

Maximum size-density relationship for mixed forests of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, Mexico

Relación densidad-tamaño máxima para bosques mixtos de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México

Abel J. Hernández-Martínez¹; Valentín J. Reyes-Hernández^{1*}; Héctor M. de los Santos-Posadas¹; Alejandro Velázquez-Martínez¹; Gerónimo Quiñonez-Barraza²

¹Colegio de Postgraduados, Posgrado en Ciencias Forestales. Carretera México- Texcoco km 36.5. C. P. 56264. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Valle del Guadiana. km 4.5 carretera Durango-Mezquitlan. C. P. 34170. Durango, Durango, México.

*Corresponding author: vreyes@colpos.mx; tel.: +52 595 952 0200 ext. 1490.

Abstract

Introduction: The maximum size-density relationship (MSDR) describes the dynamics of species-mixed stands, and it is essential in the implementation of silvicultural treatments for density control.

Objective: To analyze the influence of species composition on MSDR in mixed temperate forests of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, Mexico.

Materials and methods: MSDR was analyzed with a potential and an exponential model under two approaches with observations of mixed species stands. The first (E1) described the MSDR trajectory without taking into account the proportion of species and the second (E2) included the proportion of species in four groups: *Pinus*, *Quercus*, other conifers and broadleaves. Both approaches were analyzed with stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression (QR).

Results and discussion: E1 results were favorable with the use of RC, as it showed a higher trajectory of the data to define MSDR in a linear and concave manner. In E2, the allometric coefficients of the size-density relationship for the four species groups were different and RC estimated the MSDR with species proportion adequately. In shade tolerant species (other conifers and broadleaves), the estimated slope was more negative compared to intolerant species (*Pinus* and *Quercus*).

Conclusions: For mixed forests, MSDR is adequately explained when it is dependent on species composition, because it influences the behavior of the maximum density line, useful for planning density management strategies in mixed forests.

Keywords: temperate forests; potential model; exponential model; Reineke stand density index; density guide.

Resumen

Introducción: La relación densidad-tamaño máxima (RDTM) describe la dinámica de los rodales con mezcla de especies y es fundamental en la implementación de tratamientos silvícolas para el control de la densidad.

Objetivo: Analizar la influencia de la composición de especies en la RDTM en bosques templados mixtos de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México.

Materiales y métodos: Se analizó la RDTM con un modelo potencial y otro exponencial con observaciones de rodales con mezcla de especies y bajo dos enfoques. El primero (E1) describió la trayectoria de la RDTM sin considerar la proporción de especies y el segundo (E2) incluyó la proporción de especies en cuatro grupos: *Pinus*, *Quercus*, otras coníferas y latifoliadas. Ambos enfoques se analizaron con regresión de frontera estocástica (RFE) y regresión por cuantiles (RC).

Resultados y discusión: Los resultados de E1 fueron favorables con el uso de RC, ya que mostró una trayectoria superior de los datos para definir la RDTM en forma lineal y cóncava. En el E2 se diferenciaron los coeficientes alométricos de la relación densidad-tamaño para los cuatro grupos de especies y RC estimó la RDTM con proporción de especies de manera adecuada. En las especies tolerantes a la sombra (otras coníferas y latifoliadas), la pendiente estimada fue más negativa respecto a las intolerantes (*Pinus* y *Quercus*).

Conclusión: Para los bosques mixtos, la RDTM se explica de forma adecuada cuando es dependiente de la composición de las especies, ya que esta influye en el comportamiento de la línea de máxima densidad, útil para la planeación de estrategias de manejo de la densidad en bosques mezclados.

Palabras clave: bosques templados; modelo potencial; modelo exponencial; relación de Reineke; guía de densidad.

Introduction

The study of tree density is key to forest management (Zeide, 2005). Density in silviculture allows the establishment of optimal production levels before mortality or self-thinning (Quiñonez-Barraza et al., 2018). By defining the site occupied, the maximum carrying capacity of a stand to support a number of trees with average size (i. e., mean square diameter) is identified (Kimsey et al., 2019; Salas-Eljatib & Weiskittel, 2018). This gave rise to the maximum size-density relationship (MSDR) and stand density index (SDI) by the relationship proposed by Reineke (1933). This relationship has been used in monospecific and even-aged stands in the United States (VanderSchaaf & Burkhart, 2007), but has also been adapted to uneven-aged stands (Long & Daniel, 1990) and species mixture in sites in the United States, France and Mexico (Ducey & Knapp, 2010; Rivoire & Moguedec, 2012; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000).

According to some studies (Ducey & Knapp, 2010; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000), the original Reineke (1933) relationship, and its SDI, have been reported to be inadequate for stands with species mixture and complex structures (Tang et al., 2016). For this reason, alternatives have been developed to model MSDR (Rivoire & Moguedec, 2012; Sterba & Monserud, 1993; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000); furthermore, alternative SDI have been proposed for uneven-aged stands (Long & Daniel, 1990) and to incorporate species composition (Ducey & Knapp, 2010; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000), so they can be used to construct density guides (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019). However, forestry researchers face great challenges for including composition within a mathematical structure that would explain its influence on the trajectory of the MSDR (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Rivoire & Moguedec, 2012; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000).

In addition to species composition, MSDR with species mixtures has also been analyzed under other approaches (del Río et al., 2016; Weiskittel et al., 2009) based on the integration of wood specific gravity values (Ducey & Knapp, 2010; Woodall et al., 2005), climate variables (Andrews et al., 2018; Condés et al., 2017; de Prado et al., 2020), site quality (Reyes-Hernández et al., 2013; Weiskittel et al., 2009) or the combination of specific gravity and shade tolerance (Ducey et al., 2017).

Several regression techniques are currently used to estimate MSDR in even-aged and monospecific stands (VanderSchaaf & Burkhart, 2007; Zhang et al., 2005). Techniques with econometrics such as stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression (QR) have shown higher performance in estimating MSDR

Introducción

El estudio de la densidad arbórea es clave para el manejo de los bosques (Zeide, 2005). En silvicultura, el concepto de densidad permite establecer los niveles óptimos de producción antes de la mortalidad o el autoaclareo (Quiñonez-Barraza et al., 2018). Al definir el umbral de ocupación del sitio, se identifica la capacidad de carga máxima de un rodal para soportar un número de árboles con tamaño promedio (i. e. el diámetro cuadrático medio) (Kimsey et al., 2019; Salas-Eljatib & Weiskittel, 2018). Esto dio origen a la relación densidad-tamaño máxima (RDTM) y al índice de densidad de rodal (IDR) a través de la relación propuesta por Reineke (1933). Esta relación ha sido utilizada en rodales monoespecíficos y coetáneos de Estados Unidos (VanderSchaaf & Burkhart, 2007), pero también se ha adaptado a rodales incoetáneos (Long & Daniel, 1990) y mezcla de especies en sitios de Estados Unidos, Francia y México (Ducey & Knapp, 2010; Rivoire & Moguedec, 2012; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000).

De acuerdo con algunos estudios (Ducey & Knapp, 2010; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000), se ha encontrado que la relación original de Reineke (1933), así como su IDR, resulta inadecuada para rodales con mezcla de especies y estructuras complejas (Tang et al., 2016). Por ello, se han desarrollado alternativas para modelar la RDTM (Rivoire & Moguedec, 2012; Sterba & Monserud, 1993; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000); asimismo, se han propuesto alternativas de IDR para rodales incoetáneos (Long & Daniel, 1990) y para incorporar la composición de especies (Ducey & Knapp, 2010; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000), de tal forma que puedan usarse para construir guías de densidad (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019). No obstante, los investigadores forestales se enfrentan a grandes retos para incluir la composición dentro de una estructura matemática que explique su influencia en la trayectoria de la RDTM (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Rivoire & Moguedec, 2012; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000).

Además de la composición de especies, la RDTM con mezcla de especies también se ha analizado bajo otros enfoques (del Río et al., 2016; Weiskittel et al., 2009) con base en la integración de valores de gravedad específica de la madera (Ducey & Knapp, 2010; Woodall et al., 2005), variables climáticas (Andrews et al., 2018; Condés et al., 2017; de Prado et al., 2020), calidad del sitio (Reyes-Hernández et al., 2013; Weiskittel et al., 2009) o la combinación de la gravedad específica y tolerancia a la sombra (Ducey et al., 2017).

En la actualidad se utilizan diversas técnicas de regresión para estimar la RDTM en rodales coetáneos y

(Bi, 2004; Tian et al., 2021; Zhang et al., 2005) and have also been adapted to estimate MSDR in species-mixed stands (Aguirre et al., 2018; Condés et al., 2017; Salas-Eljatib & Weiskittel, 2018).

In Mexico, the management of mixed forests carried out by the Indigenous Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), Michoacán, is nationally recognized and constitutes the socioeconomic basis in the region (Dirección Técnica Forestal, 2017); however, to date there is a lack of MSDR studies that contribute to improve such management. It is important to consider that in each mixed stand there are intra- and interspecific relationships (del Río et al., 2019) and the dynamics are affected by competition and occupation of growing space (Pretzsch & Biber, 2016); therefore, it is assumed that each species has its own maximum density line (Pretzsch & Biber, 2005), according to site-specific conditions (Condés et al., 2017; Reyes-Hernández et al., 2013).

The objective of this study was to analyze the influence of stand composition (with and without species proportion) on MSDR in mixed temperate forests of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, Mexico, in order to associate shade tolerance and stand occupancy dynamics with species mixture. The following hypotheses were proposed: (a) species with negative estimated slopes have higher shade tolerance, and (b) species with lower tolerance tend to have lower density in the early stages of stand development or growth.

Materials and Methods

Study area

The site is located in the Transverse Neovolcanic Axis between latitudes N 19° 21' - 19° 34' and longitudes W 102° 08' - 102° 17' (Figure 1), with an average altitude of 2 550 m, a humid temperate climate, average annual temperature of 18 °C and rainfall of 1 600 mm. CINSJP has a total area of 18,318 ha, of which 9 914 ha are timber production, the latter comprising 8 927.5 ha of natural forest and 986.5 ha of commercial plantations. Management is carried out under the Silvicultural Development Method (MDS) with regeneration of seed trees and the Mexican Management Method for Uneven-aged Forests (MMOBI) with regeneration by selection. There are 10 production annuals, nine of which are managed under MDS and one under MMOBI (Dirección Técnica Forestal, 2017).

Data

Size-density observations come from 9 559 temporary circular plots of 1 000 m² established in 2016 in natural

monoespecíficos (VanderSchaaf & Burkhart, 2007; Zhang et al., 2005). Las técnicas con enfoque econométrico como regresión de frontera estocástica (RFE) y regresión por cuantiles (RC) han mostrado desempeño superior en la estimación de la RDTM (Bi, 2004; Tian et al., 2021; Zhang et al., 2005) y también se han adaptado para estimar la RDTM en rodales con mezcla de especies (Aguirre et al., 2018; Condés et al., 2017; Salas-Eljatib & Weiskittel, 2018).

En México, el manejo de bosques mixtos que realiza la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), Michoacán, es reconocido a nivel nacional y constituye la base socioeconómica en la región (Dirección Técnica Forestal, 2017); sin embargo, a la fecha se carece de estudios de la RDTM que contribuyan a mejorar dicha gestión. Es importante considerar que en cada rodal mixto se presentan relaciones a nivel intra e interespecífico (del Río et al., 2019) y la dinámica se ve afectada por competencia y ocupación del espacio de crecimiento (Pretzsch & Biber, 2016); por tanto, se asume que cada especie cuenta con su propia línea de densidad máxima (Pretzsch & Biber, 2005), de acuerdo con las condiciones específicas del sitio (Condés et al., 2017; Reyes-Hernández et al., 2013).

En este estudio se planteó como objetivo analizar la influencia de la composición del rodal (con y sin proporción de especies) en la RDTM en bosques templados mixtos de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México, con el fin de asociar la tolerancia a la sombra y la dinámica de la ocupación del rodal con mezcla de especies. Se plantearon las hipótesis siguientes: a) las especies con pendientes estimadas negativas presentan tolerancia mayor a la sombra, y (b) las especies con menor tolerancia tienden a ocupar menor densidad en las primeras fases del desarrollo o crecimiento del rodal.

Materiales y métodos

Área de estudio

El sitio se localiza en el Eje Neovolcánico Transversal entre las latitudes N 19° 21' - 19° 34' y longitudes O 102° 08' - 102° 17' (Figura 1), con altitud promedio de 2 550 m, clima templado húmedo, temperatura promedio anual de 18 °C y precipitación de 1 600 mm. La CINSJP tiene 18 318 ha de superficie total, de las cuales 9 914 ha son de producción maderable, esta última comprende 8 927.5 ha en bosque natural y 986.5 ha de plantaciones comerciales. El manejo se hace bajo el Método de Desarrollo Silvícola (MDS) con regeneración de árboles semilleros y el Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares (MMOBI) con regeneración por selección. Se tienen 10 anualidades de producción, nueve de ellas se manejan con el MDS y una con MMOBI (Dirección Técnica Forestal, 2017).

forest (Table 1), in which we estimated basal area (G), density in number of trees per hectare (N), volume and quadratic mean diameter.

$$(QMD = \sqrt{\frac{40,000 G}{\pi N}})$$

Datos

Las observaciones de densidad-tamaño provienen de 9 559 parcelas circulares temporales de 1 000 m² establecidas en el 2016 en bosque natural (Cuadro 1), en las que se estimó el área basal (G), densidad en número de

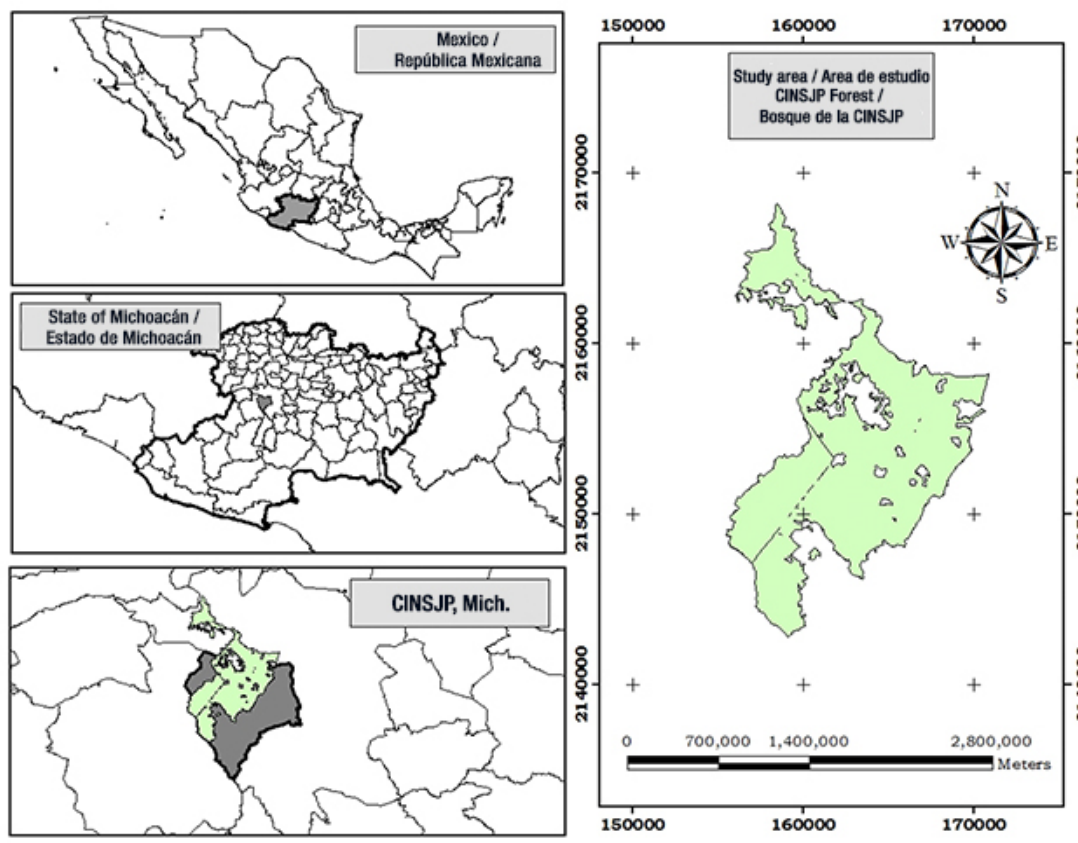


Figure 1. Geographical location of the study area in the Indigenous Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), Michoacán, Mexico.

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), Michoacán, México.

Table 1. Tree measurement characteristics of the mixed forests of the indigenous community of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

Cuadro 1. Características dasométricas de los bosques mezclados de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

Variable/ Variable	Minimum/ Mínimo	Average/ Media	Maximum/ Máximo	Standard deviation/ Desviación estándar
Basal area (m ² ·ha ⁻¹)/ Área basal (m ² ·ha ⁻¹)	0.81	16.51	47.91	5.24
Volume (m ³ ·ha ⁻¹)/ Volumen (m ³ ·ha ⁻¹)	9.45	241.61	758.74	85.66
Quadratic Mean Diameter (cm)/ Diámetro cuadrático medio (cm)	15.00	36.22	95.00	8.43
N (trees·ha ⁻¹)/ N (árboles·ha ⁻¹)	10	178	1 020	84

The forest inventory identified 26 species that were organized into four groups, based on genus and shade tolerance: *Pinus*, *Quercus*, other conifers and broadleaf. Nine *Pinus* species were located in 98.1 % of the plots: *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus leiophylla* Schltld. & Cham., *Pinus devoniana* Lindley, *Pinus douglasiana* Martínez, *Pinus teocote* Schiede ex Schltld., *Pinus lawsonii* Roezl., *Pinus ayacahuite* Ehren., *Pinus patula* Schltld. & Cham.; seven of *Quercus* (72.8 % de las parcelas): *Quercus rugosa* Neé, *Quercus laurina* Bonpl., *Quercus candicans* Neé, *Quercus castanea* Neé, *Quercus dysophylla* Benth., *Quercus obtusata* Bonpl., *Quercus magnoliifolia* Neé; two grouped in 'other conifers' (17.4 %): *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. & Cham. and *Cupressus lusitanica* Klotzsch ex Endl.; and eight broadleaves (34.6 %): *Alnus jorullensis* Kunth, *Alnus acuminata* H. B. K., *Ternstroemia pringlei* (Rose) Standl., *Clethra mexicana* DC., *Arbutus xalapensis* Kunth, *Carpinus caroliniana* Walter, *Ilex pringlei* Standl. and *Tilia mexicana* Shltld.

In a preliminary analysis, a selection of plots with maximum density was carried out. The method consists of calculating the Reineke's SDI for each site and then defining a percentage to select the plots with the highest occupancy by SDI (i.e. 10 %) (Solomon & Zhang, 2002). In this study, 956 sites were selected using the above technique, of which 91 % are under management with MDS and 9 % with MMOBI. The plots covered a variety of species mixtures combinations. According to the proportion of basal area in each plot, *Pinus*, broadleaf, *Quercus* and other conifer groups dominated 84.73 %, 9.21 %, 3.24 % and 2.82 % of the total, respectively. On average there were three to four species in the selected plots, with a range from one to eight species.

Estimation of the upper limit of the maximum size-density relationship

We used two approaches, the first one took into account stand composition with global parameter estimation, and the second one incorporated composition as a proportion per species group. With the first approach, MSDR was estimated with the linearized Reineke's equation or potential model:

$$\ln(N) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \ln(QMD) + \epsilon$$

where, N is the number of trees, QMD is the quadratic mean diameter, \ln is the natural logarithm, $\beta_0 = \ln(\beta_0)$ and ϵ is the error.

With the same approach, the exponential model in its linearized form proposed by Quiñonez-Barraza and Ramírez-Maldonado (2019) was also used:

$$\ln(N) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \ln(QMD) + \epsilon$$

árboles por hectárea (N), volumen y diámetro cuadrático medio:

$$(DCM = \sqrt{\frac{40,000 \cdot G}{\pi N}})$$

En el inventario forestal se identificaron 26 especies que fueron organizadas en cuatro grupos, con base en el género y su tolerancia a la sombra: *Pinus*, *Quercus*, otras coníferas y latifoliadas. Nueve especies de *Pinus* se localizaron en 98.1 % de las parcelas: *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus leiophylla* Schltld. & Cham., *Pinus devoniana* Lindley, *Pinus douglasiana* Martínez, *Pinus teocote* Schiede ex Schltld., *Pinus lawsonii* Roezl., *Pinus ayacahuite* Ehren. y *Pinus patula* Schltld. & Cham.; siete de *Quercus* (72.8 % de las parcelas): *Quercus rugosa* Neé, *Quercus laurina* Bonpl., *Quercus candicans* Neé, *Quercus castanea* Neé, *Quercus dysophylla* Benth., *Quercus obtusata* Bonpl. y *Quercus magnoliifolia* Neé; dos agrupadas en 'otras coníferas' (17.4 %): *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. & Cham. y *Cupressus lusitanica* Klotzsch ex Endl.; y ocho latifoliadas (34.6 %): *Alnus jorullensis* Kunth, *Alnus acuminata* H. B. K., *Ternstroemia pringlei* (Rose) Standl., *Clethra mexicana* DC., *Arbutus xalapensis* Kunth, *Carpinus caroliniana* Walter, *Ilex pringlei* Standl. y *Tilia mexicana* Shltld.

En un análisis preliminar se hizo una selección de parcelas con máxima densidad. El método consiste en obtener el IDR de Reineke para cada sitio y después definir un porcentaje para seleccionar las parcelas con mayor ocupación a través del IDR (i. e. 10 %) (Solomon & Zhang, 2002). En este estudio se eligieron 956 sitios con la técnica anterior, de los cuales 91 % está bajo manejo con MDS y 9 % con MMOBI. Las parcelas cubrieron una variedad de combinaciones de mezcla de especies. De acuerdo con la proporción de área basal en cada parcela, los grupos de *Pinus*, latifoliadas, *Quercus* y otras coníferas dominaron 84.73 %, 9.21 %, 3.24 % y 2.82 % del total, respectivamente. En promedio hubo de tres a cuatro especies en las parcelas seleccionadas, con un intervalo desde una hasta ocho especies.

Estimación del límite superior de la relación densidad-tamaño máxima

Se usaron dos enfoques, el primero consideró la composición del rodal con la estimación de parámetros globales, y el segundo incorporó la composición como proporción por grupo de especies. Con el primer enfoque, la RDTM se estimó con la ecuación linealizada de Reineke o modelo potencial:

$$\ln(N) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \ln(DCM) + \epsilon$$

donde, N es el número de árboles, DCM es el diámetro cuadrático medio, \ln es el logaritmo natural, $\beta_0 = \ln(\beta_0)$ y ϵ es el error.

The second approach was based on the potential model with species proportion (SP_{PM}) of Torres-Rojo and Velázquez-Martínez (2000) with two assumptions:

(i) The intercept changes according to the proportion per species group and shows the same slope (SPPM1):

$$\ln(N) = \alpha_1 \cdot PS_1 + \alpha_2 \cdot PS_2 + \alpha_3 \cdot PS_3 + \alpha_4 \cdot PS_4 + \beta \cdot \ln(QMD_w) + \epsilon$$

where, α_i is the intercept weighted by PS_i , i is the i -th group ($1 = Pinus$, $2 = Quercus$, $3 =$ other conifers and $4 =$ broadleaves), PS_i is the ratio of basal area per group to the total basal area of the plot, and QMD_w is the quadratic mean diameter weighted by the PS_i ratio of each species ($QMD = QMD \cdot PS_1 + QMD \cdot PS_2 + QMD \cdot PS_3 + QMD \cdot PS_4 = DCM$).

Intercept and slope change according to the proportion or grouping (SPPM2); the estimators are calculated with the following equation:

$$\ln(N) = \alpha_1 \cdot PS_1 + \alpha_2 \cdot PS_2 + \alpha_3 \cdot PS_3 + \alpha_4 \cdot PS_4 + (\beta_1 \cdot PS_1 + \beta_2 \cdot PS_2 + \beta_3 \cdot PS_3 + \beta_4 \cdot PS_4) \cdot \ln(QMD_w) + \epsilon$$

Fitting techniques

Base models and variants of the SP_{PM} were fitted with two techniques. One of these is stochastic frontier regression (SRF) (Aigner et al., 1977; Meeusen & van den Broeck, 1977) which incorporates a compound error (ϵ) with two random terms $v \sim N(0, \sigma_v^2)$ and u for which the semi-normal SFR-SN $u_i \sim N + (0, \sigma_u^2)$ and normal-truncated SFR-NT $u_i \sim N + (0, \sigma_u^2)$ (Meeusen & van den Broeck, 1977). Values of $\sigma^2 = \sigma_v^2 + \sigma_u^2$ and $\gamma = \frac{\sigma_v^2}{\sigma^2}$ were obtained with the parameterization of Battese and Corra (1977). With a likelihood ratio test with X^2 and under $H_0: \mu = 0$ we evaluated whether the SN distribution was more appropriate than NT for μ (Bi, 2004).

The other technique is quantile regression (QR), which uses quantiles $\tau \in (0, 1)$ to describe non-central positions of a distribution (Koenker & Bassett Jr., 1978). Parameter estimation solves an optimization problem by minimizing an asymmetric function with eq.

$$\hat{\beta}(\tau) = \min_{\beta \in R} \sum_{i=1}^n \rho_{\tau} \cdot (N - \hat{N})$$

where,

$$\rho_{\tau} \cdot (N - \hat{N}) = N - \hat{N} \cdot (\tau - 1 \cdot (N - \hat{N} < 0))$$

is a checking function, and thus:

$$\rho_{\tau} \cdot (N - \hat{N}) = \begin{cases} (N - \hat{N}) = (\tau - 1), & \text{si } (N - \hat{N}) < 0 \\ (N - \hat{N}) \cdot (\tau), & \text{si } (N - \hat{N}) \geq 0 \end{cases}; \tau \in (0.95, 0.975, 0.99)$$

Con el mismo enfoque se usó también el modelo exponencial en su forma linealizada propuesto por Quiñonez-Barraza y Ramírez-Maldonado (2019):

$$\ln(N) = \beta_0 + \beta_1 \cdot \ln(DCM) + \epsilon$$

El segundo enfoque se basó en el modelo potencial con proporción de especies (MP_{SP}) de Torres-Rojo y Velázquez-Martínez (2000) con dos supuestos:

(i) El intercepto varía de acuerdo con la proporción por grupo de especies y presenta una misma pendiente (MP_{SP1}):

$$\ln(N) = \alpha_1 \cdot PS_1 + \alpha_2 \cdot PS_2 + \alpha_3 \cdot PS_3 + \alpha_4 \cdot PS_4 + \beta \cdot \ln(DCM_w) + \epsilon$$

donde, α_i es el intercepto ponderado por PS_i , i es el i -ésimo grupo ($1 = Pinus$, $2 = Quercus$, $3 =$ otras coníferas y $4 =$ latifoliadas), PS_i es la proporción de área basal por grupo con respecto al área basal total de la parcela, y DCM_w es el diámetro cuadrático medio ponderado por la proporción PS_i de cada grupo de especie ($DCM_w = DCM \cdot PS_1 + DCM \cdot PS_2 + DCM \cdot PS_3 + DCM \cdot PS_4 = DCM$).

(ii) Intercepto y pendiente varían de acuerdo con la proporción o agrupación (MP_{SP2}); los estimadores se obtienen con la ecuación siguiente:

$$\ln(N) = \alpha_1 \cdot PS_1 + \alpha_2 \cdot PS_2 + \alpha_3 \cdot PS_3 + \alpha_4 \cdot PS_4 + (\beta_1 \cdot PS_1 + \beta_2 \cdot PS_2 + \beta_3 \cdot PS_3 + \beta_4 \cdot PS_4) \cdot \ln(DCM_w) + \epsilon$$

Técnicas de ajuste

Los modelos base y las variantes del MP_{SP} se ajustaron con dos técnicas. Una de estas es la regresión de frontera estocástica (RFE) (Aigner et al., 1977; Meeusen & van den Broeck, 1977) que incorpora un error compuesto (ϵ) con dos términos aleatorios $v \sim N(0, \sigma_v^2)$ para el cual se usaron las formas seminormal RFE-SN $u_i \sim N + (0, \sigma_u^2)$ y normal-truncado RFE-NT $u_i \sim N + (0, \sigma_u^2)$ (Meeusen & van den Broeck, 1977). Los valores de $\sigma^2 = \sigma_v^2 + \sigma_u^2$ y $\gamma = \frac{\sigma_v^2}{\sigma^2}$ se obtuvieron con la parametrización de Battese y Corra (1977). Con una prueba de razón de verosimilitud con X^2 y bajo $H_0: \mu = 0$ se evaluó si la distribución de SN era más apropiada que NT para μ (Bi, 2004).

La otra técnica es la regresión cuantílica (RC), la cual usa cuantiles $\tau \in (0, 1)$ para describir posiciones no-centrales de una distribución (Koenker & Bassett Jr., 1978). La estimación de los parámetros resuelve un problema de optimización minimizando una función asimétrica con la ecuación.

$$\hat{\beta}(\tau) = \min_{\beta \in R} \sum_{i=1}^n \rho_{\tau} \cdot (N - \hat{N})$$

The slope estimated with the three quantiles used in the CR was compared with a second likelihood ratio test.

Fittings were carried out with the R[®] statistical package (R Core Team, 2020), evaluating the significance of the parameters with $\alpha = 0.05$. For SFR the 'frontier' package was used with the maximum likelihood technique, and for QR 'quantreg' with the 'simplex' algorithm. Standard errors and confidence intervals for QR were calculated using the Hall-Sheather method (Koenker, 2019). The adjustment with SFR was evaluated with the Akaike information criterion (AIC) and the log-likelihood (LogLik) (Quiñonez-Barraza et al., 2018), and QR was evaluated with the Pseudo R², the AIC and the LogLik (Condés et al., 2017). In addition, the dispersion of N vs. QMD was visually evaluated relative to the respective fit line.

The best model of the first approach was used to construct two density guides that related density (N) and average size (QMD) in logarithmic scale. From the maximum density SDI value (SDI_{max}) of the potential (SDI_R) and exponential (SDI_Q) models, three isolines were plotted to identify three stages of stand development: self-thinning or imminent mortality, constant growth and free growth. The isolines were projected to 70 %, 40 % and 20 % of the SDI_{max} with the following equations for the potential and exponential models, respectively (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019):

$$SDI_R = N \left(\frac{QMD_R}{QMD} \right)^{\hat{\beta}_1}$$

$$SDI_Q = Ne^{(-\hat{\beta}_1 (QMD - QMD_R))}$$

where, SDI is the stand density index, QMD_R is the reference quadratic mean diameter (*i. e.* $QMD_R = 25$ cm), e is the exponential and $\hat{\beta}_1$ is the slope parameter of the potential or exponential model as appropriate.

Results

Upper limit of the maximum size-density relationship excluding stand composition

Table 2 indicates that the estimated parameters for the potential and exponential models with the two regression techniques were significant ($P < 0.0001$), although the slope of the potential model was not different from -1.605 according to the t-student test ($\alpha = 0.05$). The intercept and slope, estimated with SFR, were similar for the semi-normal (SN) and normal-truncated (NT) forms. Values of σ_v^2 were 0.015 potential and 0.018 (exponential), with σ_u^2 close to zero in both models; SFR-SN was better than SFR-NT for μ according to the likelihood ratio test ($P > 0.05$). Estimates of μ with SFR-NT were not significant ($P > 0.05$) and close to zero, so their fit is not appropriate (Weiskittel et al., 2009).

donde,

$$\rho_\tau \cdot (N - \hat{N}) = N - \hat{N} \cdot (\tau - 1 \cdot (N - \hat{N} < 0))$$

es una función de verificación, de manera que:

$$\rho_\tau \cdot (N - \hat{N}) = \begin{cases} (N - \hat{N}) = (\tau - 1), & \text{si } (N - \hat{N}) < 0 \\ (N - \hat{N}) \cdot (\tau), & \text{si } (N - \hat{N}) \geq 0 \end{cases}; \tau \in (0.95, 0.975, 0.99)$$

La pendiente estimada con los tres cuantiles usados en la RC se comparó con una segunda prueba de razón de verosimilitud.

Los ajustes se realizaron con el paquete estadístico R[®] (R Core Team, 2020), evaluando la significancia de los parámetros con $\alpha = 0.05$. Para RFE se usó el paquete 'frontier' con la técnica de máxima verosimilitud, y para RC 'quantreg' con el algoritmo 'simplex'. Los errores estándar e intervalos de confianza para RC se obtuvieron con el método de Hall-Sheather (Koenker, 2019). El ajuste con RFE se evaluó con el criterio de información de Akaike (AIC) y el logaritmo de la verosimilitud (LogLik) (Quiñonez-Barraza et al., 2018), y RC se evaluó con la Pseudo R², el AIC y el LogLik (Condés et al., 2017). Además, se evaluó visualmente la dispersión de N vs. DCM con relación a la línea de ajuste respectiva.

El mejor modelo del primer enfoque se utilizó para construir dos guías de densidad que relacionaron la densidad (N) y el tamaño promedio (DCM) en escala logarítmica. A partir del valor del IDR de máxima densidad (IDR_{max}) del modelo potencial (IDR_R) y exponencial (IDR_Q) se trazaron tres isolíneas que identifican tres etapas del desarrollo del rodal: autoaclareo o mortalidad inminente, crecimiento constante y crecimiento libre. Las isolíneas se proyectaron al 70 %, 40 % y 20 % del IDR_{max} con las ecuaciones siguientes para los modelos potencial y exponencial, respectivamente (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019).

$$IDR_R = N \left(\frac{DCM_R}{DCM} \right)^{\hat{\beta}_1}$$

$$IDR_Q = Ne^{(-\hat{\beta}_1 (DCM - DCM_R))}$$

donde, IDR es el índice de densidad del rodal, DCM_R es el diámetro cuadrático medio de referencia (*i. e.* $DCM_R = 25$ cm), e es el exponencial y $\hat{\beta}_1$ es el parámetro de la pendiente del modelo potencial o exponencial según sea el caso.

Resultados

Límite superior de la relación densidad-tamaño máxima sin considerar la composición en el rodal

El Cuadro 2 indica que los parámetros estimados para los modelos potencial y exponencial con las dos técnicas

In both the potential and exponential models, the intercepts and slopes were greater in QR than in SFR; as τ increased in the QR fit, the parameters also increased in both models (Table 2). The likelihood ratio test detected no significant differences in slope consistent with the quantiles used ($P > 0.05$).

According to Table 3, the potential model was the best for analyzing MSDR with higher Loglik and Pseudo R^2 values in the adjustments with SFR and QR, respectively. SFR-SN was better than SFR-NT based on Loglik and AIC, while, in QR, the statistics with $\tau = 0.95$ were better

de regresión fueron significativos ($P < 0.0001$), si bien la pendiente del modelo potencial no fue diferente de -1.605 de acuerdo con la prueba t-student ($\alpha = 0.05$). El intercepto y pendiente, estimados con RFE, fueron similares para las formas seminormal (SN) y normal-truncado (NT). Los valores de σ_v^2 fueron 0.015 (potencial) y 0.018 (exponencial), con σ_u^2 cercana a cero en ambos modelos; RFE-SN fue mejor que RFE-NT para μ de acuerdo con la prueba de razón de verosimilitud ($P > 0.05$). Las estimaciones de μ con RFE-NT no fueron significativas ($P > 0.05$) y sí cercanas a cero, por lo que su ajuste no es apropiado (Weiskittel et al., 2009).

Table 2. Parameters estimated with the potential and exponential models with the stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression fitting (QR) techniques.

Cuadro 2. Parámetros estimados con los modelos potencial y exponencial con las técnicas de ajuste regresión de frontera estocástica (RFE) y regresión de cuantiles (RC).

Equation/ Ecuación	Estimated parameter/ Parámetro estimado	SFR/RFE		QR/ RC		
		Semi-normal/ Seminormal	Normal-truncated/ Normal-truncado	$\tau = 0.95$	$\tau = 0.975$	$\tau = 0.99$
Potential model/ Modelo potencial	β_0	11.297	11.2979	11.6988	11.8402	12.0740
		(0.0728)	(0.0645)	(0.3439)	(0.3092)	(0.5368)
	β_1	-1.6026	-1.6021	-1.6454	-1.66	-1.7096
		(0.0184)	(0.0188)	(0.0954)	(0.0857)	(0.1475)
	σ^2	0.0153	0.0154			
	(0.0007)	(0.0012)				
Exponential model/ Modelo exponencial	β_0	1.6E-05 ^{ns}	0.0055 ^{ns}			
		(0.0028)	(0.0443)			
	β_1		-0.0184 ^{ns}			
			(0.0390)			
	σ^2			7.4680	7.5498	7.5933
			(0.0745)	(0.1331)	(0.1846)	
Exponential model/ Modelo exponencial	β_1	7.1255	(0.0122)	-0.0445	-0.0447	-0.0429
		(0.0390)	-0.0426	(0.0017)	(0.0036)	(0.0051)
	σ^2	-0.0426	(0.0005)			
		(0.0006)	0.0185			
	γ	0.0184	(0.0005)			
	(0.0009)	0.0013 ^{ns}				
Exponential model/ Modelo exponencial	μ	1.7E-05 ^{ns}	(0.0015)			
		(0.0030)	-0.01 ^{ns}			
			(0.0477)			

The standard error of each estimated parameter is indicated in parentheses. τ : quantile; ns: not significant according to Student's t-test ($P > 0.05$). /

El error estándar de cada parámetro estimado se indica entre paréntesis. τ : cuantil; ns: no significativo de acuerdo con la prueba t de Student ($P > 0.05$).

Table 3. Goodness-of-fit parameters of the potential and exponential models adjusted with stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression (QR).**Cuadro 3. Parámetros de bondad de ajuste de los modelos potencial y exponencial ajustados con regresión de frontera estocástica (RFE) y regresión de cuantiles (RC).**

Equation/ Ecuación	Estimated parameter/ Parámetro estimado	SFR/RFE		QR/ RC		
		Semi-normal/ Seminormal	Normal-truncated/ Normal-truncado	$\tau = 0.95$	$\tau = 0.975$	$\tau = 0.99$
Potential model/ Modelo potencial	Pseudo R ²			0.556	0.547	0.528
	Loglik	641.81	641.799	-13.445	-139.603	-284.307
	AIC	-1 275.621	-1 273.597	30.891	228.332	572.613
Exponential model/ Modelo exponencial	Pseudo R ²			0.524	0.511	0.504
	Loglik	552.511	552.511	-79.092	-212.453	-331.829
	AIC	-1 097.022	-1 095.021	162.184	428.906	667.657

Loglik: log likelihood; AIC: Akaike information criterion; τ : quantile. /Loglik: logaritmo de la verosimilitud; AIC: criterio de información de Akaike; τ : cuantil.

than the other two quantiles in both the potential and exponential models.

MSDR trend was similar in SFR-SN and SFR-NT; however, QR fit lines were above the previous ones and, as the value of τ was higher, these approached the upper limit of the data (Figure 2). QR fit with $\tau = 0.99$ was adequate for both the potential and exponential models, by its closer approach to the MSDR limit of the selected sites with maximum density (dark dots) and of the total plots (gray dots); nine and four plots exceeded the MSDR limit estimated with the potential and exponential models, respectively.

Upper limit of the maximum size-density relationship according to species ratio

The estimators for SP_{PM1} and SP_{PM2} were different from zero ($P < 0.0001$) except for $\hat{\beta}_2$ for SP_{PM2} using QR with $\tau = 0.99$ (Table 4). The estimators found with the two variants of SFR were similar, although different from those of QR. The slopes ($\hat{\beta}$'s) of SP_{PM1} were steeper in QR compared to SFR. Initial occupancy α_i in terms of N , when QMD approaches zero, was lower in the Pinus and Quercus groups than in broadleaves and other conifers, for SFR and QR with $\tau = 0.95$ and $\tau = 0.975$; however, in QR with $\tau = 0.99$ the opposite was observed. SP_{PM2} intercept estimators were similar to those of SP_{PM1} ,

Tanto en el modelo potencial como exponencial, los interceptos y pendientes fueron mayores en RC que en RFE; al aumentar τ en el ajuste con RC, los parámetros también incrementaron en ambos modelos (Cuadro 2). La prueba de razón de verosimilitud no detectó diferencias significativas en la pendiente acorde con los cuantiles utilizados ($P > 0.05$).

De acuerdo con el Cuadro 3, el modelo potencial fue el mejor para analizar la RDTM con valores mayores de Loglik y Pseudo R² en los ajustes con RFE y RC, respectivamente. RFE-SN fue mejor que RFE-NT con base en el Loglik y AIC, mientras que, en la RC, los estadísticos con $\tau = 0.95$ fueron mejores que los otros dos cuantiles tanto en el modelo potencial como en el exponencial.

La tendencia de la RDTM fue similar en RFE-SN y RFE-NT; sin embargo, las líneas de ajuste de RC se situaron por arriba de las anteriores y, conforme el valor de τ fue mayor, estas se acercaron al límite superior de los datos (Figura 2). El ajuste de RC con $\tau = 0.99$ fue adecuado tanto para el modelo potencial como el exponencial, por su mayor acercamiento al límite de la RDTM de los sitios seleccionados con máxima densidad (puntos oscuros) y del total de parcelas (puntos grises); nueve y cuatro parcelas sobrepasaron el límite de la RDTM estimado con los modelos potencial y exponencial, respectivamente.

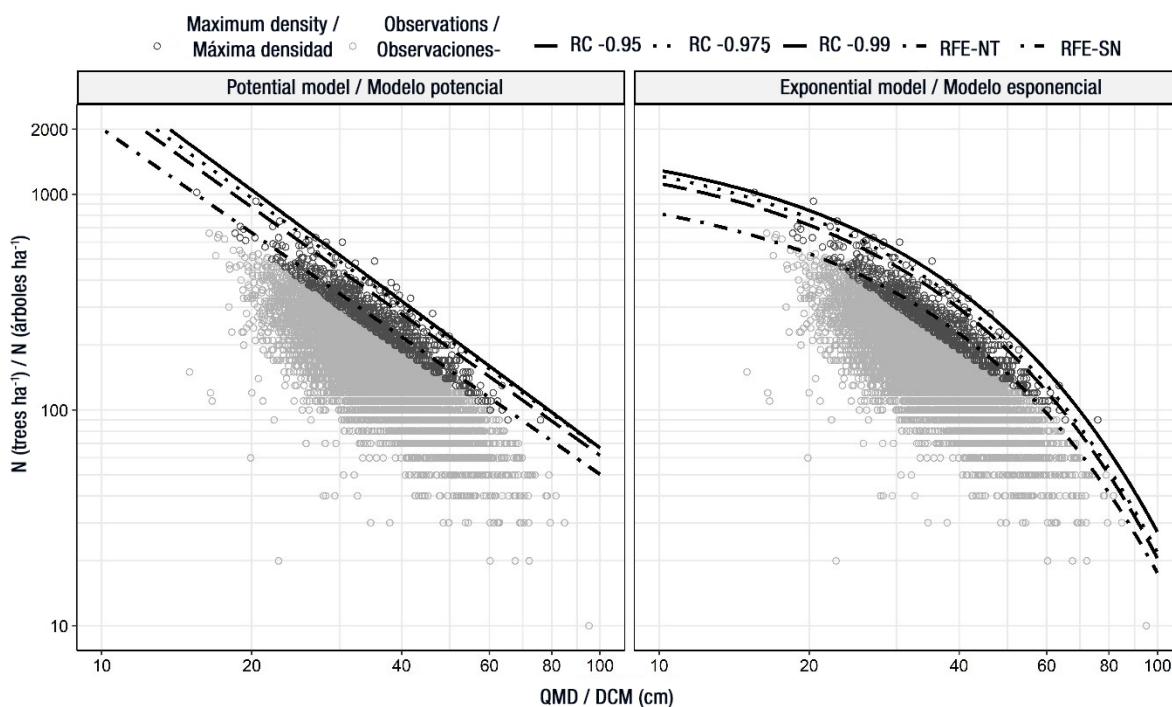


Figure 2. Trajectory of the maximum size-density relationship obtained with the potential and exponential models adjusted with quantile regression (QR) and regression with stochastic semi-normal (SFR-SN) and normal-truncated (SFR-NT) frontier. QMD: quadratic mean diameter.

Figura 2. Figura 2. Trayectoria de la relación densidad-tamaño máxima obtenida con los modelos potencial y exponencial ajustados con regresión de cuantiles (RC) y regresión con frontera estocástica seminormal (RFE-SN) y normal-truncado (RFE-NT). DCM: diámetro cuadrático medio.

Table 4. Parameters estimated with the potential model including species proportions (SPPM) under the stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression (QR) adjustment techniques.

Cuadro 4. Cuadro 4. Parámetros estimados con el modelo potencial con proporción de especies (MPSP) bajo las técnicas de ajuste regresión de frontera estocástica (RFE) y regresión por cuantiles (RC).

Equation / Ecuación	Parameter / Parámetro	SFR / RFE		QR / RC		
		Semi-normal / Seminormal	Normal-truncated / Normal-truncado	$\tau = 0.95$	$\tau = 0.975$	$\tau = 0.99$
SP _{PM1} / MP _{SP1}	α_1	11.324	11.3254	11.7802	11.9060	11.9992
		(0.0759)	(0.0671)	(0.3232)	(0.2106)	(0.4077)
	α_2	11.3200	11.3218	11.6310	11.7009	12.2659
		(0.0807)	(0.0698)	(0.3227)	(0.2348)	(0.4208)
	α_3	11.3300	11.3315	11.9783	12.0128	11.6611
		(0.0836)	(0.0762)	(0.4125)	(0.1880)	(0.4932)
	α_4	11.3650	11.3664	11.9385	11.9728	11.9669
		(0.0832)	(0.0728)	(0.3552)	(0.2326)	(0.5448)
	β	-1.6111	-1.6108	-1.6668	-1.6786	-1.6787
		(0.0181)	(0.0194)	(0.0898)	(0.0571)	(0.1165)
	σ^2	0.0152	0.0153			
		(0.0007)	(0.0013)			
	γ	1.4E-05 ^{ns}	0.0053ns			
		(0.0034)	(0.0473)			
	μ		-0.0181 ^{ns}			
			(0.0446)			

Table 4. Parameters estimated with the potential model including species proportions (SPPM) under the stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression (QR) adjustment techniques. (Cont.)

Cuadro 4. Cuadro 4. Parámetros estimados con el modelo potencial con proporción de especies (MPSP) bajo las técnicas de ajuste de regresión de frontera estocástica (RFE) y regresión por cuantiles (RC). (Cont.)

Equation/ Ecuación	Parameter/ Parámetro	SFR/RFE		QR/RC		
		Semi-normal/ Seminormal	Normal-truncated/ Normal-truncado	$\tau = 0.95$	$\tau = 0.975$	$\tau = 0.99$
SP _{PM2} / MP _{SP2}	α_1	11.2400	11.2400	11.4329	11.6078	11.0966
		(0.0951)	(0.1041)	(0.3722)	(0.4619)	(0.5713)
	α_2	11.3416	11.3420	11.6418	10.2105	13.0852**
		(0.4702)	(0.4631)	(1.4142)	(1.7482)	(4.5274)
	α_3	11.6367	11.6371	15.2897	17.3331	18.2427
		(0.5087)	(0.5333)	(2.3813)	(3.6353)	(2.7300)
	α_4	11.9918	11.9921	14.9043	14.8118	14.7717
		(0.3598)	(0.3520)	(0.4673)	(0.4999)	(3.0139)
	β_1	-1.5877	-1.5877	-1.5727	-1.5956	-1.4258
		(0.0254)	(0.0248)	(0.1048)	(0.1318)	(0.1611)
	β_2	-1.6176	-1.6177	-1.6448	-1.2804*	-1.9234ns
		(0.1322)	(0.1308)	(0.3972)	(0.5160)	(1.2363)
	β_3	-1.6964	-1.6965	-2.611	-3.1525**	-3.4667
		(0.1412)	(0.1477)	(0.6666)	(1.0346)	(0.7404)
	β_4	-1.7799	-1.78	-2.4889	-2.465	-2.4649**
		(0.0963)	(0.0944)	(0.1271)	(0.1360)	(0.7639)
σ^2	0.0152	0.0152				
	(0.0007)	(0.0008)				
γ	1.9E-05ns	0.0001 ^{ns}				
	(0.0030)	(0.0140)				
μ		-0.0026 ^{ns}				
		(0.0963)				

The subscript of the parameter is associated with the species group: 1 = *Pinus*, 2 = *Quercus*, 3 = other conifers and 4 = broadleaves. The standard error of each estimated parameter is indicated in parentheses. ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: non-significant according to the t-student test ($P > 0.05$). τ : quantile. /

El subíndice del parámetro está asociado al grupo de especies: 1 = *Pinus*, 2 = *Quercus*, 3 = otras coníferas y 4 = latifoliadas. El error estándar de cada parámetro estimado se indica entre paréntesis. ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns: no significativo de acuerdo con la prueba t-student ($P > 0.05$). τ : cuantil.

although with variable mortality rates per species group. SP_{PM2} slopes were steeper for broadleaves and other conifers relative to *Pinus* and *Quercus*.

SP_{PM2} estimation was better than SP_{PM1} with lower AIC with QR, higher Loglik at QR and SFR, and higher Pseudo R2 at all three τ of QR (Table 5). Also, SFR-SN was better than SFR-NT, and QR with $\tau = 0.95$ showed

Límite superior de la relación densidad-tamaño máxima considerando la proporción de especies

Los estimadores para MP_{SP1} y MP_{SP2} fueron diferentes de cero ($P < 0.0001$) con excepción de $\hat{\beta}_2$ para MP_{SP2} usando RC con $\tau = 0.99$ (Cuadro 4). Los estimadores obtenidos con las dos variantes de RFE fueron similares, aunque diferentes a los de RC. Las pendientes ($\hat{\beta}$'s) del MP_{SP1}

Table 5. Goodness-of-fit parameters of the potential model with species mixture (SP_{PM}) adjusted with stochastic frontier regression (SFR) and quantile regression (QR).

Cuadro 5.

Equation/ Ecuación	Parameter/ Parámetro	SFR/RFE		QR/ RC		
		Semi-normal/ Seminormal	Normal-truncated/ Normal-truncado	$\tau = 0.95$	$\tau = 0.975$	$\tau = 0.99$
$SP_{PM1}/$ MP_{SP1}	Pseudo R^2			0.56	0.553	0.534
	Loglik	644.01	643.1	-3.90	-127.51	-272.84
	AIC	-1 274.02	-1 271.1	30.89	265.03	555.68
$SP_{PM2}/$ MP_{SP2}	Pseudo R^2			0.575	0.567	0.553
	Loglik	646.02	646.02	28.49	-96.62	-233.45
	AIC	-1 272.04	-1 270	-40.98	209.24	482.89

Loglik: log likelihood; AIC: Akaike information criterion; τ : quantile. /

Loglik: logaritmo de la verosimilitud; AIC: criterio de información de Akaike; τ : cuantil.

the best goodness-of-fit statistics compared to the other two quantiles for SPPM1 and SPPM2. Consistent with the above results, QR with $\tau = 0.95$ of SP_{PM2} is higher for defining MSDR with species proportion.

Discussion

Upper limit of the maximum size-density relationship excluding stand composition

In this analysis, QR adequately estimated MSDR for the potential and exponential models. The benefits of QR in relation to SFR center on the assumptions of the error distribution, as it allows inferences to be made correctly with other quantiles (Salas-Eljatib & Weiskittel, 2018). However, QR can be subjective because a τ needs to be previously selected for adjustment (Condés et al., 2017; Tian et al., 2021). Despite the above, in this study we sought an upper limit that covered most of the plots with maximum density, so QR is considered appropriate to define MSDR. QR has been used with the potential model in other studies and satisfactory results have been found estimating MSDR, when τ values close to one are used (Aguirre et al., 2018; Andrews et al., 2018; Condés et al., 2017).

The use of the potential and exponential models in mixed-species forests has been analyzed and compared in few studies (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019). Due to differences in the mathematical structures of both models, the value of the slope varies significantly,

fueron más pronunciadas en RC que en RFE. La ocupación inicial α_i en términos de N , cuando DCM se aproxima a cero, fue menor en los grupos de *Pinus* y *Quercus* que en latifoliadas y otras coníferas, para RFE y RC con $\tau = 0.95$ y $\tau = 0.975$; sin embargo, en RC con $\tau = 0.99$ sucedió lo contrario. Los estimadores del intercepto del MP_{SP2} fueron semejantes a los de MP_{SP1} , aunque con tasas de mortalidad variable por grupos de especies. Las pendientes de MP_{SP2} fueron más pronunciadas para latifoliadas y otras coníferas con respecto a *Pinus* y *Quercus*.

La estimación del MP_{SP2} fue mejor que MP_{SP1} con un AIC más bajo con la RC, Loglik superior en RC y RFE y Pseudo R^2 mayor en los tres τ de RC (Cuadro 5). También, RFE-SN fue mejor que RFE-NT, y RC con $\tau = 0.95$ mostró los mejores estadísticos de bondad de ajuste con respecto a los otros dos cuantiles para MP_{SP1} y MP_{SP2} . Conforme a los resultados anteriores, la RC con $\tau = 0.95$ del MP_{SP2} es superior para definir la RDTM con proporción de especies.

Discusión

Límite superior de la relación densidad-tamaño máxima sin considerar la composición en el rodal

En este análisis, la RC estimó adecuadamente la RDTM para los modelos potencial y exponencial. Las bondades de la RC con respecto a RFE se centran en los supuestos de la distribución del error, ya que permite hacer

and it is useless to make a statistical comparison. Nevertheless, at the biological level, the models show distinct forms defining the allometric dynamics between average tree size and growing space (Condés et al., 2017; Pretzsch & Biber, 2005), as well as the representation of interspecific competition (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Weiskittel et al., 2009).

The results of the potential model showed constant mortality rates during stand development with mixed species. The MSDR obtained with the potential model is essential in identifying the maximum average size that stands reach before self-thinning (Zeide, 1985), regardless of the initial density (VanderSchaaf, 2010). Therefore, the maximum density line of the potential model is only representative for a specific interval of stand dynamics (VanderSchaaf, 2010; Zeide, 2010), mainly when complete crown closure occurs (Quiñonez-Barraza et al., 2018; Zeide, 2005). In the present study, the MSDR estimated with the potential model covered an interval from 25 cm to 50 cm of average tree size (Figure 2), showing that mixed stands with high densities reach the maximum density line faster (Ningre et al., 2016).

The average MSDR estimated with the exponential model showed a different pattern from that of the potential model, and its concave trajectory covered most of the plots under study. The value of the intercept estimated with the exponential model showed a more realistic value than the potential model and better described the initial stages of the stands for the study area. The maximum density line of the exponential model can be considered as an average representation that characterizes the various competition events (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019), according to the combination of size-density observations evaluated.

The curvilinear relationship of the exponential model showed slopes close to zero when the stand has high densities and a small average size, while the slope becomes steeper as tree size increases (Zeide, 2010). This behavior suggests that older stands or stands with mature trees are not as dense as young stands due to the increasing proportion of gaps (Zeide, 1995). The same trend was found when the Reineke model was modified to describe MSDR in curvilinear form for stands of *Pinus elliotti* var. *elliotti* Engelm. (Cao et al., 2000), *Pinus tadea* (L.) (VanderSchaaf & Burkhart, 2008) and *Picea abies* (L.) Karst. and *Fagus sylvatica* L. (Schütz & Zingg, 2010). However, few studies have yet applied these new formulations to mixed-species stands.

With the slope estimated by both models, SDI_{max} values were calculated with a QMD_r equal to 25 cm (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Reineke, 1933). For the potential model, SDI_{max} was 883 and for the exponential model it was 800, values that together

inferencias de forma correcta con otros cuantiles (Salas-Eljatib & Weiskittel, 2018). No obstante, la RC puede ser subjetiva porque es necesario seleccionar previamente un τ para su ajuste (Condés et al., 2017; Tian et al., 2021). A pesar de lo anterior, en este estudio se buscó un límite superior que cubriera la mayor parte de las parcelas con máxima densidad, por lo que la RC se considera apropiada para definir la RDTM. La RC se ha utilizado con el modelo potencial en otros trabajos y se han obtenido resultados satisfactorios en la estimación de la RDTM, cuando se usan valores de τ cercanos a uno (Aguirre et al., 2018; Andrews et al., 2018; Condés et al., 2017).

El uso de los modelos potencial y exponencial en bosques con mezcla de especies se ha analizado y comparado en pocos trabajos (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019). Debido a las diferencias en las estructuras matemáticas de ambos modelos, el valor de la pendiente varía considerablemente y resulta infructuoso hacer una comparación estadística. No obstante, a nivel biológico, los modelos muestran formas distintas que definen la dinámica alométrica entre el tamaño promedio de los árboles y el espacio de crecimiento (Condés et al., 2017; Pretzsch & Biber, 2005), así como la representación de la competencia interespecífica (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Weiskittel et al., 2009).

Los resultados del modelo potencial mostraron tasas de mortalidad constantes durante el desarrollo del rodal con mezcla de especies. La RDTM del modelo potencial es fundamental en la identificación del tamaño promedio máximo que los rodales alcanzan antes del autoclareo (Zeide, 1985), independientemente de la densidad con que se originan (VanderSchaaf, 2010). Por ello, la línea de máxima densidad del modelo potencial solo es representativa para un intervalo específico de la dinámica del rodal (VanderSchaaf, 2010; Zeide, 2010), principalmente cuando ocurre el cierre completo de las copas (Quiñonez-Barraza et al., 2018; Zeide, 2005). En el presente estudio, la RDTM estimada con el modelo potencial cubrió un intervalo de 25 cm a 50 cm del tamaño promedio de los árboles (Figura 2), lo cual muestra que los rodales mezclados con densidades altas alcanzan más rápido la línea de densidad máxima (Ningre et al., 2016).

La estimación promedio de la RDTM con el modelo exponencial mostró un patrón distinto a la del modelo potencial, y su trayectoria cóncava cubrió la mayoría de las parcelas bajo estudio. El valor del intercepto estimado con el modelo exponencial presentó un valor más realista que el modelo potencial y describió las etapas iniciales del rodal de mejor forma para el área de estudio. La línea de máxima densidad del modelo exponencial puede considerarse como una representación promedio que caracteriza los diversos eventos de competencia (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado,

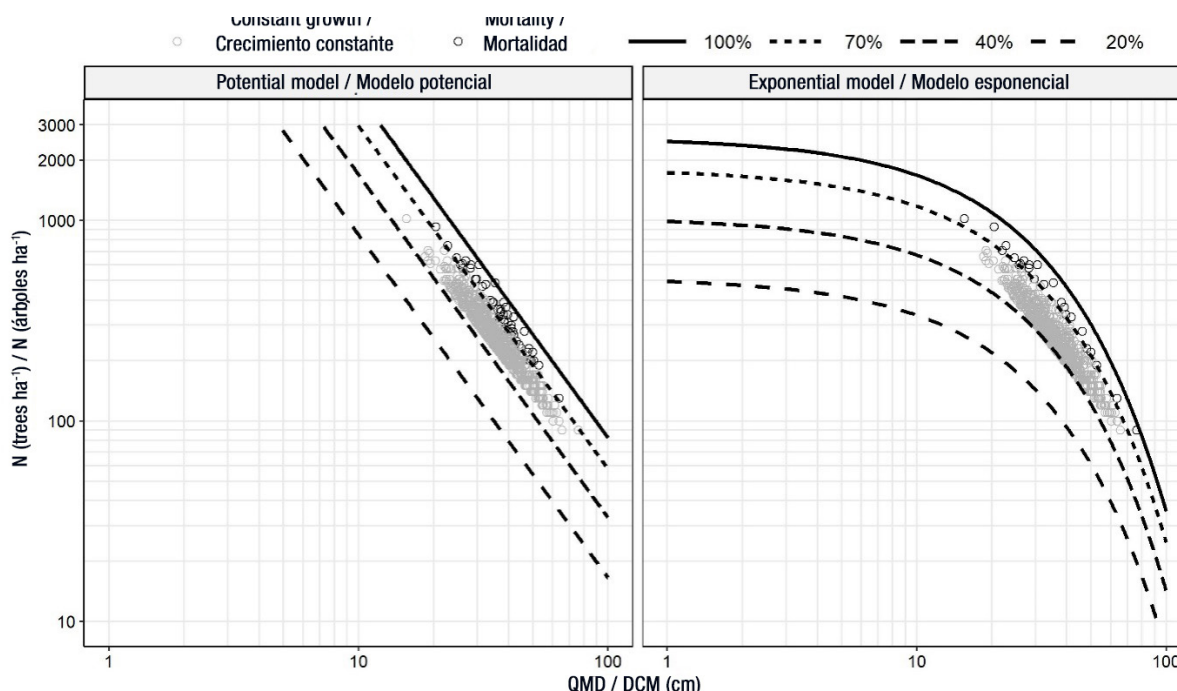


Figure 3. Density guidelines based on potential model (a) and exponential model (b) for mixed forests of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, Mexico. QMD: quadratic mean diameter.

Figura 3. Guías de densidad basadas en el modelo potencial (a) y exponencial (b) para bosques mezclados de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. DCM: diámetro cuadrático medio.

with $\hat{\beta}$ of the respective model were used to delimit the following growth zones: imminent mortality (SDI = 618 and 560), constant growth (SDI = 309 and 280) and free growth (SDI = 177 and 160) for potential and exponential models, respectively (Figure 3). Differences between density guides lie in the linear and curvilinear projections of curve families of the respective SDI. For the potential model, N projections decrease linearly as the average tree size increases, meanwhile such a trend is curvilinear for the exponential model (Cao et al., 2000; Schütz & Zingg, 2010).

Upper limit of the maximum size-density relationship according to species ratio

MSDR estimation in mixed stands is complex (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Rivoire & Moguedec, 2012), because all possible combinations of species found in a specific location have to be considered (Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000). Plots meeting this condition were selected in this study; however, the lack of observations showing QMD sizes approximating 0 cm up to 15 cm may be a factor for not having a better representation of MSDR (VanderSchaaf & Burkhart, 2012).

The parameters estimated with the best model using species ratio described the differences between mortality rates, tolerance, and intra- and interspecific competition (Aguirre et al., 2018; de Prado et al., 2020; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000), as well as the allometric

2019), conforme a la combinación de las observaciones de densidad-tamaño evaluadas.

El comportamiento curvilíneo del modelo exponencial mostró pendientes cercanas a cero cuando el rodal tiene densidades altas y un tamaño promedio pequeño, mientras que la pendiente se vuelve más inclinada conforme el tamaño de los árboles aumenta (Zeide, 2010). Este comportamiento sugiere que los rodales más viejos o con árboles maduros no son tan densos como los rodales jóvenes debido a la creciente proporción de claros (Zeide, 1995). La misma tendencia se encontró cuando el modelo de Reineke se modificó para describir la RDTM en forma curvilínea para rodales de *Pinus elliotti* var. *elliotti* Engelm. (Cao et al., 2000), *Pinus tadea* (L.) (VanderSchaaf & Burkhart, 2008) y *Picea abies* (L.) Karst. y *Fagus sylvatica* L. (Schütz & Zingg, 2010). No obstante, existen aún pocos estudios que apliquen estas nuevas formulaciones para rodales con mezcla de especies.

Con la pendiente estimada por ambos modelos se obtuvieron los valores del IDR_{max} con un DCM_R igual a 25 cm (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Reineke, 1933). En el modelo potencial, el IDR_{max} fue 883 y en el modelo exponencial fue 800, valores que junto al $\hat{\beta}$ del modelo respectivo sirvieron para delimitar las zonas de crecimiento: mortalidad inminente ($IDR = 618$ y 560), crecimiento constante ($IDR = 309$ y 280) y crecimiento libre ($IDR = 177$ y 160) para los modelos potencial y exponencial, respectivamente (Figura 3).

relationship to reach the maximum potential of a combination of species (Weiskittel et al., 2009).

In general, other conifer and broadleaf groups tend to have high densities at the early stand stage, but show a high mortality rate as they develop, because they demand more growing space at the mature stage (Pretzsch & Biber, 2005), as well as robust canopy development (Zeide, 1985). *Pinus* and *Quercus* groups showed the lowest intercept values, indicating that in the mature stage of the stand they will dominate with a lower demand for growing space (Pretzsch & Biber, 2005). These groups show high growth and survival capacity in the presence of interspecific competition (de Prado et al., 2020).

β_i slopes varied considerably among species groups. The other conifer and broadleaf groups were more shade tolerant, because they showed more negative values compared to *Pinus* and *Quercus*. This suggests that each species has its own allometric size-density relationship, resource demand and growing space (Pretzsch & Biber, 2016). Weiskittel et al. (2009) analyzed MSDR in plantations and natural forests of three species and found that *Tsuga heterophylla* [Raef.] Sarg. had a more negative slope with higher shade tolerance than *Alnus rubra* [Bong.] Carr. and *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco. Other studies also concluded that species with steep β_i slopes, in mixed-species stands, are more shade tolerant (Andrews et al., 2018; de Prado et al., 2020; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000).

Shade tolerant species may not have guaranteed survival in mature stages of the stand, as this may be influenced by the self-tolerance of the species, mainly by growth capacity and survival of competing trees in the stand (Zeide, 1985). The results indicate that species less tolerant to shade may be more self-tolerant than tolerant species, a characteristic that may represent a benefit for the permanence in the stand with lower mortality rates (Zeide, 2005). However, it is important to analyze other characteristics such as crown, site productivity and wood specific gravity to understand the specific differences in self-thinning ratio for mixed stands, as well as its allometric parameter (Woodall et al., 2005).

Conclusions

The approaches analyzed in this research show two alternatives for relating density and average tree size. With the first approach, the Reineke's relationship is restricted to one sector of the average stand size distribution, while the exponential model described an average upper limit of the competition stages for mixed stands. The results of the maximum size-density relationship (MSDR) were useful for constructing two density guides with potential and exponential models,

Las diferencias entre las guías de densidad radican en las proyecciones lineal y curvilínea de las familias de curvas de los respectivos IDR. En el modelo potencial, las proyecciones de N decrecen linealmente conforme aumenta el tamaño promedio de los árboles, mientras que tal tendencia es curva en el modelo exponencial (Cao et al., 2000; Schütz & Zingg, 2010).

Límite superior de la relación densidad-tamaño máxima considerando la proporción de especies

La determinación de la RDTM en rodales mezclados es compleja (Quiñonez-Barraza & Ramírez-Maldonado, 2019; Rivoire & Moguedec, 2012), debido a que tienen que considerarse todas las combinaciones posibles de especies que se encuentren en un lugar en específico (Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000). En este trabajo se seleccionaron parcelas que cumplieran con dicha condición; sin embargo, la carencia de observaciones que mostraran tamaños de DCM aproximados a 0 cm hasta 15 cm puede ser un factor para no tener una mejor representación de la RDTM (VanderSchaaf & Burkhardt, 2012).

Los parámetros estimados con el mejor modelo con proporción de especies describieron las diferencias entre las tasas de mortalidad, tolerancia y la competencia intra e interespecífica (Aguirre et al., 2018; de Prado et al., 2020; Torres-Rojo & Velázquez-Martínez, 2000), así como la relación alométrica para alcanzar el potencial máximo de una combinación de especies (Weiskittel et al., 2009).

A nivel general, los grupos de otras coníferas y latifoliadas tienden a tener densidades altas en la fase inicial del rodal, pero muestran una tasa de mortalidad alta conforme se desarrollan, debido a que demandan más espacio de crecimiento en la fase madura (Pretzsch & Biber, 2005), así como un desarrollo robusto del dosel (Zeide, 1985). Los grupos *Pinus* y *Quercus* mostraron los valores más bajos en el intercepto, lo cual indica que en la etapa madura del rodal dominarán con una menor demanda de espacio de crecimiento (Pretzsch & Biber, 2005). Estos grupos muestran capacidad alta de crecimiento y sobrevivencia en presencia de competencia interespecífica (de Prado et al., 2020).

Las pendientes β_i variaron considerablemente para cada grupo de especies. Los grupos otras coníferas y latifoliadas fueron más tolerantes a la sombra, debido a que mostraron valores más negativos con respecto a *Pinus* y *Quercus*. Esto sugiere que cada una de las especies cuenta con su propia relación alométrica densidad-tamaño, demanda de recursos y espacio de crecimiento (Pretzsch & Biber, 2016). Weiskittel et al. (2009) analizaron la RDTM en plantaciones y bosques naturales de tres especies y encontraron que *Tsuga heterophylla* [Raef.] Sarg. tuvo una pendiente más negativa con mayor tolerancia a la sombra respecto a *Alnus rubra* [Bong.] Carr.

which are essential for simulating thinning in mixed stands. With the second approach, the size-density allometry can be differentiated by species groups, as well as the response to shade tolerance and occupancy at early stages of stand development. The results of both approaches allow the forester to assess the application of silvicultural treatments for density control in mixed stands according to forest management objectives.

Acknowledgments

The authors thank the Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) for providing funding to the first author for his Master of Sciences degree. To the Indigenous Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, for providing databases and access to their forests. To the Colegio de Postgraduados for the facilities granted to carry out the research.

End of English version

References / Referencias

- Aguirre, A., del Río, M., & Condés, S. (2018). Intra-and inter-specific variation of the maximum size-density relationship along an aridity gradient in Iberian pinewoods. *Forest Ecology and Management*, 411, 90–100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.017>
- Aigner, D., Lovell, C. K., & Schmidt, P. (1977). Formulation and estimation of stochastic frontier production function models. *Journal of Econometrics*, 6(1), 21–37. [https://doi.org/10.1016/0304-4076\(77\)90052-5](https://doi.org/10.1016/0304-4076(77)90052-5)
- Andrews, C., Weiskittel, A., D'Amato, A. W., & Simons-Legaard, E. (2018). Variation in the maximum stand density index and its linkage to climate in mixed species forests of the North American Acadian Region. *Forest Ecology and Management*, 417, 90–102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.038>
- Battese, G. E., & Corra, G. S. (1977). Estimation of a production frontier model: with application to the pastoral zone of Eastern Australia. *Australian Journal of Agricultural Economics*, 21(3), 169–179. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8489.1977.tb00204.x>
- Bi, H. (2004). Stochastic frontier analysis of a classic self-thinning experiment. *Austral Ecology*, 29(4), 408–417. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01379.x>
- Cao, Q. V., Dean, T. J., & Baldwin Jr, V. C. (2000). Modeling the size–density relationship in direct-seeded slash pine stands. *Forest Science*, 46(3), 317–321. <https://doi.org/10.1093/forestscience/46.3.317>
- Condés, S., Vallet, P., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Ducey, M. J., Pach, M., Pretzsch, H., Sterba, H., Vayreda, J., & del Río, M. (2017). Climate influences on the maximum size-density relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus*
- y *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco. En otros trabajos también llegaron a la conclusión que las especies con pendientes β_1 pronunciadas, en rodales con mezcla de especies, son más tolerantes a la sombra (Andrews et al., 2018; de Prado et al., 2020; Torres-Rojó & Velázquez-Martínez, 2000).
- Las especies tolerantes a la sombra no tienen garantizada su sobrevivencia en etapas maduras del rodal, ya que esta puede ser influenciada por la autotolerancia de la especie, principalmente por la capacidad del crecimiento y la supervivencia de los árboles que compiten en el rodal (Zeide, 1985). Los resultados indican que las especies menos tolerantes a la sombra pueden ser más autotolerantes que las tolerantes, característica que puede representar una ganancia por la permanencia en el rodal con menores tasas de mortalidad (Zeide, 2005). No obstante, es importante analizar otras características como la copa, la productividad del sitio y la gravedad específica de la madera para entender las diferencias específicas de la relación del autoaclareo en rodales mezclados, así como su parámetro alométrico (Woodall et al., 2005).

Conclusiones

Los enfoques analizados en esta investigación muestran dos alternativas para relacionar la densidad y el tamaño promedio de los árboles. Con el primer enfoque, la relación de Reineke queda restringida para un sector de la distribución del tamaño promedio de los rodales, mientras que el modelo exponencial describió un límite superior promedio de los episodios de competencia en rodales mezclados. Los resultados de la relación densidad-tamaño máxima (RDTM) fueron útiles para construir dos guías de densidad con los modelos potencial y exponencial, esenciales para simular aclareos en rodales mixtos. Con el segundo enfoque se puede diferenciar la alometría tamaño-densidad por grupos de especies, así como la respuesta a la tolerancia a la sombra y ocupación en las primeras etapas del desarrollo del rodal. Los resultados de ambos enfoques le permiten al silvicultor valorar la aplicación de tratamientos silvícolas para el control de la densidad en rodales mixtos de acuerdo con los objetivos del manejo forestal.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el financiamiento al primer autor para cursar sus estudios de Maestría en Ciencias. A la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, por facilitar las bases de datos y acceso a sus bosques. Al Colegio de Postgraduados por las facilidades otorgadas para realizar la investigación.

Fin de la versión en español

- sylvatica L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 385, 295–307. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.059>
- Dirección Técnica Forestal. (2017). *Modificación al programa de manejo forestal, nivel avanzado para el aprovechamiento de recursos forestales maderables por incorporación de superficie*. Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México.
- de Prado, R. D., San Martín, R., Bravo, F., & de Aza, H. C. (2020). Potential climatic influence on maximum stand carrying capacity for 15 mediterranean coniferous and broadleaf species. *Forest Ecology and Management*, 460, 117824. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117824>
- del Río, M., Bravo-Oviedo, A., Ruiz-Peinado, R., & Condés, S. (2019). Tree allometry variation in response to intra- and inter-specific competitions. *Trees*, 33(1), 121–138. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1763-3>
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M. J., Fonseca, T., 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(1), 23–49. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0927-6>
- Ducey, M. J., & Knapp, R. A. (2010). A stand density index for complex mixed species forests in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management*, 260(9), 1613–1622. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.014>
- Ducey, M. J., Woodall, C. W., & Bravo-Oviedo, A. (2017). Climate and species functional traits influence maximum live tree stocking in the Lake States, USA. *Forest Ecology and Management*, 386, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.007>
- Kimsey, M. J., Shaw, T. M., & Coleman, M. D. (2019). Site sensitive maximum stand density index models for mixed conifer stands across the Inland Northwest, USA. *Forest Ecology and Management*, 433, 396–404. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.013>
- Koenker, R. (2019). *Quantile regression in R: a vignette*. <https://cran.r-project.org/web/packages/quantreg/vignettes/rq.pdf>
- Koenker, R., & Bassett Jr., G. (1978). Regression quantiles. *Society Econometrica: Journal of the Econometric*, 46(1), 33–50. <https://doi.org/10.2307/1913643>
- Long, J. N., & Daniel, T. W. (1990). Assessment of growing stock in uneven-aged stands. *Western Journal of Applied Forestry*, 5(3), 93–96. <https://doi.org/10.1093/wjaf/5.3.93>
- Meeusen, W., & van den Broeck, J. (1977). Technical efficiency and dimension of the firm: some results on the use of frontier production functions. *Empirical Economics*, 2(2), 109–122. <https://doi.org/10.1007/BF01767476>
- Ningre, F., Ottorini, J.-M., & Le Goff, N. (2016). Modeling size-density trajectories for even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in France. *Annals of forest science*, 73(3), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s13595-016-0567-0>
- Pretzsch, H., & Biber, P. (2005). A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *Forest Science*, 51(4), 304–320. <https://doi.org/10.1093/forestscience/51.4.304>
- Pretzsch, H., & Biber, P. (2016). Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(10), 1179–1193. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0413>
- Quiñonez-Barraza, G., & Ramírez-Maldonado, H. (2019). Can an exponential function be applied to the asymptotic density-size relationship? Two weew stand-density indices in mixed-species forests. *Forests*, 10(1), 9. <https://doi.org/10.3390/f10010009>
- Quiñonez-Barraza, G., Tamarit-Urias, J. C., Martínez-Salvador, M., García-Cuevas, X., Santos-Posadas, H. M., & Santiago-García, W. (2018). Maximum density and density management diagram for mixed-species forests in Durango, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 24(1), 73–90. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.09.056>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing [software]*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reineke, L. H. (1933). Perfection a stand-density index for even-aged forest. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627–638.
- Reyes-Hernández, V., Comeau, P. G., & Bokalo, M. (2013). Static and dynamic maximum size-density relationships for mixed trembling aspen and white spruce stands in western Canada. *Forest Ecology and Management*, 289, 300–311. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.042>
- Rivoire, M., & Moguedec, L. G. (2012). A generalized self-thinning relationship for multi-species and mixed-size forests. *Annals of Forest Science*, 69(2), 207–219. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0158-z>
- Salas-Eljatib, C., & Weiskittel, A. R. (2018). Evaluation of modeling strategies for assessing self-thinning behavior and carrying capacity. *Ecology and Evolution*, 8(22), 10768–10779. <https://doi.org/10.1002/ece3.4525>
- Schütz, J.-P., & Zingg, A. (2010). Improving estimations of maximal stand density by combining Reineke's size-density rule and the yield level, using the example of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European Beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 67(5), 507. <https://doi.org/10.1051/forest/2010009>
- Solomon, D. S., & Zhang, L. (2002). Maximum size-density relationships for mixed softwoods in the northeastern USA. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 163–170. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00556-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00556-4)
- Sterba, H., & Monserud, R. A. (1993). The maximum density concept applied to uneven-aged mixed-species stands. *Forest Science*, 39(3), 432–452. <https://doi.org/10.1093/forestscience/39.3.432>
- Tang, X., Pérez-Cruzado, C., Vor, T., Fehrmann, L., Álvarez-González, J. G., & Kleinn, C. (2016). Development of stand density management diagrams for Chinese fir plantations. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 89(1), 36–45. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv024>

- Tian, D., Bi, H., Jin, X., & Li, F. (2021). Stochastic frontiers or regression quantiles for estimating the self-thinning surface in higher dimensions? *Journal of Forestry Research*, 32(4), 1515–1533. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01196-6>
- Torres-Rojo, J. M., & Velázquez-Martínez, A. (2000). Índice de densidad relativa para rodales coetáneos mezclados. *Agrociencias*, 34(4), 497–507. <https://agrocienca-colpos.mx/index.php/agrocienca/article/view/54>
- VanderSchaaf, C. L. (2010). Estimating individual stand size–density trajectories and a maximum size–density relationship species boundary line slope. *Forest Science*, 56(4), 327–335. <https://doi.org/10.1093/forestsience/56.4.327>
- VanderSchaaf, C. L., & Burkhart, H. E. (2007). Comparison of methods to estimate Reineke's maximum size–density relationship species boundary line slope. *Forest Science*, 53(3), 435–442. <https://doi.org/10.1093/forestsience/53.3.435>
- VanderSchaaf, C. L., & Burkhart, H. E. (2008). Using segmented regression to estimate stages and phases of stand development. *Forest Science*, 54(2), 167–175. <https://doi.org/10.1093/forestsience/54.2.167>
- VanderSchaaf, C. L., & Burkhart, H. E. (2012). Development of planting density–specific density management diagrams for loblolly pine. *Southern Journal of Applied Forestry*, 36(3), 126–129. <https://doi.org/10.5849/sjaf.10-043>
- Weiskittel, A., Gould, P., & Temesgen, H. (2009). Sources of variation in the self-thinning boundary line for three species with varying levels of shade tolerance. *Forest Science*, 55(1), 84–93. <https://doi.org/10.1093/forestsience/55.1.84>
- Woodall, C. W., Miles, P. D., & Vissage, J. S. (2005). Determining maximum stand density index in mixed species stands for strategic-scale stocking assessments. *Forest Ecology and Management*, 216(1), 367–377. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.050>
- Zeide, B. (1985). Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management*, 13(3-4), 149–166. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(85\)90031-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(85)90031-3)
- Zeide, B. (1995). A relationship between size of trees and their number. *Forest Ecology and Management*, 72(2-3), 265–272. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)03453-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)03453-4)
- Zeide, B. (2005). How to measure stand density. *Trees*, 19(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0343-x>
- Zeide, B. (2010). Comparison of self-thinning models: an exercise in reasoning. *Trees*, 24(6), 1117–1126. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0484-z>
- Zhang, L., Bi, H., Gove, J. H., & Heath, L. S. (2005). A comparison of alternative methods for estimating the self-thinning boundary line. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(6), 1507–1514. <https://doi.org/10.1139/x05-070>