers have developed relative density measurements for describing the crowding degree of a stand related to a standard condition of density. These measures have been used as tools to indicate stand competition conditions, recommend the application of silvicultural treatments, or predict growth and yield of stands. Traditional measures of relative density as the Reineke's Stand Density Index (Reineke, 1933), the Tree-Area Ratio (Chisman and Schumacher, 1940), the Crown Competition Factor (Krajicek *et al.*, 1961), and the Relative Density Index (Curtis, 1970), were developed supposing very particular stand conditions, like a homogeneous species composition and a specific age distribution. However, most of the unmanaged or extensively managed stands do not show these features. On the other hand, some managed stands require the presence of several species or several strata in order to

se desarrollaron suponiendo condiciones muy particulares en los rodales, como una composición homogénea de especies y una distribución específica de edades. Sin embargo, en la práctica la mayoría de los rodales "no manejados" o manejados extensivamente no presentan estas características. Por otro lado, algunos rodales manejados requieren del desarrollo de varias especies, o bien varios estratos, a fin de promover o recuperar la productividad y vigor de los mismos. En ambos casos, cualquier estrategia de manejo del rodal requerirá una medida de densidad relativa que evalúe diferentes condiciones de competencia dentro de éste, independientemente de la composición o estructura del mismo.

La comparación de condiciones de competencia con varias especies trae asociado el problema de evaluar distintos grados de tolerancia a la sombra para las especies dentro de un rodal, problema que se podría complicar aún más al considerar diferencias en la estructura del mismo. Algunos autores han considerado el problema de relacionar las medidas de densidad con el grado de tolerancia a la sombra de las especies (Kohyama, 1980; McGee, 1984; Meng, 1986). En la mayoría de los casos, los autores concuerdan en que estas relaciones se pueden explicar por los diferentes grados de aglutinamiento que puede tolerar una mezcla específica. Por su parte, otros autores han apoyado la idea de que los grados de aglutinamiento se pueden explicar por la relación entre el tamaño promedio máximo alcanzable por una mezcla y el número de individuos presentes, *i.e.*, la extensión de la regla del autoaclareo a rodales mezclados (Westoby, 1984).

Puettmann *et al.* (1992) consideraron la importancia de incluir la proporción exacta de las especies dentro de una mezcla en trabajos de demografía de poblaciones, en lugar de calificar a las poblaciones solamente como mezcladas (Malmberg y Smith, 1982; Binkley, 1984). En la opinión de Puettmann *et al.* (1992), el "autoaclareo en rodales mezclados debería verse como una superficie de respuesta sobre la cual las proporciones de especies pueden cambiar, y en donde la pendiente e intercepto de la línea de densidad máxima, pueden cambiar con el desarrollo del rodal y el cambio en la proporción de especies".

Por otra parte, en algunos estudios (Lonsdale y Watkinson, 1983) se sugiere que diferencias en las condiciones de sitio podrían alterar la posición o pendiente de la línea de máxima densidad en poblaciones puras. Westoby (1984) mostró que estas diferencias son significativamente grandes cuando la productividad del sitio es afectada por la disponibilidad de luz. Este efecto podría ser importante en poblaciones mezcladas, donde la productividad del sitio define en gran medida la presencia o ausencia de diversas especies, así como el grado de ocurrencia de cada una de ellas. Sin embargo, no existe información que

promote o to recover their productivity and vigor. In both cases, any strategy of stand management will require a relative density measure that evaluates different competition conditions within it, independently of their composition or structure.

The comparison of different competition conditions with several species is associated with the problem of evaluating different degrees of shade tolerance for the species in the stand, which could get even more complicated when considering differences in stand structure. Some authors have considered the problem of relating the density measures to the degree of shade tolerance of the species (Kohyama, 1980; McGee, 1984; Meng, 1986). In most of the cases, the authors agree on these relationships being explainable by the different crowding degrees that a specific mixture can tolerate. On the other hand, other authors have supported the idea that the crowding degrees can be explained by the relationship among the maximum average size possible for a species mixture and the number of trees it holds, *i.e.*, the extension of the self-thinning rule to mixed stands (Westoby, 1984).

Puettmann *et al.* (1992) considered the importance of including the exact proportion of the species inside a mixture when working with population demography, instead of only qualifying the population as mixed ones (Malmberg and Smith, 1982; Binkley, 1984). In the opinion of Puettmann *et al.* (1992), "self-thinning in mixed stands should be viewed as a response surface over which species proportion can change, and where both the slope and intercept of the line of maximum density can vary with the development of the stand and the change in species proportion".

On the other hand, some studies (Lonsdale and Watkinson, 1983) suggest that differences in site conditions could alter the position or slope of the line of maximum density in pure populations. Westoby (1984) showed that these differences are significantly greater when site productivity is affected by light availability. This effect could be important in mixed populations, where site productivity greatly defines the presence or absence of diverse species, as well as the occurrence of each one of them. However, there is no information that verifies the expected variations, which are probably reflected in the characteristics of the line of maximum density.

If assumptions about the applicability of the self-thinning rule for mixed populations are valid, then an extension to the rule under those conditions should consider that: a) each species proportion should represent a response surface with a maximum intercept corresponding to the self-thinning line and presumably a slightly different slope (Puettmann *et al.*, 1992) and; b) species proportion varies according to stand development, therefore the response surface should also change (Puettmann *et al.*, 1992).

verifique las variaciones esperadas, las cuales probablemente se reflejan en las características de la línea de densidad máxima.

En el caso de que las suposiciones sobre la aplicabilidad de la regla del autoaclareo a poblaciones mezcladas sea válida, entonces una extensión a la regla en esas condiciones debería considerar que: a) cada proporción de especies debe representar una superficie de respuesta con un intercepto máximo correspondiente a la línea de autoaclareo y quizás una pendiente ligeramente diferente (Puettmann *et al.*, 1992) y; b) la proporción de especies varía de acuerdo con el desarrollo de los rodales, por tanto la superficie de respuesta también debe cambiar (Puettmann *et al.*, 1992).

Puettmann *et al.* (1992) propusieron una explicación de la relación esperada entre el tamaño medio máximo alcanzable por una población, dado un cierto número de individuos y una mezcla de especies en particular. Esta idea, apoyada por varios estudios (Hillebran *et al.*, 1992; Zeide, 1995), se aplica en este caso para fundamentar la extensión del Índice de Densidad de Reineke (IDR) a una población con mezcla de especies. Así pues, el objetivo de este escrito es desarrollar un modelo de densidad relativa basado en el Índice de Reineke y aplicable a poblaciones mezcladas.

METODOLOGÍA

Fundamentos del modelo propuesto

En este modelo se usa la relación definida por Reineke para calificar una condición particular de densidad, derivado bajo la suposición de que hay una relación directa entre el número de árboles por unidad de superficie (N) y el diámetro cuadrático promedio (Dq) para aquellos rodales de densidad máxima:

$$N = a' Dq^b \quad (1)$$

que también se puede expresar en forma lineal como:

$$\ln(N) = a + b \ln(Dq) \quad (2)$$

donde N representa el máximo número de árboles dado un diámetro cuadrático promedio (Dq); a y b son parámetros del modelo [$a = \ln(a')$].

Reineke definió una relación de densidad relativa para cualquier rodal (coetáneo y de la misma especie), expresada como:

$$\ln(IDR) = a'' + b \ln(Dq_B) \quad (3)$$

donde IDR es referido como el Índice de Densidad de Reineke, Dq_B es el diámetro cuadrático promedio base, sobre el cual se aplican las comparaciones (usualmente 25 cm) y a'' (proporcional a a) muestra la existencia de un intercepto diferente al de la línea de referencia (2).

Puettmann *et al.* (1992) proposed an explanation for the expected relationship between the maximum average size for a population, given a certain number of individuals, and a particular species mixture. This idea, supported by several studies (Hillebrand *et al.*, 1992; Zeide, 1995), is applied in this case to base the extension of the Reineke's Density Index (IDR) to a population with a mixture of species. Hence, the objective of this paper is to develop a relative density model based on Reineke's Index and applicable to mixed populations.

METHODOLOGY

Foundations of the proposed model

This model uses the relationship defined by Reineke to qualify a given density condition, derived by assuming a direct relationship between the number of trees per surface unit (N) and the quadratic mean diameter (Dq) for those stands of maximum density:

$$N = a' Dq^b \quad (1)$$

which can also be linearly expressed as:

$$\ln(N) = a + b \ln(Dq) \quad (2)$$

where N represents the maximum number of trees given a quadratic mean diameter (Dq), and a and b are parameters of the model [$a = \ln(a')$].

Reineke defined a relationship of relative density for any stand (even-aged, single-species populations), expressed as:

$$\ln(IDR) = a'' + b \ln(Dq_B) \quad (3)$$

where IDR is the Reineke's Density Index, Dq_B is the index quadratic mean diameter, over which comparisons are conducted (usually 25 cm) and a'' (proportional to a) shows the presence of an intercept different to that of the reference line (2). To estimate the relative density it is assumed that the intercept a in (2) is variable, so when substituting their equivalence from Model 2 in Model 3 it results that:

$$IDR = N \left(\frac{Dq_B}{Dq} \right)^b \quad (4)$$

In Model 4 it is clear that if having two pure stands with different species and with the same N and Dq , and assuming the same b for both reference lines, the estimate for the IDR will be the same. However, the competition level of both could be different according to each species' shade tolerance.

Results from Puettmann *et al.* (1992) indicate that when a stand is composed of diverse species and shows a particular line of maximum density, it is valid to extend this result and to assume that for each combination of species proportions there is also a narrow relationship

Para estimar la densidad relativa se supone que el intercepto a en (2) es variable, por lo que al substituir su equivalencia del Modelo 2 en el Modelo 3 resulta:

$$IDR = N \left(\frac{Dq_B}{Dq} \right)^b \quad (4)$$

En la Ecuación 4 se aprecia que si se tienen dos rodales puros con diferentes especies y con el mismo N y Dq , y al suponer la misma b para ambas líneas de referencia, se tendrá la misma estimación para el IDR . Sin embargo, la competencia de ambos podría ser diferente de acuerdo con el grado de tolerancia a la sombra de cada especie.

Los resultados de Puettmann *et al.* (1992) indican que cuando un rodal está compuesto por diversas especies y presenta una línea de máxima densidad particular, resulta válido extender este resultado y suponer que para cada combinación de proporciones de especies también existe una relación estrecha entre el número máximo de individuos presentes y el diámetro cuadrático promedio.

Para extender el modelo de Reineke (1933) a varias especies se partirá del supuesto de que la pendiente b no varía para diferentes especies o proporciones de mezclas; Reineke estableció que para la mayoría de las especies que estudió alcanzó un valor cercano a -1.605 . De aquí que con este supuesto y usando del modelo de Reineke (3) las diferencias en el intercepto presentes al incluir diferentes proporciones de especies se pueden integrar en el siguiente modelo:

$$N = \exp (a_1 PS_1 + a_2 PS_2 + a_3 PS_3 + \dots + a_n PS_n) Dq^\beta \quad (5)$$

donde PS_i representa la proporción de la i -ésima especie (en decimales), mientras que a_i ($\forall i = 1, 2, \dots, n$) y β son parámetros del modelo, y N y Dq ya fueron definidos. Obsérvese que en el Modelo 5 la expresión: $\exp (a_1 PS_1 + a_2 PS_2 + a_3 PS_3 + \dots + a_n PS_n)$ es equivalente al parámetro a' del Modelo 1.

Una vez que el modelo se ha ajustado, el problema es calcular el Índice de Densidad (IDR). Al respecto, el Modelo 4, tal y como fue definido por Reineke, no se puede usar para estimar el IDR con una mezcla de especies, ya que N sigue representando el número total de árboles, independientemente de la especie a la que pertenezcan. De aquí que si su valor se incluye directamente en (4), y dado que b es constante, no se podrá diferenciar el IDR cuando se tengan diferentes proporciones de especies.

Para ejemplificar este problema supóngase que se tiene un rodal con dos especies: A y B , con proporciones $PS_A = X$ y $PS_B = 1 - X$, y con un número total de árboles N . Si $X = 1$ entonces se tiene un rodal puro de la especie A y el IDR se puede calcular con (4). Pero si $0 < X < 1$ entonces se tiene un rodal mezclado y (4) ya no es válido. Sin embargo, si fuese posible calcular el número de árboles de la especie A ($PS_A N$) en términos equivalentes a los de la especie B , entonces se tendría un número total de individuos diferente, el cual estaría basado sólo en la especie B y permitiría calcular el IDR con (4). A este número de árboles se le denominará "Número Estándar de Árboles" (NEA) y representa el número de árboles de cualquier mezcla expresado en términos de una

between the maximum number of present individuals and the quadratic mean diameter.

In order to extend the Reineke model to many species, it is supposed that the slope b does not vary for different species or mixture proportions (Reineke, 1933). He found it to be near to -1.605 for most of the species he studied. Based on this assumption and using the Reineke Model 3 the differences in the intercept, present when including different species proportions, can be integrated in the following model:

$$N = \exp (a_1 PS_1 + a_2 PS_2 + a_3 PS_3 + \dots + a_n PS_n) Dq^\beta \quad (5)$$

where PS_i represents the proportion of the i -th species (in decimals), while a_i ($\forall i = 1, 2, \dots, n$) and b are the model parameters and, N and Dq were already defined. Note that in the Model 5 the expression: $\exp (a_1 PS_1 + a_2 PS_2 + a_3 PS_3 + \dots + a_n PS_n)$ is equivalent to the parameter a' in the Model 1.

Once the model has been fitted, the problem is to calculate the Density Index (IDR). With respect to this, the Model 4, as defined by Reineke, can not be used to estimate the IDR when having a species mixture, since N represents the total number of trees, independently of the species to which they belong. Consequently, if their value is included directly in (4), and since b is constant, it will not be possible to distinguish the IDR when having different species proportions.

In order to exemplify this problem let us suppose that there is a stand with two species: A and B , with proportions $PS_A = X$ and $PS_B = 1 - X$, and with a total number of trees N . If $X = 1$ then a pure stand of the species A is obtained and the IDR can be calculated with (4). But if $0 < X < 1$ then the stand is a mixed one and (4) is no longer valid. Nevertheless, if it were possible to calculate the number of trees of the species A ($PS_A N$) in equivalent terms to those of the species B , then a different total number of trees would be obtained, which would be based only on the species B , allowing to calculate the IDR with (4). This number of trees would be named "Standard Number of Trees" (NEA) and it represents the number of trees from any mixture expressed in terms of only one species. If the calculation of this equivalent number of trees were possible, then using the Model 4, an IDR that considers the mixture of species would be automatically estimated. Hence, the problem of calculating the IDR in mixed populations resides in having an estimate of the NEA in terms of a particular species that will be denominated **base species**.

To exemplify the procedure of calculation of the NEA suppose that the line of maximum density for a stand of the base species B is given by the function:

$$\ln(N_B) = \alpha_B + b \ln(Dq) \quad (6)$$

where N_B represents the maximum number of individuals of the base species Dq . Additionally, suppose that the line of maximum density for the sample species mixture is given by the equation:

$$\ln(N_M) = \alpha' + \beta' \ln(Dq) \quad (7)$$

where N_M represents the maximum number of individuals in a mixture given a Dq and for a particular combination M of species proportions;

sola especie. Si el cálculo de este número de árboles equivalente fuese posible, entonces al usar el Modelo 4 automáticamente se estimaría un *IDR* que considera la mezcla de especies; de aquí que el problema para calcular el *IDR* en poblaciones mezcladas radica en tener una estimación del *NEA* en términos de una especie en particular a la que se denominará *especie base*.

Para ejemplificar el procedimiento de cálculo del *NEA* supóngase que la línea de máxima densidad para un rodal de la especie base *B* está dada por la función:

$$\ln(N_B) = \alpha_B + b \ln(Dq) \quad (6)$$

donde N_B representa el máximo número de individuos de la especie base dado Dq . Adicionalmente, supóngase que la línea de máxima densidad para la mezcla de especies muestra está dada por la ecuación:

$$\ln(N_M) = \alpha' + \beta' \ln(Dq) \quad (7)$$

donde N_M representa el máximo número de individuos en una mezcla dado un Dq y para una combinación particular M de proporciones de especies; mientras que β' y α' , son la pendiente y el intercepto, respectivamente, y ambas consideran la existencia de una diferencia con respecto a la pendiente e intercepto de la línea de máxima densidad de la especie base (6). De acuerdo con este modelo la línea de densidad (relativa) donde el rodal muestreado se encuentra dada su actual mezcla (M) y tamaño promedio, se puede representar por:

$$\ln(N_S) = \alpha'' + \beta' \ln(Dq) \quad (8)$$

donde N_S representa el número de individuos en el rodal muestra dado Dq . La Figura 1 muestra las relaciones entre las líneas antes descritas suponiéndose que el plano de la especie base es diferente al de la mezcla de especies. En tal Figura se puede observar que es posible definir una línea adicional en el plano de la especie base que muestre el número equivalente de árboles de la población muestra en términos de la especie base. Este número de árboles es el *NEA*, el cual se puede identificar como la línea de densidad relativa en el Modelo 8, pero ahora representada en el plano de la especie base. La ecuación para esta línea se puede representar por:

$$\ln(NEA) = \alpha + \beta \ln(Dq) \quad (9)$$

Al establecer una relación proporcional entre las líneas de densidad máxima y las líneas de densidad muestra, se puede obtener la siguiente relación de proporciones: $\frac{\ln(N_S)}{\ln(N_M)} = \frac{\ln(NEA)}{\ln(N_B)}$. Sin perder generalidad, esta misma proporción se puede expresar, suponiendo que el valor de Dq es uno, de tal forma que sólo las α 's se usan para expresar la igualdad entre proporciones dado que $\ln(1) = 0$. De esa igualdad, α se puede expresar como: $\alpha = \frac{\alpha_B}{\alpha'} \alpha''$.

Así pues, si se considera que la primera especie es la especie base ($\alpha_1 = \alpha_B$) y substituyendo el valor de α' por el valor esperado de acuerdo con el Modelo 5, α se puede representar como:

while β' and α' are the slope and the intercept, respectively, and both consider the existence of a difference with regard to the slope and intercept of the line of maximum density of the base species (6). According to this model, the line of (relative) density where the sampled stand is located, its current mixture (M) and average size given, can be represented by:

$$\ln(N_S) = \alpha'' + \beta' \ln(Dq) \quad (8)$$

where N_S represents the number of individuals in the sampled stand given Dq . Figure 1 shows the relationships among the lines described before assuming that the plane of the base species is different from that of the mixture of species. In that Figure it is possible to observe that an additional line in the plane of the base species showing the equivalent number of trees from the sampled population in terms of the base species can be defined. This number of trees is referred to as the *NEA*, which can be identified as the line of relative density in the Model 8, but now represented in the plane of the base species. The equation for this line can be represented as:

$$\ln(NEA) = \alpha + \beta \ln(Dq) \quad (9)$$

When establishing a proportional relationship between the lines of maximum density and the sample lines of density, it is possible to

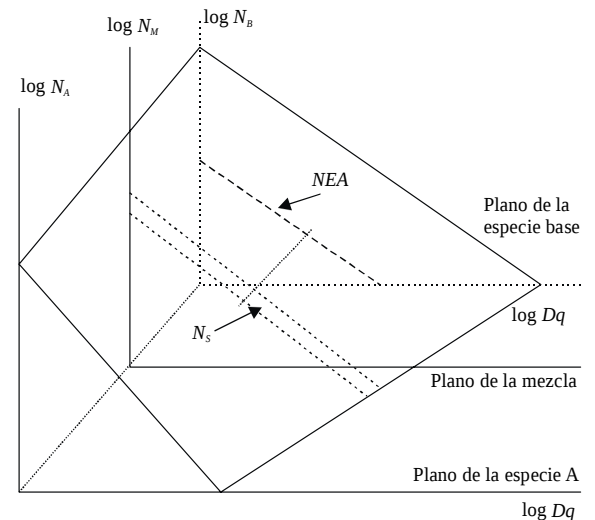


Figura 1. Planos de densidad de rodales mezclados en diferente proporción. N_A = Núm. de árboles de la especie A; N_B = Núm. de árboles de la especie B; N_M = Núm. de árboles de la mezcla de especies A y B; N_S = Núm. de árboles en el rodal actual; *NEA* = Núm. estándar de árboles; Dq = Diámetro cuadrático promedio.

Figure 1. Planes of density of stands in different proportion. N_A = Number of trees of the species A; N_B = Number of trees of the B species; N_M = Number of trees of the mixture of species A and B; N_S = Number of trees in the current stand; *NEA* = Standard number of trees; Dq = Mean quadratic diameter.

$$\alpha = \frac{\alpha_1}{[\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n]} \alpha'' \quad (10)$$

Al despejar el valor de α'' de la Ecuación 8 y substituirlo en (10), para posteriormente incluir este valor en (9), se obtiene la siguiente expresión:

$$\ln(NEA) = \frac{\alpha_1}{[\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n]} \left[\ln(N_S) - \beta' \ln(Dq) \right] + \beta \ln(Dq) \quad (11)$$

Si se supone que la pendiente de la línea de máxima densidad de la especie base es la misma que la de la mezcla en la muestra (i.e., $\beta = \beta'$), entonces el *NEA* se puede expresar como:

$$NEA = \exp \left\{ \left[\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n)} \right] \ln(N_S) \right. \\ \left. + \beta \ln(Dq) \left[1 - \frac{\alpha_1}{(\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n)} \right] \right\} \quad (12)$$

De esta expresión se puede observar que cuando el rodal muestra es un rodal puro y de la especie base, entonces la Ecuación 12 representa el número actual de árboles sin causar el mayor efecto. Si por el contrario, la mezcla cambia, la Ecuación 12 ajusta el número de árboles por la mezcla y el diámetro cuadrático promedio, de tal forma que se integra el efecto del tamaño medio en la mezcla y la proporción de especies en la misma.

Una vez que se estima el número estándar de árboles, el *IDR* para una mezcla (*IDR_M*) se puede calcular aplicando la Ecuación 6 y el *NEA* calculado en (12) como sigue:

$$IDR_M = NEA \left(\frac{Dq_B}{Dq} \right)^\beta \quad (13)$$

El *NEA* tiene una interpretación práctica ya que indica el número equivalente de árboles en un rodal con respecto a una especie base, independientemente de las especies presentes o la proporción de las mismas. Ello posibilita su uso como medida de tolerancia de las especies, crecimiento y rendimiento, o relaciones ecológicas y fisiológicas entre especies dentro de rodales mezclados o puros.

Validez del modelo y extensiones

El Modelo 13 se puede considerar un procedimiento válido para calcular la densidad relativa de un rodal con mezcla de especies si:

1) La pendiente de la línea de máxima densidad es la misma para cualquier grado de mezcla de especies. Este supuesto se podría relajar

obtain the following relationship of proportions: $\frac{\ln(N_S)}{\ln(N_M)} = \frac{\ln(NEA)}{\ln(N_B)}$. Without losing generality, this same proportion can be expressed, assuming that the value of *Dq* is one, so that only the α 's are used to express the equality between proportions since $\ln(1) = 0$. From that equality, α can be expressed as: $\alpha = \frac{\alpha_B}{\alpha'} \alpha''$.

Therefore, considering that the first species is the base species ($\alpha_1 = \alpha_B$) and substituting the value of α' by the expected value according to the Model 5, α can be represented as:

$$\alpha = \frac{\alpha_1}{[\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n]} \alpha'' \quad (10)$$

When taking the value of α'' from the Equation 8 and substituting it in (10), to include this value in (9), the following expression is obtained:

$$\ln(NEA) = \frac{\alpha_1}{[\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n]} \left[\ln(N_S) - \beta' \ln(Dq) \right] + \beta \ln(Dq) \quad (11)$$

If the slope of the line of maximum density of the base species is supposed to be the same as that of the mixture in the sample (i.e., $\beta = \beta'$), the *NEA* can be expressed as:

$$NEA = \exp \left\{ \left[\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n)} \right] \ln(N_S) \right. \\ \left. + \beta \ln(Dq) \left[1 - \frac{\alpha_1}{(\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n)} \right] \right\} \quad (12)$$

As to this expression it is possible to observe that when the sample stand is pure and of the base species, the Equation 12 represents the current number of trees without causing the greatest effect. If on the contrary the mixture changes, the Equation 12 adjusts the number of trees by the mixture and the quadratic mean diameter, so that the effect of the mean size and the species proportion is integrated in the mixture.

Once the standard number of trees has been estimated, the *IDR* for a mixture (*IDR_M*) can be computed by applying the Equation 6 and the *NEA* calculated in (12) as follows:

$$IDR_M = NEA \left(\frac{Dq_B}{Dq} \right)^\beta \quad (13)$$

The *NEA* has a practical interpretation since it indicates the equivalent number of trees in a stand with regard to a base species, independently of the present species or their proportion. It facilitates their use as a measure of species tolerance, growth and yield, or

si simplemente no se considera que β es igual a β' en (11), de tal manera que considere el valor real de la pendiente para la mezcla considerada. Si en el Modelo 7 β se substituye por el término:

$$\beta_1 PS_1 + \beta_2 PS_2 + \beta_3 PS_3 + \dots + \beta_n PS_n \quad (14)$$

donde β_i es el i -ésimo parámetro del modelo para la pendiente, entonces se puede calcular una pendiente para cada proporción de especies dada una mezcla. Si esa pendiente se puede calcular para una mezcla en particular, (β'), entonces al substituirlo en (11) y suponiendo que la primera especie es la especie base, el modelo final para calcular NEA está dado por la expresión:

$$NEA = \exp \left\{ \left[\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n)} \right] \ln(N_S) - (\gamma_1 PS_1 + \gamma_2 PS_2 + \dots + \gamma_n PS_n) \ln(Dq) \right\} + \beta \ln(Dq) \quad (15)$$

El Modelo 15 ahora calcula NEA considerando que la pendiente de la mezcla de especies puede cambiar, evaluando la densidad en el plano de la especie base. Para calcular el IDR con la pendiente variable en el plano de la mezcla sólo basta substituir (15) en (13).

2) La distribución de tamaños (diámetros) de diferentes especies para una mezcla y tamaño promedio en particular no tienen efecto alguno en definir la línea de máxima densidad. Esto significa que es posible tener dos rodales con la misma proporción de especies, el mismo número de árboles y el mismo diámetro cuadrático promedio, pero con diferente distribución de tamaños por especie. Tales diferencias no son consideradas explícitamente en el modelo y podrían ser de gran impacto en el grado de competencia presente en el rodal. Estas diferencias se podrían reducir al definir una ponderación sobre el diámetro cuadrático promedio estimado. El factor de ponderación puede ser la proporción de las especies, lo cual permite diferenciar diversas distribuciones. Si se consideran n especies, el cuadrado del diámetro cuadrático promedio (Dq^2) se puede expresar como:

$$Dq^2 = Dq_1^2 PS_1 + Dq_2^2 PS_2 + \dots + Dq_n^2 PS_n \quad (16)$$

donde Dq_i representa el diámetro cuadrático promedio para la i -ésima especie. La Expresión 16 muestra que si la ponderación se aplica al cuadrado de Dq ésta no tiene efecto alguno. Por el contrario, si las ponderaciones se asocian al Dq se le dará mayor peso a aquellas especies con mayor número de individuos y *viceversa*. Por ello, la expresión recomendada para calcular el diámetro cuadrático promedio ponderado (Dq_w) es: $Dq_w = Dq_1 PS_1 + Dq_2 PS_2 + \dots + Dq_n PS_n$

El parámetro poblacional Dq_w permite diferenciar a aquellos rodales con la misma proporción de especies, el mismo número de individuos y el mismo Dq , pero diferente distribución de tamaños por especie.

ecological and physiological relationships among species within mixed or pure stands.

Model validity and extensions

The Model 13 can be considered as a valid procedure to calculate the relative density of a stand with species mixture if:

1) The slope of the line of maximum density is the same for any degree of species mixture. This assumption could be relaxed simply by considering that β is not equal to β' in (11), so that the real value of the slope for the studied mixture is considered. If in Model 7 β is substituted by the term:

$$\beta_1 PS_1 + \beta_2 PS_2 + \beta_3 PS_3 + \dots + \beta_n PS_n \quad (14)$$

where β_i is the i -th parameter of the model for the slope, then a slope for each species proportion in a mixture can be calculated. If that slope can be calculated for a particular mixture, (β'), thus when substituting it in (11) and assuming that the first species is the base species, the final model for calculating the NEA is given by the expression:

$$NEA = \exp \left\{ \left[\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \dots + \alpha_n PS_n)} \right] \ln(N_S) - (\gamma_1 PS_1 + \gamma_2 PS_2 + \dots + \gamma_n PS_n) \ln(Dq) \right\} + \beta \ln(Dq) \quad (15)$$

The Model 15 now calculates the NEA considering that the slope of the species mixture can change, evaluating the density in the plane of the base species. In order to calculate the IDR with the slope variable in the plane of the mixture it is only necessary to substitute (15) in (13).

2) The size (diameter) distribution of different species for a mixture and a particular mean size do not have any effect in defining the line of maximum density. This means that it is possible to have two stands with the same species proportion, the same number of trees and the same quadratic mean diameter, but with a different size distribution for each species. Such differences are not explicitly considered in the model and they could represent big differences in the degree of present competition in the stand. These differences could decrease when defining a weight on the estimated quadratic mean diameter, so that the new diameter considers the differences in diametric distributions for species. The weighting factor can be the species proportion, which allows differentiating diverse distributions. If n species are considered, the square of the quadratic mean diameter (Dq^2) can be expressed as:

$$Dq^2 = Dq_1^2 PS_1 + Dq_2^2 PS_2 + \dots + Dq_n^2 PS_n \quad (16)$$

where Dq_i represents the quadratic mean diameter for the i -th species. Model 16 shows that if the weighting factor is applied to the square of Dq it does not have any effect. On the contrary, if weights are associated

3) Los efectos de la competencia interespecífica son los mismos tanto a bajas como a altas densidades y para una proporción dada de especies. Esta suposición es requerida debido a que el modelo no considera la integración de esas diferencias que podrían causar sesgos en la estimación de competencia.

El modelo de Índice de Densidad Relativa para Mezclas de especies descrito, tiene las siguientes ventajas: a) si el rodal analizado es un rodal puro, el Modelo 15 se convierte en el modelo original de Reineke; b) si se analiza un rodal mezclado, la proporción de especies dentro de la mezcla definirá el grado de competencia; c) la medida de densidad generada es fácilmente medible en campo, ya que sólo requiere medir los diámetros y registrar las especies en cada parcela; d) la medida de densidad derivada depende de la mezcla de especies, pero es independiente de la edad y productividad; adicionalmente, si los rodales irregulares tienen la misma línea de máxima densidad que los rodales coetáneos, entonces la medida de densidad es también independiente de la estructura del rodal; y e) el modelo de densidad puede diferenciar mezclas con líneas de máxima densidad diferentes en intercepto y pendiente; aún más, puede diferenciar rodales con estructuras de tamaño por especie diferente, con una misma proporción en las mezclas y el mismo número de árboles y Dq .

Datos y análisis

Para ejemplificar el procedimiento se tomó una muestra de 32 627 sitios de muestreo (0.06 ha por sitio), del inventario de la Unidad de Administración Forestal (UAF) Núm. 2, Santiago Papasquiaro, Durango. La muestra contiene información de rodales puros y mezclados de tres especies del género *Pinus* (*P. durangensis* Martínez, *P. arizonica* Engelm y *P. teocote* Schl. et Cham.), mezcladas con *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, y algunas especies de los géneros *Quercus* y *Alnus*. Para cada sitio de muestreo se calculó el diámetro cuadrático promedio, el diámetro cuadrático promedio ponderado, el número de árboles por hectárea, la proporción de cada especie y la clase diamétrica del Dq_w (clases de 5 cm). Las especies se agruparon en tres grupos: pinos (Grupo 1), otras coníferas (Grupo 2) y "hojosas" (Grupo 3), de tal forma que la proporción de especies (número de individuos en un grupo de especies dividido por el número total de individuos) se estimó por grupos y no por especies.

Posteriormente se elaboró una clasificación de 125 mezclas de especies con el fin de agrupar las diferentes combinaciones de proporciones de especies. Las clases se formaron con intervalos de proporciones de cada grupo; cada intervalo varió 0.10 (10 %) en la abundancia de una u otra especie. La clase fue otra variable calculada para cada sitio muestral.

Una vez que se generó la base de datos, el análisis consistió en seleccionar entre la muestra total y para cada clase de mezcla y categoría diamétrica (de diámetro cuadrático promedio ponderado), la muestra con el mayor número de individuos. Después se llevó a cabo un segundo proceso de selección de la muestra eliminando aquellas categorías (de mezcla y diámetro cuadrático promedio ponderado) que utilizaron menos de 3 muestras para determinar el máximo número de árboles. Esta estrategia se aplicó con el fin de reducir la posibilidad de

to the Dq , those species with a larger number of individuals will be given a major weight and *viceversa*. Hence, the recommended expression to calculate the weighted quadratic mean diameter (Dq_w) is: (Dq_w) es: $Dq_w = Dq_1 PS_1 + Dq_2 PS_2 + + Dq_n PS_n$

The population parameter Dq_w allows differentiating those stands with the same species proportion, the same number of individuals and the same Dq , but different size distribution for each species.

3) The effects of the inter-specific competition are the same for low as well as for high densities and for a given species proportion. This assumption is required because the model does not consider the integration of those differences that could cause biases in the estimation of the competition.

The described Relative Density Index model for species mixtures has the following advantages: a) if the analyzed stand is a pure one, Model 15 becomes the original Reineke model; b) if a mixed stand is analyzed, the species proportions in the mixture will define the competition degree; c) the generated measure of density is easily measured in the field, since it is only required to measure the diameters and to register the species in each plot; d) the derived measure of density depends on the mixture of species, but it is independent of age and productivity; additionally, if irregular stands have the same line of maximum density as the even-aged stands, then the measure of density is also independent of the stand structure; and e) the model of density is capable of differentiating mixtures with lines of maximum density different in intercept and slope; even more, it can differentiate stands with different species size structures, with the same proportion in the mixtures and the same number of trees and Dq .

Data and analysis

A sample of 32 627 sampling places (0.06 ha per site) was taken from the inventory of the Unit of Forest Administration (UAF) No. 2, Santiago Papasquiaro, Durango, in order to exemplify the procedure. The sample contains information of pure and mixed stands with three species of the genus *Pinus* (*P. durangensis* Martínez, *P. arizonica* Engelm and *P. teocote* Schl. et Cham.), mixed with *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco and some species of the genus *Quercus* and *Alnus*. The quadratic mean diameter, the weighted quadratic mean diameter, the number of trees per hectare, the proportion of each species and the diametric class of the Dq_w (5 cm-classes) were calculated for each sampling place. The species were grouped in three groups: pines (Group 1), other coniferous (Group 2) and broad-leaves (Group 3), so that the species proportion (number of individuals in a group of species divided by the total number of individuals) was estimated for groups and not for species.

Later on a classification of 125 species mixtures was elaborated with the purpose of grouping the different combinations of species proportions. The classes were formed with proportion intervals for each group; each one varying 0.10 (10 %) in abundance of one or another species. The class was another variable calculated for each sample place.

seleccionar datos que no fueran de densidad completa, suponiendo que aquellas categorías de muestra reducida no consideraban rodales de máxima densidad. Posteriormente, se ajustaron dos modelos, uno que considera sólo la variación en intercepto cuya linealización tiene la siguiente expresión:

$$\ln(N) = \alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \alpha_3 PS_3 + \beta \ln(Dq_w) \quad (17)$$

El segundo modelo de ajuste fue el modelo completo, mismo que supone variaciones en el intercepto y pendiente de la línea de máxima densidad con respecto a la mezcla de especies. La linealización de este modelo tiene la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \ln(N) = & \alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \alpha_3 PS_3 \\ & + (\gamma_1 PS_1 + \gamma_2 PS_2 + \gamma_3 PS_3) \ln(Dq_w) \end{aligned} \quad (18)$$

Ambos modelos se ajustaron mediante cuadrados mínimos ordinarios.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 1 se presentan los resultados del ajuste de ambos modelos, observándose que en los dos casos todos los estimadores resultaron altamente significativos y con excelente ajuste, según los valores del coeficiente de determinación (R^2) y la varianza estimada del modelo (s^2).

El Modelo 17 muestra los menores errores estándar de los estimadores; sin embargo, es aparente que la línea de máxima densidad para el grupo de Otras coníferas presenta un intercepto menor que el del grupo Pinos (α_2 es menor que α_1), lo cual no es un comportamiento esperado en virtud de que las especies del grupo de Otras coníferas son más tolerantes a la sombra que las especies del grupo de pinos. Sin embargo, el Modelo 18 sí muestra el comportamiento esperado entre estos grupos (*i.e.*, el grupo

Once the database was generated, the analysis consisted on selecting among the total sample and for each mixture class and diametric category (of weighted quadratic mean diameter), the sample with the largest number of individuals. Then a second process of selection of the sample was carried out eliminating those categories (of mixture and weighted quadratic mean diameter) that used less than 3 samples to determine the maximum number of trees. This strategy was carried out with the purpose of reducing the possibility of selecting data that were not of complete density, assuming that those categories of reduced sample did not consider stands of maximum density. Later on, two models were fitted, one considering only the variation in the intercept whose linearization has the following expression:

$$\ln(N) = \alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \alpha_3 PS_3 + \beta \ln(Dq_w) \quad (17)$$

The second adjustment model was the complete one, which assumes variations in the intercept and slope of the line of maximum density with regard to the species mixture. The linearization of this model has the following form:

$$\begin{aligned} \ln(N) = & \alpha_1 PS_1 + \alpha_2 PS_2 + \alpha_3 PS_3 \\ & + (\gamma_1 PS_1 + \gamma_2 PS_2 + \gamma_3 PS_3) \ln(Dq_w) \end{aligned} \quad (18)$$

Both models were adjusted through ordinary minimum squares.

RESULTS AND DISCUSSION

The results of the fit of both models are shown in Table 1, observing that in the two cases all the estimates are highly significant and with excellent adjustment, according to the values of the coefficient of determination (R^2) and the estimated variance of the model (s^2).

Model 17 shows the lowest standard errors for the estimates; however, it is apparent that the line of maximum density for the group of Other conifers presents a smaller intercept than that for the group of Pines (α_2 lesser than α_1). This is not an expected behavior since the species from the group of Other conifers are more tolerant to the shade than the species of the Pine group. However, Model 18 does show the expected behavior among these groups (*i.e.*, the most tolerant group with an intercept value bigger than that of the less tolerant groups), although the greatest variability in the estimates in this model is apparent, especially those corresponding to the group of Other conifers. The estimates for the slope resulted to be very near to the expected value of -1.66 with exception of that corresponding to Other conifers. A probable explanation for this result is that the stands of this group (composed mainly by *Pseudotsuga menziesii*) are quite irregular under conditions of purity, although very regular, maybe even-aged when mixed with other species. This probably causes the line of density to be much more abrupt, supporting the assumption that the uneven-aged stands could have a line of maximum density slope,

Cuadro 1. Estimadores de los modelos linealizados.
Table 1. Linear estimates of the models.

Parámetro [†]	Modelo 17		Modelo 18	
	Estimador	Error Estándar	Estimador	Error Estándar
α_1	11.379	0.199**	11.128	0.380**
α_2	10.984	0.254**	13.074	1.204**
α_3	11.251	0.199**	11.241	0.428**
β	-1.525	0.056**		
γ_1			-1.450	0.109**
γ_2			-1.807	0.285**
γ_3			-1.513	0.124**
R^2		0.9967		0.9967
s^2		0.125		0.126
n		166		166

[†] El subíndice de cada parámetro indica el grupo de especies: 1 = Pinos; 2 = Otras coníferas; 3 = Hojosas.

más tolerante con un valor de intercepto mayor que aquel de los grupos menos tolerantes), aunque es aparente la mayor variabilidad de los estimadores en este modelo, especialmente aquellos correspondientes al grupo Otras coníferas. Los estimadores para la pendiente resultaron cercanos al valor esperado de -1.66 con excepción del correspondiente a Otras coníferas. Una probable explicación de este resultado es que los rodales de este grupo (compuestos fundamentalmente por *Pseudotsuga menziesii*) son bastante irregulares en condiciones de pureza, aunque muy regulares, quizá hasta coetáneos, cuando se encuentran mezclados con otras especies. Ello probablemente causa que la línea de densidad sea más abrupta, apoyando la suposición de que los rodales incoetáneos podrían tener una pendiente de la línea de máxima densidad diferente del valor esperado de -1.66 . Adicionalmente, es probable que la pendiente estimada en el Modelo 17 esté influenciada por la muestra desproporcional entre grupos, ya que los rodales de *Pseudotsuga* fueron más escasos.

Para usar el Modelo 18 es recomendable estratificar los datos en numerosas categorías. Mientras mayor sea el número de categorías, mayor será la posibilidad de encontrar variaciones en pendiente e intercepto para diferentes combinaciones de proporciones de especies o grupos. Sin embargo, este proceso requiere una muestra muy grande, considerando que en el ejemplo anterior se seleccionaron sólo 166 muestras de máxima densidad de las 32 627 disponibles.

Los resultados sólo muestran la bondad de los ajustes del Índice de Densidad para una mezcla de especies, sin embargo, no muestran la bondad predictiva de tal medida de densidad; por ello es recomendable más investigación sobre la funcionalidad del modelo aquí desarrollado, para evaluar el crecimiento de rodales mezclados.

CONCLUSIONES

Se presenta una extensión al Índice de Densidad de Reineke para su aplicación a rodales coetáneos mezclados. El modelo, además de poderse aplicar a poblaciones mezcladas, brinda todas las ventajas del modelo de Reineke, e incluso, cuando es aplicado a una sola especie se reduce al modelo original. Se mostró que la variable “Número Estándar de Árboles”, derivada del modelo aquí propuesto, permite comparar el número de árboles dentro de un rodal con una mezcla definida, contra el número de árboles de otro rodal con una mezcla o densidad diferente. De esta forma, la variable puede ser usada para evaluar competencia interespecífica.

El ajuste del modelo de índice de densidad para una mezcla de especies presentó alta significancia estadística ($R^2 > 0.99$; $\Pr|F| > 0 \leq 0.0001$) tanto es su forma con pendiente constante como con pendiente variable; adi-

different from the expected value of -1.66 . Additionally, it is probable that the slope estimated in Model 17 is influenced by the disproportional sample among the groups, since the stands of *Pseudotsuga* were much scarcer.

It is recommended to stratify the data in a great number of categories for using the Model 18. The larger the number of categories, the greater the possibility to find variations in slope and intercept for different combinations of species proportions or groups. However, this process requires a very big sample, considering that in the previous example only 166 samples of maximum density were selected out of the 32 627 available ones.

The results only show the goodness of fit of the Density Index for a species mixture, and not the predictive goodness of such density measure. So, more research about the functionality of the model developed in this paper is recommended to evaluate the growth in mixed stands.

CONCLUSIONS

An extension to the Reineke density index is presented for its application to mixed even-aged stands. The model, besides of being able to be applied to mixed populations, offers all the advantages of the Reineke model, and even, when applied to a single species it reduces to the original model. It was shown that the variable “Standard Number of Trees”, derived from the model here proposed, allows to compare the number of trees within a stand with a defined mixture, to the number of trees from another stand with a different mixture or density. This way, the variable can be used to evaluate inter-specific competition.

The fit of the density index model for a species mixture showed high statistical significance ($R^2 > 0.99$; $\Pr|F| > 0 \leq 0.0001$) as well in its constant slope as in its variable slope form. Additionally, it showed high significance in all the estimates, which demonstrates that the model is capable of crowding efficiently the variation in number of individuals in mixed stands. The empirical application showed that the model of density for a species mixture must include variation in intercept and slope for each species, which establishes the existence of different slopes among species for the line of maximum density, contrary to what Reineke postulated in his original work.

—End of the English version—



cionalmente, mostró alta significancia en todos los estimadores, lo cual demuestra que el modelo es capaz de aglutinar eficientemente la variación en número de individuos en rodales mezclados. La aplicación empírica

mostró que el modelo de densidad para una mezcla de especies debe incluir variación en intercepto y pendiente para cada especie, lo cual establece la existencia de pendientes diferentes entre especies para la línea de densidad máxima, contrario a lo que postuló Reineke en su trabajo original.

AGRADECIMIENTO

A la Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal Santiago Papasquiaro, Durango, México, por proporcionar la base de datos que sirvió para la aplicación empírica del modelo. A los Dres. David W. Hann y David Perry de la Universidad Estatal de Oregon, EE.UU., por sus atinados consejos para mejorar los primeros manuscritos.

LITERATURA CITADA

- Binkley, D. 1984. Importance of size-density relationship in mixed stands of Douglas fir and red alder. *For. Ecol. Manage.* 9: 81-85.
- Chisman, H. H., and F. X. Schumacher. 1940. On the tree-area ratio and certain of its applications. *J. For.* 38: 311-317.
- Curtis, R. O. 1970. Stand density measures: an interpretation. *For. Sci.* 16: 403-414.
- Hillebrand, J. J., R. L. Ernst, S. L. Stout, and S. E. Fairweather. 1992. Using relative diameter to improve density measures in Allegheny hardwood stands. *For. Ecol. Manage.* 55: 225-232.
- Kohyama, T. 1980. Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Botanical Magazine of Tokyo* 93: 13-24.
- Krajicek, J. E., K. A. Brinkman, and S. F. Gingrich. 1961. Crown competition- A measure of density. *For. Sci.* 7: 35-42.
- Lonsdale, W. M., and A. R. Watkinson. 1983. Plant geometry and self-thinning. *J. Ecol.* 71: 285-297.
- Malmberg, C., and H. Smith. 1982. Relationships between plant weight and density in mixed populations of *Medicago sativa* and *Trifolium pratense*. *Oikos* 38: 365-368.
- McGee, C. E. 1984. Heavy mortality and succession in a virgin mixed mesophytic forest. USDA. *For. Serv. Res. Pap.* SO-209. 9 p.
- Meng, X. 1986. Crown shape of Douglas-fir under different sunlight environment. MSc. Thesis. Univ. of Washington. Seattle. USA. 132 p.
- Puettmann, K. J., D. E. Hibbs, and D. W. Hann. 1992. The dynamics of mixed stands of *Alnus rubra* and *Pseudotsuga menziesii*: extension of size-density analysis to species mixture. *J. Ecol.* 80: 449-458.
- Reineke, L. H. 1933. Perfecting stand density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46: 627-638.
- Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.* 14: 167-225.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa, and H. Hozumi. 1963. Intraspecific competition among higher plants. XI: Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Series D*, 14: 107-129.
- Zeide, B. 1995. A relationship between size of trees and their number. *For. Ecol. Manage.* 72: 265-272.