

DENDROECOLOGÍA, DECAIMIENTO DEL BOSQUE Y RELACIONES NO LINEALES ENTRE CLIMA Y CRECIMIENTO RADIAL

Jesús Julio CAMARERO MARTÍNEZ y Santiago SANCHO BENAGES
Unidad de Recursos Forestales. CITA de Aragón
Gobierno de Aragón, Apdo. 727, 50080 Zaragoza

RESUMEN

Las relaciones entre clima y crecimiento radial se cuantifican mediante métodos lineales como las funciones respuesta. Sin embargo, la respuesta del crecimiento a episodios climáticos extremos, como los asociados al decaimiento del bosque, no es lineal. Mostramos cómo el clima puede determinar un episodio de decaimiento observado en el 2002 en bosques de *Pinus sylvestris* del Sistema Ibérico de Teruel. Reconstruimos el crecimiento radial mediante métodos dendrocronológicos en 4 parcelas de orientación y vigor contrastado (2 solanas, 2 umbrías). Relacionamos los índices de crecimiento con datos climáticos mensuales (temperatura media, precipitación total). Los árboles de las solanas mostraron una mayor reducción del crecimiento desde el 2002, un mayor crecimiento medio en las décadas previas y una mayor sensibilidad al clima que los de las umbrías. El decaimiento del 2002 fue causado por temperaturas muy bajas en diciembre del 2001 y por un octubre muy cálido previo. El crecimiento está relacionado positivamente con la temperatura de abril y con las precipitaciones de junio y julio del año de crecimiento, y negativamente con las temperaturas de junio y julio, lo que sugiere cierto estrés hídrico estival. Un octubre cálido previo estuvo asociado a un menor crecimiento. La mayoría de estas relaciones no fueron lineales.

Palabras clave: Dendrocronología, Funciones Respuesta, *Pinus sylvestris*, Sistema Ibérico.

ABSTRACT

The relationships between climate and growth are quantified using linear methods, for instance the response function. However, the response of growth to extreme climatic episodes, such as those related to forest decline, is not linear. We show how climate caused a decline episode recorded in 2002 which affected *Pinus sylvestris* forests in the Teruel Iberian System. We reconstructed the radial growth using dendrochronological methods. We sampled 4 plots with contrasting aspect and vigour (2 northward and 2 southward plots). The radial-growth indices were related with monthly climatic data (mean temperature, total precipitation). The trees from southward plots showed a greater growth decline since 2002, a larger mean growth in the previous decades and a higher sensitivity to climate than the trees from northward plots. The 2002 decline was caused by very low temperatures in December 2001 and a very warm previous October. The radial growth was positively related to April temperature and June and July precipitation of the growth year, but negatively related to June and July temperature, which indicates water stress in summer. A previous warm October was associated with low growth. Most of these relationships were not linear.

Key words: Dendrochronology, Iberian System, *Pinus sylvestris*, Response Functions.

1. INTRODUCCIÓN

El clima es uno de los principales determinantes de la distribución de la vegetación. Recientemente, se han descrito casos relativamente rápidos de decaimiento del bosque causados por cambios climáticos repentinos (ALLEN y BRESHEARS, 1998). También en la Península Ibérica, se han observado episodios de decaimiento intenso en la segunda mitad del siglo XX, como el que afecta a los abetares del Pirineo aragonés (CAMARERO, 2001). Estos episodios de decaimiento coinciden con aumento de la variabilidad climática interanual, ya sea sequías en meses donde antes eran infrecuentes o bien contrastes térmicos extremos, por lo que deben ser estudiados con herramientas dendrocronológicas desde una perspectiva espaciotemporal amplia. Por otro lado, la muerte de masas forestales enteras en respuesta a perturbaciones climáticas corresponden a fenómenos no lineales tan abundantes en la literatura sobre dinámica de ecosistemas terrestres. Es decir, que pequeños cambios o alteraciones climáticas puntuales intensas pueden provocar respuestas a largo plazo en el crecimiento y supervivencia de los bosques con modificaciones profundas y persistentes de su dinámica (BURKETT *et al.*, 2005).

En dendroecología, las relaciones entre el clima y el crecimiento secundario o radial de las especies leñosas se cuantifican mediante funciones respuesta. Una función respuesta es una técnica de regresión múltiple que relaciona los componentes principales de los datos climáticos mensuales y el crecimiento radial de ese mismo periodo (FRITTS, 1976). La mayor limitación de la aproximación basada en las funciones respuesta es que no considera la existencia de relaciones no lineales entre clima y crecimiento pese a que la respuesta al clima de organismos complejos como los árboles no suele ser lineal (CARRER y URBINATI, 2001). Por ejemplo, a finales del siglo XX se ha detectado que los árboles de bosques del Hemisferio Norte muestran una menor sensibilidad en su crecimiento secundario o radial al clima en comparación con periodos previos (BRIFFA *et al.*, 1998a). Así, la relación positiva entre la densidad máxima de la madera tardía y las temperaturas de verano no se mantuvo a finales del pasado siglo (BRIFFA *et al.*, 1998b). En los bosques boreales de Alaska, se ha notado un descenso en el crecimiento radial lo que se ha interpretado como una respuesta negativa a un mayor estrés hídrico inducido por el calentamiento global (BARBER *et al.*, 2000). En algunos casos se observan respuestas de tipo umbral en las que el signo de una relación crecimiento-clima puede cambiar una vez superado un valor (WILMKING *et al.*, 2004). Además, se ha encontrado en diversos trabajos que las relaciones crecimiento-clima cambian a lo largo del tiempo y son inestables (TARDIF *et al.*, 2003; WILSON y ELING, 2004). Los trabajos citados no apoyan la validez de las aproximaciones lineales en el estudio de las relaciones entre crecimiento y clima, lo que implicaría su uso crítico y la búsqueda urgente de nuevas técnicas estadísticas no lineales (KELLER *et al.*, 1997; WOODHOUSE, 1999; ZHANG *et al.*, 2000), así como la integración de los mecanismos biológicos implicados en la dinámica del crecimiento radial (WODZICKI, 1971). Hemos estudiado la respuesta del crecimiento radial en un episodio reciente de decaimiento en pinares de *Pinus sylvestris* L. (pino silvestre) en la Sierra de Gúdar (Sistema Ibérico, SE de Teruel). Desde el año 2002 se observó el enrojecimiento de las acículas y una intensa defoliación y mortalidad posterior de las poblaciones afectadas. Nuestro objetivo es cuantificar cómo el clima afectó al crecimiento de los pinos afectados partiendo de la hipótesis de que la respuesta de los árboles al clima no fue lineal.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2. 1. Sitios de estudio y muestreo.

Pinus sylvestris L. (pino silvestre o albar) es la especie de pino con mayor distribución en Europa alcanzando sus límites N y S en Escandinavia y el SE de la Península Ibérica. Su amplia distribución latitudinal también se corresponde con un amplio rango altitudinal (0-2400 m s.n.m.). El decaimiento reciente de *P. sylvestris* en la Sierra de Gúdar muestra ciertos patrones espaciales característicos ya que se ha observado un mayor enrojecimiento de las acículas y defoliación en pinares, o incluso en copas individuales, con orientaciones S-SE (solanas), en masas con suelos esqueléticos sobre afloramientos calcáreos y en una franja altitudinal comprendida entre 1500 y 1800 m (Laboratorio de Sanidad Forestal de Mora de Rubielos, *comunicación personal*). Elegimos por ello dos zonas de estudio próximas (Barranco de la Hoya, Peñacerradilla) en uno de los términos municipales más afectados (Fortanete). En cada zona establecimos dos parcelas de 30 x 30 m con orientaciones e intensidades de defoliación contrastadas (Tabla 1). Las parcelas estudiadas son: Barranco de la Hoya-umbría (HN); Barranco de la Hoya-solana (HS); Peñacerradilla-umbría (PN); Peñacerradilla-solana (PS). En cada parcela y durante el verano del año 2005 se midió el tamaño del árbol (diámetro a 1,3 m), se estimó su intensidad de defoliación y se extrajeron al menos dos testigos radiales de madera por árbol a 1,3 m cuando ese diámetro era mayor de 15 cm. La intensidad de la defoliación se estimó usando la siguiente escala: 0 (0-10% de la copa defoliada, árbol sano); 1 (11-25% de la copa defoliada, árbol con daños leves); 2 (26-60% de la copa defoliada, árbol con daños moderados); 3 (61-95% de la copa defoliada, árbol moribundo); 4 (> 95% de la copa defoliada, árbol muerto).

Parcela (abreviatura)	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (m)	Orientación / Pendiente (°)	Número de árboles / testigos	Diámetro a 1,3 m (cm)	Grado de defoliación (0-4)
Bco. Hoya-umbría (HN)	40° 26' 28''	0° 30' 50''	1620	20 / 10	109 / 109	10,4 ± 0,8a	0,1 ± 0,1a
Bco. Hoya-solana (HS)	40° 26' 31''	0° 30' 51''	1650	185 / 22	31 / 49	14,7 ± 1,4ab	1,3 ± 0,2b
Peñacerradilla-umbría (PN)	40° 28' 02''	0° 31' 58''	1700	340 / 15	98 / 131	12,2 ± 0,8ab	0,2 ± 0,1a
Peñacerradilla-solana (PS)	40° 28' 14''	0° 31' 54''	1650	145 / 27	30 / 48	16,2 ± 2,7b	2,0 ± 0,3b

Tabla 1: CARACTERÍSTICAS DE LAS PARCELAS ESTUDIADAS (MEDIAS Y ERRORES ESTÁNDAR). LAS LETRAS DIFERENTES INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE LAS PARCELAS ($P < 0,05$, TEST DE MANN-WHITNEY)

2. 2. Métodos dendrocronológicos.

Los testigos de madera fueron secados y pulidos con lijas de grano sucesivamente más fino hasta distinguir perfectamente los anillos anuales de crecimiento. Las muestras se dataron usando los anillos característicos estrechos, anchos y con fluctuaciones de densidad en la madera tardía (YAMAGUCHI, 1991). Los anillos de crecimiento fueron medidos con una resolución de hasta 0,01 mm utilizando un sistema semiautomático de medición LINTAB-TSAP (Frank Rinn, Heidelberg, Alemania). La datación de los anillos se evaluó usando el programa COFECHA (HOLMES, 1983).

2. 3. Relaciones entre crecimiento y clima: funciones respuesta.

Para minimizar la influencia del tamaño y la edad, y resaltar la señal climática, las series de crecimiento radial fueron estandarizadas utilizando el programa ARSTAN (COOK, 1985). Para extraer la variabilidad de larga y media frecuencia y retener la de alta frecuencia, se ajustaron funciones exponenciales negativas a cada serie y después se ajustaron funciones polinómicas (“spline”) de una longitud de 30 años para retener un 50% de la variabilidad a esta frecuencia. Mediante modelos autoregresivos se extrajo la autocorrelación temporal, se promediaron las series sin tendencia ya estandarizadas y se obtuvieron así cuatro cronologías residuales, una para cada sitio de estudio.

El clima del área de estudio es continental con influencia mediterránea (Tabla 2). La influencia del clima sobre el crecimiento se cuantificó calculando coeficientes de correlación y de regresión (función respuesta) entre los datos climáticos mensuales regionales (temperatura media, precipitación total) y el índice de crecimiento radial de cada sitio. Se construyó una serie media regional climática usando datos de varias estaciones próximas, situadas entre 5 y 50 km de los sitios de estudio (Tabla 2). Para ello se empleó la subrutina MET del paquete de programas “Dendrochronology Program Library” (HOLMES, 1994). La homogeneidad de los datos climáticos usados se evaluó utilizando la subrutina HOM de dicho grupo de programas. La ventana de correlación clima-crecimiento incluyó desde septiembre del año anterior al crecimiento hasta agosto del año de formación del anillo. Los coeficientes de correlación y de respuesta se calcularon usando el programa PRECON (FRITTS *et al.*, 1991). La significación de los coeficientes de respuesta calculados se estimó comparándolos con los coeficientes obtenidos en 9999 conjuntos de datos, a partir de la aleatorización con reemplazamiento de los datos originales (GUIOT, 1990).

Estación	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (m)	Precipitación anual (mm)	Periodo / valores ausentes (%)	Temperatura media (°C)	Periodo / valores ausentes (%)
Rubielos de Mora	40° 11'	0° 39'	949	628	1955-97 (2,7)	—	—
Rubielos de Mora-DGA	40° 12'	0° 39'	950	492	1993-03 (2,3)	—	—
Mora de Rubielos	40° 15'	0° 45'	1039	467	1948-81 (5,6)	—	—
Mora de Rubielos-DGA	40° 15'	0° 45'	1040	453	1991-03 (6,4)	12,0	1991-03 / (7,0)
Alcalá de la Selva	40° 21'	0° 42'	1400	558	1942-03 (11,7)	9,6	1987-03 (17,2)
Teruel Escuela Normal	40° 21'	1° 06'	915	380	1968-85 (6,0)	11,5	1968-85 / (6,5)
Teruel Instituto	40° 21'	1° 06'	916	379	1900-67 (41,6)	11,7	1900-67 / (24,6)
Teruel La Salle	40° 21'	1° 06'	934	—	—	11,4	1951-74 / (43,4)
Teruel	40° 21'	1° 07'	900	379	1986-03 (1,4)	12,1	1986-03 / (1,8)
Teruel “Obras Públicas”	40° 21'	1° 09'	900	457	1948-90 (2,0)	11,9	1948-90 / (4,9)
Teruel “El Chantre”	40° 22'	1° 08'	900	261	1986-94 (15,7)	—	—
Mosqueruela	40° 22'	0° 27'	1510	665	1992-03 (7,6)	9,9	1992-03 (1,4)
Gúdar	40° 27'	0° 43'	1587	451	1953-87 (11,0)	—	—
Fortanete	40° 30'	0° 31'	1408	650	1929-65 (52,3)	—	—
Villarroya de los Pinares	40° 32'	0° 40'	1320	513	1990-03 (0)	9,2	1990-03 (1,8)
Aliaga	40° 40'	0° 42'	1115	458	1989-03 (7,2)	10,2	1989-03 (12,2)

Tabla 2: CARACTERÍSTICAS DE LAS ESTACIONES METEOROLÓGICAS USADAS PARA CONSTRUIR LA MEDIA REGIONAL CLIMÁTICA DE TERUEL

3. RESULTADOS

Las solanas (parcelas HS, PS) mostraron en general árboles de mayor tamaño y con una mayor intensidad de defoliación que las umbrías (parcelas HN, PN) lo que era indicativo de la reducción reciente del vigor observada a partir del año 2002 en los pinares afectados (Tabla

1). La reducción del crecimiento radial a partir del año 2002, cuando los síntomas de decaimiento y declive del crecimiento fueron manifiestos, fue muy evidente en todas las parcelas, especialmente en las solanas como la parcela HS (Fig. 1). Sin embargo, aunque el 30-40% de los árboles de las solanas mostraron una reducción del crecimiento radial mayor del 100 % en el año 2002, también detectamos un declive similar del crecimiento en el 25 % de los árboles de la umbría HN en el año 1998.

La reducción de crecimiento radial desde el 2002 fue más intensa en las solanas, que muestran un mayor crecimiento radial medio que las umbrías, a diferencia de años previos como el 1998 con declive en todas las parcelas (Fig. 1, Tabla 3). Incluso alguna umbría (HN) mostró un mayor crecimiento en el periodo 2002-2004 respecto al periodo previo 1999-2001 (Tabla 3). La sensibilidad media (MSx), la desviación estándar (SD), el porcentaje de varianza del primer componente principal (PC1) y las correlaciones entre radios de árboles distintos o de los mismos árboles fueron mayores en las cronologías residuales de la solana PS y de la umbría HN. Las parcelas PN y PS mostraron una mayor autocorrelación de primer orden.

Parcela	Anchura del anillo (mm)	Ratio crecimientos 2002-04 / 1999-01	Longitud de la cronología	MSx	SD	AR	PC1 (%)	Periodo con EPS > 0,85	Correlaciones entre radios / dentro de árboles
HN	1,56	1,14	1890-2005	0,19	0,16	0,61	51,20	1957-2005	0,48 / 0,63
HS	1,76	0,58	1940-2005	0,18	0,15	0,65	37,07	1940-2005	0,30 / 0,57
PN	1,18	0,77	1925-2005	0,13	0,11	0,77	32,32	1945-2005	0,29 / 0,50
PS	1,87	0,66	1894-2005	0,20	0,17	0,73	44,36	1942-2005	0,40 / 0,61

Tabla 3: ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS DE LAS CRONOLOGÍAS RESIDUALES. ABREVIATURAS: MSx , SENSIBILIDAD MEDIA; SD, DESVIACIÓN ESTÁNDAR; AR, AUTOCORRELACIÓN DE PRIMER ORDEN (DATOS BRUTOS); PC1, PORCENTAJE DE VARIANZA DEL PRIMER COMPONENTE PRINCIPAL; EPS “*EXPRESSED POPULATION SIGNAL*”

La umbría PN mostró un menor crecimiento radial acumulado que la solana PS (Figs. 1 y 2). Esta diferencia no fue tan evidente en la pareja HN-HS ya que la competencia entre los árboles de HN puede ser menor que en el caso de PN y las parcelas HN y HS estaban encajonadas en un estrecho barranco lo que puede difuminar sus diferencias topográficas, de orientación y de crecimiento. Así lo sugiere el hecho de que el crecimiento medio y acumulado fueran más similares entre las parcelas HN y HS que entre las parcelas PN y PS durante los últimos 50 años (Figs. 1 y 2). Nótese cómo en los años de condiciones climáticas muy favorables y elevado crecimiento radial como 1992, el crecimiento medio no difirió entre parcelas de orientaciones distintas. Por el contrario, en periodos de menor crecimiento y mayor estrés climático como mediados de la década 1990-99 o principios del siglo XXI, las parcelas mostraron valores de crecimiento medio muy dispares (Fig. 1).

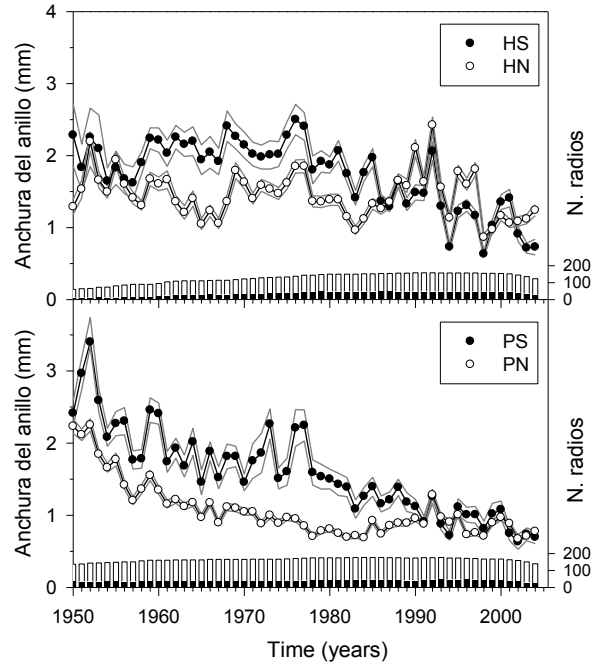


Fig. 1: Crecimiento radial medio de los árboles estudiados en cuatro parcelas (HN, HS, PN, PS) de vigor contrastado (HS y PS mostraron mayor defoliación desde el 2002) dominadas por *P. sylvestris*. Los distintos símbolos indican el crecimiento en cada parcela (líneas con símbolos) y el tamaño de muestra (columnas). Las líneas grises son el error estándar.

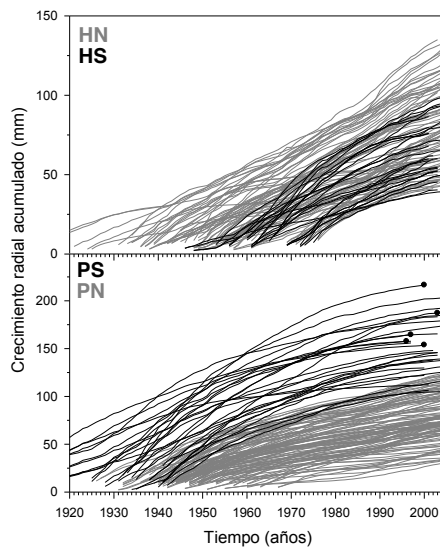


Fig. 2: Crecimiento radial acumulado de los árboles estudiados en cuatro parcelas (HN, HS, PN, PS) de vigor contrastado y dominadas por *P. sylvestris*. Cada línea corresponde a los distintos radios medidos y el color indica la parcela de estudio en las dos zonas (HN-HS, PN-PS). Los puntos negros en las series de la parcela PS señalan árboles muertos.

En cuanto a las relaciones entre crecimiento radial y clima, las parcelas HN y PS, con valores mayores de sensibilidad, mostraron un mayor porcentaje de su crecimiento explicado por el

clima (Fig. 3). El crecimiento estaba relacionado de forma positiva con la temperatura media del mes de abril y con las precipitaciones de junio y julio del año de formación del anillo, siendo significativas estas últimas en las funciones respuesta de las parcelas HN y PS de mayor sensibilidad al clima. Encontramos además correlaciones negativas con las temperaturas de junio y julio del año de crecimiento, lo que junto a las relaciones con las temperaturas antes descritas, sugería la existencia de estrés hídrico en estos dos meses. Respecto al año previo, un inicio de otoño cálido (septiembre, octubre) estaba asociado a un menor crecimiento el año próximo.

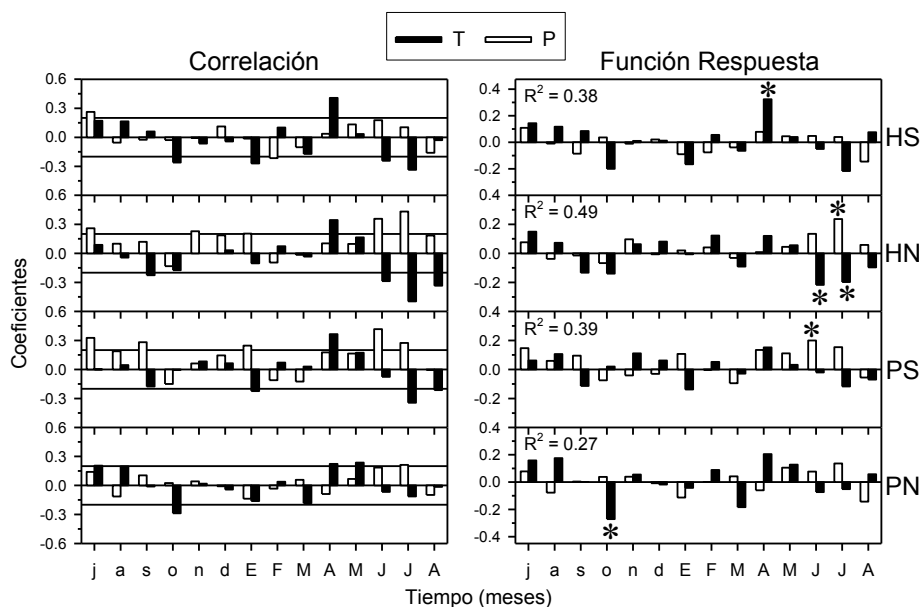


Fig. 3: Coeficientes de correlación (r de Pearson) y funciones respuesta entre las variables climáticas mensuales (T, temperatura media, barras negras; P, precipitación total, barras blancas) y los índices de crecimiento radial de *Pinus sylvestris* en las cuatro parcelas de estudio (HS, HN, PS, PN). Las abreviaturas de los meses comparados corresponden al año previo (meses en minúscula) y al año de formación del anillo (meses en mayúscula). Los coeficientes de correlación significativos ($p < 0,05$) superan las líneas horizontales superior e inferior y los coeficientes de respuesta significativos se señalan con asteriscos. Se muestra el porcentaje de variabilidad del crecimiento explicado por el clima (R^2).

4. DISCUSIÓN

El contrastado vigor y crecimiento de solanas y umbrías a partir del año 2002 está relacionado con la dinámica previa de los pinares que pudo predisponer al decaimiento diferencial entre distintas orientaciones. Los síntomas descritos y el mayor descenso reciente del crecimiento en las solanas (HS, PS) y en las orientaciones S-SE de las copas coinciden con un fenómeno de sequía por frío durante el mes de diciembre del 2001 que registró una de las temperaturas mínimas más bajas del pasado siglo en la Sierra de Gúdar. La “sequía por frío” invernal y los frecuentes ciclos de hielo-deshielo durante esta estación causan fenómenos de embolia del xilema, más o menos reversibles, que conllevan una elevada pérdida de conductividad hidráulica, especialmente en las ramillas secundarias y raíces (SUOFF, 1969; TRANQUILLINI, 1979; SPERRY y IKEDA, 1997; MAYR *et al.*, 2002, 2003a). Uno de los

síntomas posteriores de la desecación invernal se manifiesta en la primavera siguiente y consiste en el enrojecimiento de los brotes en el lado con orientación sur de la copa (STRIMBECK y DEHAYES, 2000). A diferencia de poblaciones de especies de *Pinus* situadas cerca de su límite altitudinal superior de distribución en los Alpes, más resistentes a la cavitación por estar expuestas a una intensa deshidratación durante el invierno cuando el suelo se congela, las poblaciones afectadas en Teruel durante el invierno de 2001-2002 debieron disponer de agua en el suelo (MAYR *et al.*, 2003b). Sin embargo, el mes de diciembre del 2001 fue bastante seco y estuvo precedido por un mes de junio cálido y seco y por uno de los octubres más cálidos del pasado siglo lo que pudo alargar la estación de crecimiento, fomentar la transpiración y favorecer el decaimiento posterior. Además, las masas afectadas aparecen sobre suelos esqueléticos que pudieron contribuir a reducir la disponibilidad hídrica en el suelo. No debe descartarse la posibilidad de que los daños por frío observados en el 2002 fueran favorecidos por otros factores como la deficiencia de ciertos nutrientes que hicieran más vulnerables a los árboles frente a los daños por frío (PERKINS Y ADAMS, 1995). No obstante, la mayoría de los árboles defoliados con mayores descensos recientes de crecimiento secundario eran los que hasta entonces crecían más lo que puede sugerir que se localizaban en micrositios favorables y/o mostraban un ciclo fenológico más largo. De hecho, hemos encontrado un efecto negativo de las temperaturas elevadas durante el octubre previo al año de formación del anillo en zonas muy afectadas por el decaimiento reciente (HS, PN; Fig. 3). Un otoño previo cálido implica un alargamiento de la estación de crecimiento y un mayor consumo de reservas que, de otra manera, se habrían dedicado a la construcción de la madera temprana del anillo del año siguiente. Los fenómenos climáticos extremos descritos muestran que las relaciones entre clima y crecimiento no suelen ser lineares (Fig. 4). Los efectos de una perturbación climática tan intensa pueden modificar la estructura y dinámica de los bosques durante las décadas posteriores

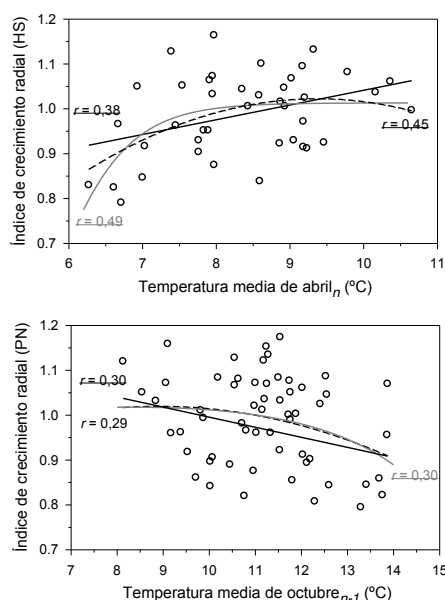


Fig. 4: Relaciones lineares (trazo continuo) y no-lineares (trazo discontinuo, funciones cuadráticas; trazo gris, funciones logística -arriba- o racional -abajo-) entre crecimiento radial y variables climáticas seleccionadas: temperaturas medias de abril y de octubre de los años de crecimiento (n) y del año previo ($n-1$) para las parcelas HS (arriba) y PN (abajo). Los valores subrayados de los índices de correlación (r) mostrados son significativos ($p < 0,05$).

Fenómenos similares de decaimiento post-invernal en poblaciones de coníferas localizadas en los límites de distribución altitudinal o latitudinal superiores han sido observados frecuentemente y relacionados con la exposición a temperaturas bajas extremas durante inviernos secos con escasa protección térmica por parte de la nieve (KULLMAN, 1989). Sin embargo, el caso de decaimiento estudiado parece responder a la elevada variabilidad climática intra-anual, e incluso intra-mensual, observada en el año 2001 cuando se observaron temperaturas muy elevadas en octubre y a comienzos de diciembre y temperaturas muy bajas a finales del año. Uno de los componentes del cambio climático es el aumento de la variabilidad climática, que implica que, pese al aumento sostenido de la temperatura, años o meses muy cálidos pueden preceder años o meses muy fríos como sucedió en el año 2001.

5. AGRADECIMIENTOS

JJC agradece el apoyo de un contrato INIA-Gob. Aragón. También agradecemos la ayuda de los compañeros del Laboratorio de Sanidad Forestal (Mora de Rubielos, DGA) y del CITA.

6. REFERENCIAS

- ALLEN, C.D. y BRESHEARS, D.D. (1998). "Drought-induced shift of a forest/woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation". *Proceedings of the National Academy of sciences USA* 95, pp. 14839-14842.
- BARBER, V.A.; JUDAY, G.P. y FINNEY, B.P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405, pp. 668-673.
- BRIFFA, K.R.; SCHWEINGRUBER, F.H.; JONES, P.D.; OSBORN, T.J.; HARRIS, I.C.; SHIYATOV, S.G.; VAGANOV, E.A.; GRUDD, H. y COWIE, J. (1998a). "Trees tell of past climates: But are they speaking less clearly today?" *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biology Sciences*, 353, pp. 65-73.
- BRIFFA, K.R.; SCHWEINGRUBER, F.H.; JONES, P.D.; OSBORN, T.J.; SHIYATOV, S.G. y VAGANOV, E.A. (1998b). "Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes". *Nature*, 391, pp. 678-682.
- BURKETT V.R.; WILCOX, D.A.; STOTTLEMYER, R.; BARROW, W.; FAGRE, D.; BARON, J., PRICE, J.; NIELSEN, J.L.; ALLEN, C.D.; PETERSON, D.L.; RUGGERONE, G. y DOYLE, T. (2005). Nonlinear dynamics in ecosystem response to climatic change: Case studies and policy implications. *Ecological Complexity*, 2, pp. 357-394.
- CAMARERO, J.J. 2001. *El decaimiento del abeto (Abies alba Miller) en los Pirineos aragoneses*. Depto. Medio Ambiente (Gobierno de Aragón), Zaragoza.
- CARRER, M. y URBINATI, C. (2001) "Assessing climate-growth relationships: a comparative study between linear and non-linear methods". *Dendrochronologia*, 19, pp. 57-65.
- COOK, E.R. (1985). *A time series analysis approach to tree-ring standardization*. Ph.D. Thesis, The University of Arizona, Tucson.
- FRITTS, H.C. (1976). *Tree rings and climate*. Academic Press, London.
- FRITTS, H.C.; VAGANOV, E.A.; SVIDERSKAYA, I.V. y SHASHKIN, A.V. (1991). "Climatic variation and tree-ring structure in conifers: empirical and mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell-size, cell-wall thickness and wood density". *Climate Research* 1: 97-116.

- GUIOT, J. (1990). Methods of calibration. En: COOK, E.R. y KAIRIUKSTIS, L. (Eds.). *Methods of dendrochronology: Application to Environmental Sciences*. Kluwer, pp. 165-178.
- HOLMES, R.L. (1983). "Computer-assisted quality control in tree-dating and measurement". *Tree-Ring Bulletin*, 43, pp. 69-78.
- HOLMES, R.L. (1994). *Dendrochronology Program Library*. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- KELLER, T.; GUIOT, J. y TESSIER, L., (1997). "Climatic effect of atmospheric CO₂ doubling on radial tree-growth in Southeastern France". *Journal of Biogeography*, 24, pp. 857-864.
- KULLMAN, L. (1989). "Cold-induced dieback of montane spruce forests in the Swedish Scandes -a modern analogue of paleoenvironmental processes". *New Phytologist*, 113, pp. 377-389.
- MAYR, S.; WOLFSCHWENGER, M. y BAUER, H., (2002). "Winter-drought induced embolism in Norway spruce (*Picea abies*) at the Alpine timberline". *Physiologia Plantarum*, 115, pp. 74-80.
- MAYR, S.; ROTHART, B. y DÄMON, B., (2003a). "Hydraulic efficiency and safety of leader shoots and twigs in Norway spruce growing at the alpine timberline". *Journal of Experimental Botany*, 54, pp. 2563-2568.
- MAYR, S.; GRUBER, A. y BAUER, H., (2003b). "Repeated freeze-thaw cycles induce embolism in drought stressed conifers (Norway spruce, stone pine)". *Planta*, 217, pp. 436-441.
- PERKINS, T.D. y ADAMS, G.T. (1995). Rapid freezing induces winter injury symptomatology in red spruce foliage. *Tree Physiology*, 15, pp. 259-266.
- SPERRY, J.S. y IKEDA, T. (1997). Xylem cavitation in roots and stems of Douglas-fir and white fir. *Tree Physiology*, 17, pp. 275-280.
- STRIMBECK, G.R. y DEHAYES, D.H. (2000) Rapid freezing injury in red spruce: seasonal changes in sensitivity and effects of temperature range. *Tree Physiology*, 20, pp. 187-194.
- SUCOFF, E. (1969). "Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory". *Physiologia Plantarum*, 22, pp. 424-431.
- TARDIF, J.; CAMARERO, J.J.; RIBAS, M. y GUTIÉRREZ, E. (2003). "Spatiotemporal variability in tree ring growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences". *Ecological Monographs*, 73, pp. 241-257.
- TRANQUILLINI, W. (1979). *Physiological ecology of the alpine timberline*. Springer-Verlag, Berlin.
- WILMCKING, M., JUDAY, G.P., BARBER, V.A. y ZALD, H.S.J. (2004). "Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds". *Global Change Biology*, 10, pp.1724-1736.
- WILSON, R. y ELLING, W. (2004). "Temporal instability in tree-growth/climate response in the Lower Bavarian Forest region: implications for dendroclimatic reconstruction". *Trees: Structure and Function*, 18, pp. 19-28.
- WODZICKI, T.J. (1971) "Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L". *Journal of Experimental Botany*, 22, pp. 670-687.
- WOODHOUSE, C.A. (1999). "Artificial neural networks and dendroclimatic reconstructions: an example from Front Range, Colorado, USA". *The Holocene*, 9, pp.521-529.
- YAMAGUCHI, D.K. (1991). "A simple method for crossdating increment cores from living trees". *Canadian Journal of Forest Research*, 21, pp. 414-416.
- ZHANG, Q.-B.; HEBDA, R.J.; ZHANG, Q.-J. y ALFARO, R.I. (2000). "Modelling tree-ring growth responses to climatic variables using artificial neural networks". *Forest Science*, 46, pp. 229-239.