

FORMACION DEL ANILLO DE CRECIMIENTO Y CLIMA: UN EJEMPLO DE MODELOS PARA *PINUS UNCINATA* RAM. Y *PINUS SYLVESTRIS* L. EN LOS PIRINEOS CENTRALES

J. J. CAMARERO¹, J. GUERRERO² Y EMILIA GUTIÉRREZ¹

RESUMEN

En este trabajo, describimos el desarrollo y la estructura del anillo de crecimiento de *Pinus uncinata* Ram. y de *Pinus sylvestris* L. en un gradiente altitudinal en los Pirineos centrales. Medimos mensualmente el incremento de la anchura del anillo y el número de traqueidas añadidas a lo largo de 1993.

Ambas especies formaron la mayor parte del anillo desde mediados de junio hasta mediados de julio de 1993. El desarrollo de la madera tardía —formación, coloración, engrosamiento y lignificación de las paredes celulares— empieza en julio y acaba en octubre. El anillo comienza su formación antes en *P. sylvestris* que en *P. uncinata* el cual vive a mayor altitud. En promedio, *P. uncinata* forma anillos más estrechos, con menor número de células y con mayor heterogeneidad de color de la madera tardía que *P. sylvestris*. Existe una gran variabilidad entre árboles en la posición de las células de las maderas temprana y tardía a lo largo del anillo de crecimiento.

Existe cierta temperatura umbral por encima de la cual comienza la actividad cambial. Los distintos patrones fenológicos en el crecimiento del anillo anual a lo largo de este gradiente altitudinal pueden explicarse, en parte, por la influencia de distintas condiciones climáticas, principalmente térmicas.

Palabras clave: Dendroecología, *Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*, Anillo de crecimiento, Fenología, Traqueidas, Clima.

0. INTRODUCCION

La estructura de los anillos de crecimiento refleja la influencia de factores externos e internos —clima, suelos, competencia, etapa sucesional, situación del anillo en el tronco, edad del árbol, etc.— (FRITTS, 1976; CREBER & CHALONER, 1984; JAGELS *et al.*, 1994; LARSON, 1994). El inicio de la actividad cambial está inducido por fitohormonas, como las auxinas y el etileno, producidas por los brotes y hojas nuevas que comienzan a crecer (KOZLOWSKI *et al.*, 1991). La secuencia fenológica «elongación de brotes → crecimiento radial del anillo» está controlada por variables ambientales como el fotoperíodo y la

temperatura. El caso de la temperatura como variable controladora del crecimiento ha sido evidenciado en estudios sobre el crecimiento radial de árboles próximos al límite del bosque altitudinal o latitudinal (MIKOLA, 1962; GREGORY & WILSON, 1968).

La anchura del anillo de crecimiento integra la influencia de factores del período del año de crecimiento y de años previos (FRITTS, 1976). Por ello, no es una variable adecuada para observar los cambios en la tendencia del crecimiento a corto plazo, en cuyo caso los diámetros radiales de las traqueidas son una expresión más adecuada de los cambios intraanuales durante la diferenciación (KRAMER, 1983; VON WILPERT, 1991). Los estudios dendroclimáticos suelen utilizar variables climáticas mensuales y variables biológicas promediadas (crecimiento anual, anchura de las maderas temprana y tardía, densidades máxima y mínima del anillo). La comprensión de

¹ Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona. Avda. Diagonal, 645. Barcelona 08028, España.

² Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC, Apto. 202, 50080 Zaragoza, España.

la relación entre el clima y el grosor del anillo necesita completarse investigando la dinámica intraanual del crecimiento del anillo (SERRE-BACHET, 1976; VON WILPERT, 1991). Desconocemos el período de crecimiento para muchas especies, localidades y situaciones ecológicas. El crecimiento de los anillos de coníferas ha sido y está siendo modelado usando datos meteorológicos diarios como predictores y empleando estos modelos para predecir los efectos de diversas influencias sobre el desarrollo del anillo (WILSON, 1973; FRITTS *et al.*, 1991).

La estructura de los anillos de las coníferas puede describirse considerando dos partes en relación con la anchura de las paredes celulares de las traqueidas, la dimensión del diámetro celular en sección transversal y el desarrollo temporal del anillo. Estas dos partes son las maderas temprana y tardía, muchas veces mal llamadas maderas de «primavera» y «verano», respectivamente. La madera temprana es menos densa en promedio que la tardía, se forma antes pero no necesariamente en primavera (KAENNEL & SCHWEINGRUBER, 1995) y está compuesta por traqueidas anchas con paredes estrechas en sección radial. La madera tardía es más oscura y densa que la temprana ya que está formada por células más estrechas cuyas paredes anchas acumulan lignina. La anchura del anillo es resultado del número y del tamaño de las células añadidas durante el período de crecimiento.

Consideramos los anillos de crecimiento como fuentes de información fenológica. Hemos descrito el período de crecimiento mediante el recuento del número de traqueidas lignificadas y no lignificadas y estudiando los cambios cualitativos de color de la madera tardía. Nuestras observaciones cualitativas recogen el comienzo del oscurecimiento de la madera tardía, debido a cambios de pigmentación y a la lignificación de sus células.

Las especies estudiadas han sido: *Pinus sylvestris* L. y *Pinus uncinata* Ram. Ambas especies alcanzan sus límites meridionales de distribución en la Península Ibérica (CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE, 1979). En los Pirineos, *P. sylvestris* Puede alcanzar 500 años de edad y ocupa zonas de menor altitud que *P. uncinata*, el cual forma la mayor parte del límite del bosque altitudinal

(GIL PELEGRÍN & VILLAR PÉREZ, 1988; GIL PELEGRÍN, 1993), alcanza edades de hasta 600 años y se enfrenta a inviernos muy fríos con nevadas habituales, fuertes vientos y veranos no muy secos. Existen dos poblaciones aisladas de *P. uncinata* en el Sistema Ibérico, una en la Sierra de Gúdar (Teruel) y otra en el Castillo de Vinuesa (Soria), límites naturales meridional y occidental de la especie, respectivamente. En esta última población, *P. uncinata* está sometido a temperaturas medias y extremas muy bajas —menores que las de estaciones pirenaicas a altitudes similares— y a nevadas importantes (ORTEGA VILLAZÁN, 1992). Además, *P. uncinata* se ha expandido a la vertiente riojana en los últimos 50 años por regeneración natural (CEBALLOS, 1968; FERNÁNDEZ ALDANA *et al.*, 1990). La cordedad del período vegetativo de *P. uncinata* ha sido deducida de forma general mediante la comparación con otros datos fenológicos de localidades montañosas cercanas como la siembra del trigo de verano después del 21 de marzo o la floración del manzano después del 30 de abril (CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE, 1979).

Existen varios estudios dendroclimatológicos sobre ambas especies en la Península Ibérica (CREUS & PUIGDEFÁBREGAS, 1976; RUIZ-FLAÑO, 1988; GUTIÉRREZ, 1990; GUTIÉRREZ, 1991; RICHTER & ECKSTEIN, 1990; RICHTER *et al.*, 1991; ROLLAND & SCHUELLER, 1994; SCHUELLER & ROLLAND, 1995a; SCHUELLER & ROLLAND, 1995b). En estos trabajos, el período de crecimiento del anillo se deduce usando las relaciones clima-crecimiento aunque se desconoce en casi todos ellos (RICHTER & ECKSTEIN, 1990 es una excepción).

El único precedente de estudio intraanual relacionado con la dendroclimatología y la actividad cambial corresponde a RICHTER (1988), quien estudió dos individuos de *P. sylvestris* a distinta altitud (1230 y 1850 m s.n.m.) en el Sistema Central. Este estudio le sirvió de base para profundizar en la dendroclimatología de la especie de pinos ibéricos.

Nuestros objetivos para ambas especies, son:

1. conocer el patrón temporal de desarrollo del anillo de crecimiento en *P. sylvestris* y *P. uncinata* a lo largo de un gradiente topográfico y altitudinal durante 1993,

2. describir el crecimiento del anillo anual mediante el ajuste de una función sencilla y adecuada y
3. analizar la relación entre el crecimiento del anillo y las variables climáticas más utilizadas en dendroclimatología (precipitación y temperatura).

1. METODOLOGIA Y MUESTREO

1.1. Area de muestreo

Seleccionamos cuatro bosques en los Pirineos centrales españoles (valles de Pineta y Gistaín, Huesca: Long. 0° 05'-0° 08' E, Lat. 42° 39'-42° 41' N) para estudiar el efecto de distintas exposiciones y altitudes sobre la fenología de estas dos coníferas (Tabla I, Figura 1). Las abreviaturas que

usaremos para los bosques son: La Estiva, A-unc (bosque a mayor altitud de *P. uncinata*); Sahún, B-unc (bosque a menor altitud de *P. uncinata*); Espierba, A-syl (bosque a mayor altitud de *P. sylvestris*) y Plan, B-syl (bosque a menor altitud de *P. sylvestris*).

Estos son algunos datos meteorológicos representativos de la zona de estudio (Figura 1): Benasque, 1138 m s.n.m., precipitación media anual 1137 mm, temperatura media anual 9,7 °C; Candanchú, 1600 m s.n.m., p. m. a. 1864 mm, t. m. a. 5,1 °C. Para 1993 y desde enero hasta abril de 1994, hemos considerado la precipitación y temperatura media diarias de estaciones meteorológicas próximas a la zona de muestreo (Figura 1, Tabla I). Estaríamos situados en los subtipos fitoclimáticos oroborealoides subnemo-

TABLA I
VARIABLES TOPOGRAFICAS Y FORESTALES DE LOS BOSQUES MUESTREADOS
Abreviaturas: RWm, anchura promedio del anillo; NUm, número medio de traqueidas;
DAP, diámetro a la altura del pecho; ES, error estándar

	ESPIERBA (E, A-syl)	PLAN (P, B-syl)	LA ESTIVA (LE, A-unc)	SAHUN (S, B-unc)
Altitud (m s.n.m.)	1270	1220	1990	1790
Pendiente (°)	40	20	25	5
Orientación	SO	N-NO	SO	NE
Datos meteorológicos*	Presa de Pineta (1023)	Molino de Gistaín (1000)	Refugio de Góriz (2215)	—
Precipitación anual media (mm)	1488 (1476, período 1929-74)	—	—	—
Temperatura media anual (°C)	—	12,5	5,3	—
Media anual de las t. máximas (°C)	—	18,4	8,3	—
Media anual de las t. mínimas (°C)	—	3,4	0,8	—
Especie	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. uncinata</i>
Arboles analizados	10	10	10	8
RWm (mm) ± ES (n)	2,04 ± 0,14 (55)	1,49 ± 0,11 (64)	1,20 ± 0,14 (43)	1,17 ± 0,10 (45)
NUm ± ES (n)	57 ± 4 (55)	40 ± 3 (64)	40 ± 5 (43)	38 ± 3 (45)
Edad ± ES (años)	50 ± 2	57 ± 4	89 ± 13	95 ± 10
DAP ± ES (cm)	35,33 ± 1,95	38,85 ± 2,70	34,51 ± 5,58	36,38 ± 3,41

* Datos meteorológicos para 1993: estaciones (altitud en m s.n.m.). —: datos no disponibles, n: número de datos

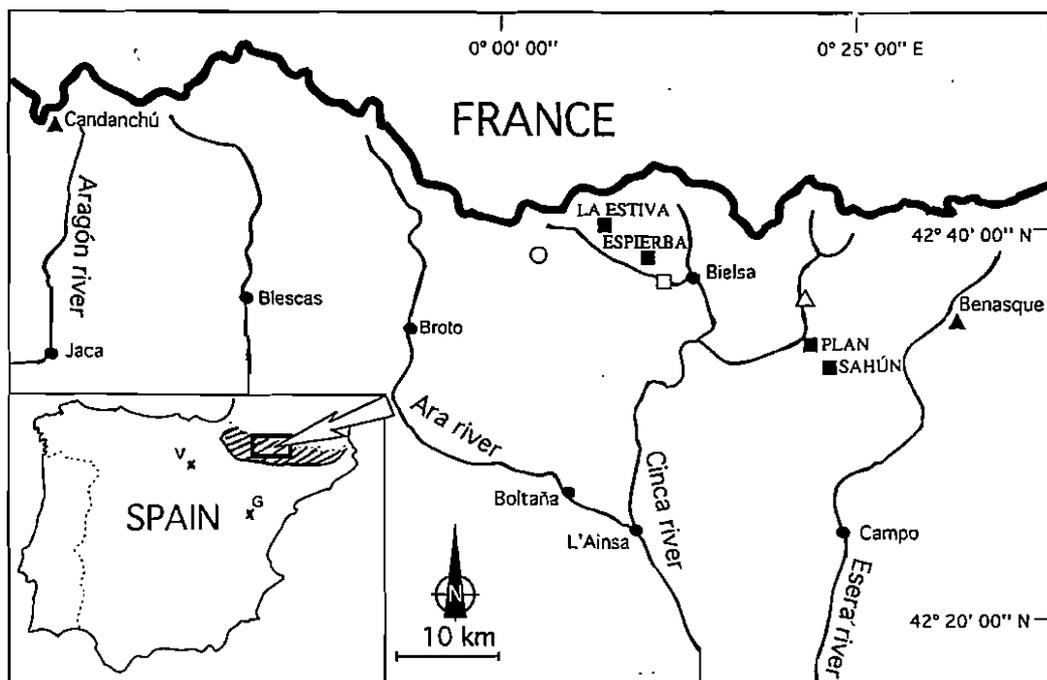


Fig. 1. Mapa de los bosques estudiados (■): La Estiva (LE) y Sahún (S), *P. uncinata*; Espierba (E) y Plan (P), *P. sylvestris*. Estaciones meteorológicas (▲): Candanchú y Benasque; estaciones con datos de 1993: Presa de Pineta (□), Molino de Gistaín (△) y Refugio de Góriz (○). La zona rayada representa el área de distribución de *Pinus uncinata* Ram. en la Península Ibérica y las cruces (x) son las dos poblaciones aisladas del Sistema Ibérico: Gúdar (G) en Teruel y Castillo de Vinuesa (V) entre Soria y La Rioja.

ral, a menor altitud, y genuino, a mayor altitud (ALLUÉ ANDRADE, 1990). Los suelos se desarrollan mayoritariamente sobre calizas, aunque en Sahún y Plan aparecen algunas pizarras y granitos.

1.2. Metodología

Los testigos o cilindros de madera de los árboles (*cores*) se extrajeron con una barrena Pressler. Tomamos *cores* con un máximo de 15-20 anillos de los más externos o próximos a la corteza. El diámetro de cada *core* es de 5 mm. Extrajimos *cores* desde el 4 de enero de 1993 hasta el 9 de abril de 1994 (no muestreamos diciembre de 1993, enero ni febrero de 1994 debido a las duras condiciones climáticas y a la evidente falta de crecimiento radial durante estos meses). Extrajimos los *cores* espiralmente en torno al tronco y a la altura del pecho para evitar la influencia estructural de muestras previas sobre otras posteriores en el tiempo. Los *cores* se secaron

al aire, los montamos en soportes de madera y fueron pulidos con papeles de lija de distintos granos sucesivamente más finos hasta distinguir con claridad las traqueidas del anillo correspondiente a 1993 (metodología típica de dendrocronología, ver STOKES & SMILEY, 1968).

Concebimos el muestreo con el propósito de comparar las dos especies de coníferas citadas considerando dos bosques por especie con altitudes y exposiciones distintas. Las diferencias de altitud son mayores entre los bosques de *P. uncinata* que entre los de *P. sylvestris* (Tabla I).

La estrategia del muestreo pretendía minimizar los efectos de la edad del árbol, de su tamaño y de la geometría del tronco así como de la localización de la muestra en el tronco. Estas precauciones son necesarias para reducir la variabilidad en las medidas del anillo debida a diferencias geométricas en el crecimiento de los puntos de muestreo a lo largo del tronco. Muestreamos

árboles con un rango de edad mínimo. No obstante, los bosques seleccionados de *P. sylvestris* son más homogéneos en edad y tamaño y más jóvenes que los de *P. uncinata* (Tabla I). Las diferencias medias de edades son significativamente diferentes entre especies pero no entre bosques de la misma especie (Tabla I).

Con el propósito de describir la estructura y el crecimiento de los anillos anuales, medimos: la anchura del anillo (RW), el número total de células maduras en una fila radial (NU) y el número (N_{LW}) y posición de las células de la madera tardía a lo largo del anillo. Medimos todas las variables referidas al número y posición de las traqueidas y otros rasgos cualitativos del anillo (oscurecimiento de las células de la madera tardía) mediante una lupa binocular (15 x, el ocular y hasta 60 x para el objetivo). La anchura del anillo se midió con el sistema semiautomático de medida Aniol y con una precisión de hasta 0,01 mm (ANIOL, 1983). Calculamos todos los datos citológicos promediando 5 réplicas de distintas líneas radiales por anillo para reducir la desviación estándar (no consideramos las muestras de La Estiva para octubre y noviembre de 1993 y abril de 1994 por dificultades de preparación y resolución de dichas muestras). Las filas radiales de células fueron elegidas subjetivamente para representar la estructura de cada anillo de crecimiento estudiado.

2. RESULTADOS

2.1. Período de crecimiento durante 1993

Para ambas especies, el período de crecimiento se extiende desde comienzos de junio hasta principios de octubre durante 1993 (Figuras 2A, 2B, 3 y 4). La primera fecha de muestreo con valores de crecimiento positivo corresponde al 10 de junio para todos los sitios y variables, RW y NU, exceptuando el caso de NU para A-unc, el bosque situado a mayor altitud (18 de julio, Figura 2B).

Casi un 80% del crecimiento acumulado del anillo se produjo desde el 10 de junio al 18 de julio de 1993. El máximo de crecimiento radial acumulado para ambas especies se alcanzó a mediados de septiembre de 1993 (Figura 2A). El máximo NU acumulado se alcanzó el 11 de octubre

en los dos bosques de *P. sylvestris* (Figura 2B). Hubo cierta formación de células desde el 16 de septiembre al 11 de octubre (más marcada en B-unc y B-syl), sin embargo, la anchura del anillo no aumentó significativamente respecto al muestreo previo. Estos resultados deben examinarse con precaución porque existe cierta variación microestructural y geométrica en el tronco que puede afectar a la estructura del anillo de crecimiento. Sin embargo, la hipótesis de un segundo pico de crecimiento otoñal cobra pleno sentido si se observan las figuras de las tasas de crecimiento considerando el número de células añadidas al anillo para cada árbol (ver datos de B-unc y de ambas localidades de *P. sylvestris* en Figs. 3 y 4).

La anchura promedio (RWm) del anillo de 1993 es mayor para *P. sylvestris* que para *P. uncinata* ($P \leq 0,001$, $n = 207$; Tabla I, Figura 2A). La RWm es mayor en A-syl que en B-syl a pesar de que la diferencia altitudinal entre estos sitios es pequeña ($P \leq 0,001$, $n = 119$; Tabla I) pero esta diferencia no es estadísticamente significativa entre los dos sitios de *P. uncinata*, con una diferencia altitudinal mayor ($n = 95$; Tabla I). Los resultados para el número promedio de células maduras (Num) son básicamente similares (Tabla I). Estas diferencias pueden deberse a la mayor juventud y menor variabilidad de edad de los árboles muestreados en A-syl.

2.2. Modelos de crecimiento del anillo

La producción de nuevo xilema y el aumento de anchura del anillo siguen curvas de crecimiento sigmoideal de tipo logístico. Pero, a diferencia del modelo logístico, son asimétricas, ya que el crecimiento acumulado aumenta de forma más rápida, al principio, de la que alcanza su asíntota. En estas situaciones el modelo más apropiado es el de Gompertz (véanse los ejemplos citados en LARSON, 1994, como: BANNAN, 1955; Whitmore & Zahner, 1996 y WILSON, 1966). Consideramos estructuralmente completo el anillo cuando se alcanza el crecimiento acumulado máximo para RW y NU, el 11 de octubre para casi todos los lugares (Figuras 2A y 2B). En nuestro caso, la dinámica de la formación del anillo puede ser modelada, de forma precisa, mediante una función de Gompertz (FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1993; CALVO HARO *et al.*, 1994; Tabla II):

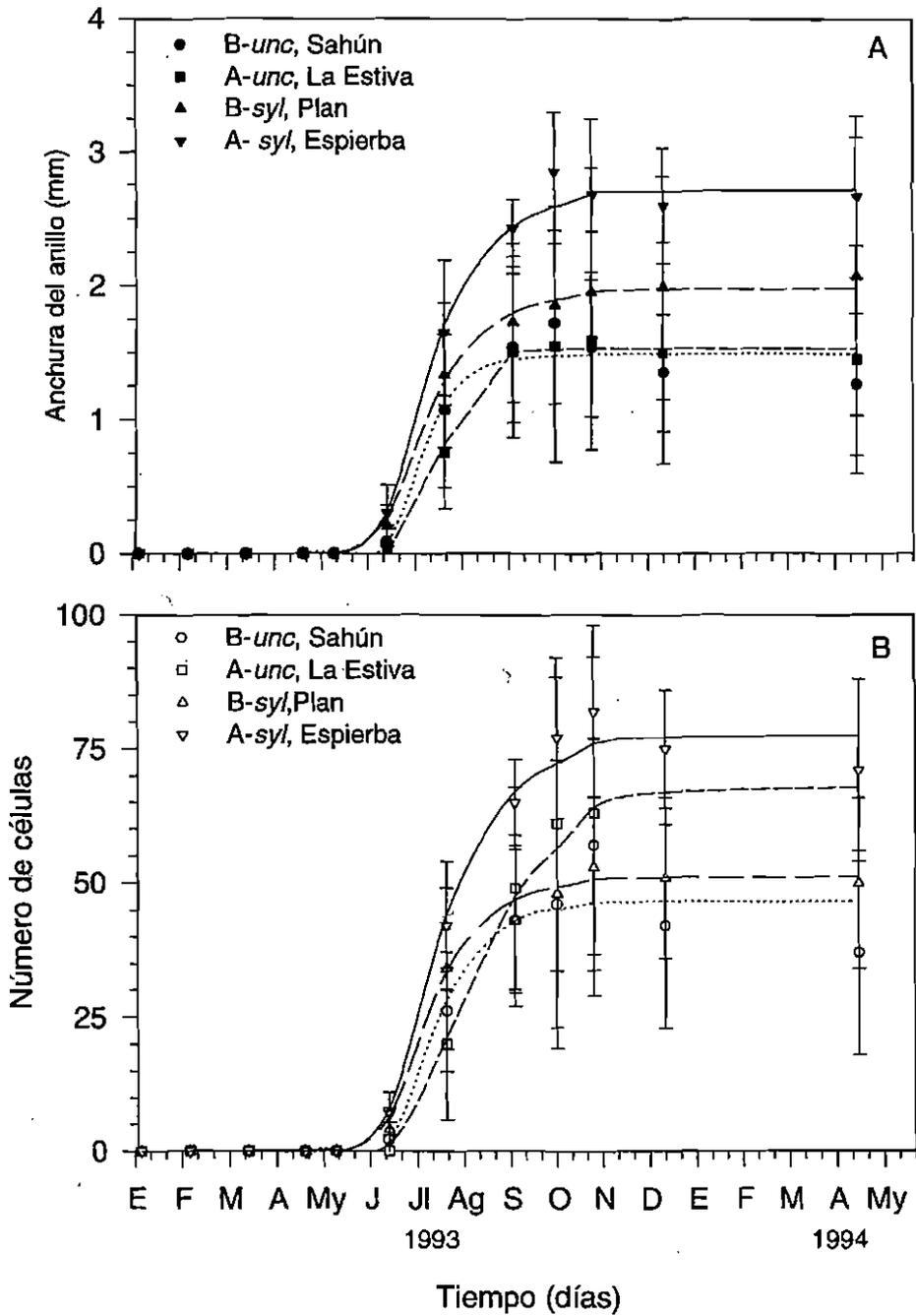


Fig. 2. Crecimiento mensual acumulado expresado como anchura del anillo (RW, A) o como número de células añadidas (NU, B), desde enero de 1993 hasta abril de 1994. Las barras verticales son los errores estándar. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-unc); Sahún, S (B-unc); Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl). Las curvas representan los valores ajustados según la función de Gompertz (Tabla II).

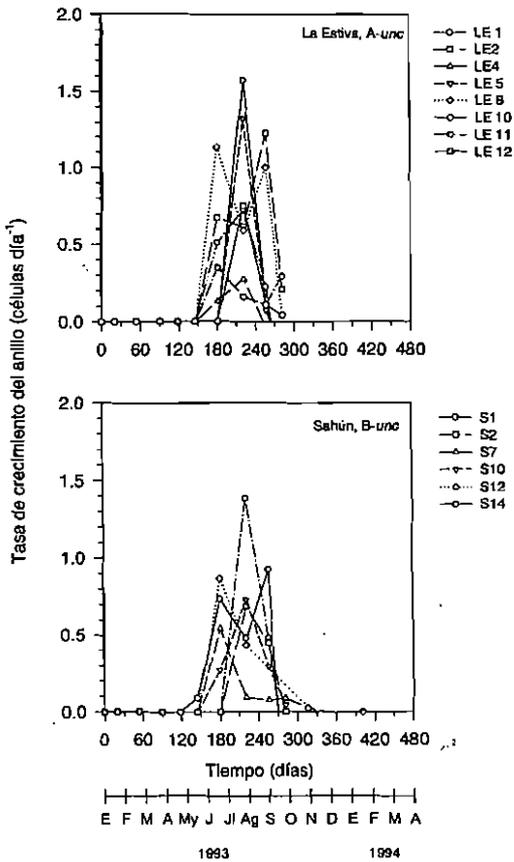


Fig. 3. Tasas de crecimiento diario expresadas como incrementos en el número de traqueidas en los bosques de *P. uncinata*. Los valores negativos se consideran artefactos debidos a la variabilidad estructural del tronco y fueron transformados en valores nulos. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-unc) y Sahún, S (B-unc). Cada árbol corresponde a la abreviatura del bosque seguida por un número (p. ej. LE1, árbol 1 en La Estiva).

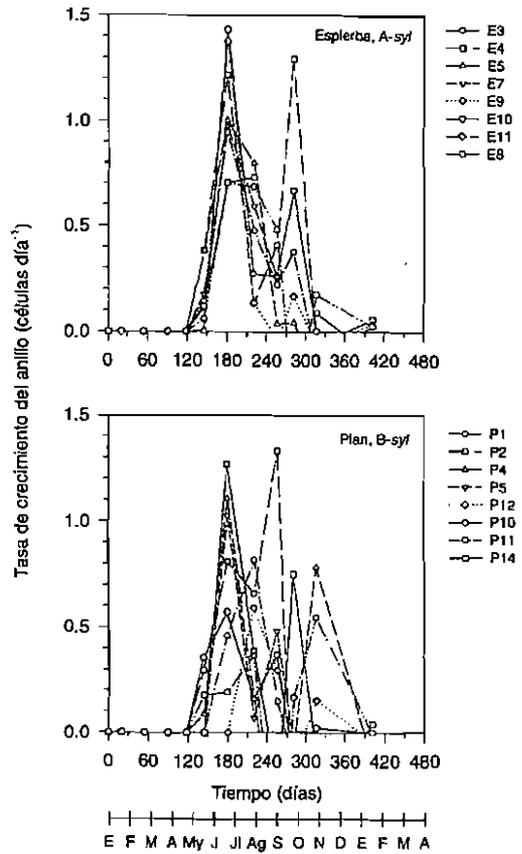


Fig. 4. Tasas de crecimiento diario expresadas como incrementos en el número de traqueidas en los bosques de *P. sylvestris*. Los valores negativos se consideran artefactos debidos a la variabilidad estructural del tronco y fueron transformados en valores nulos. Abreviaturas de los bosques: Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl). Cada árbol corresponde a la abreviatura del bosque seguida por un número (p. ej. E3, árbol 3 en Espierba).

$$Y = K A B^t \quad (1)$$

Donde:

Y es el crecimiento mensual acumulado (expresado como suma de anchuras mensuales del anillo o como número mensual de células maduras producidas, RW o NU respectivamente);

t es el tiempo, nuestras mediciones fueron aproximadamente mensuales y el tiempo se contabiliza como días julianos;

K es el límite máximo teórico, la asíntota de crecimiento acumulado, sea como RW o como NU;

A es una constante equivalente al valor inicial de Y para tiempo cero, $t_0 = 0$ ($A = Y/K$);

B es otra constante relacionada con la tasa de crecimiento, representa un coeficiente de crecimiento instantáneo que define la pendiente para el valor $Y_i \cong K/e$ (valor de Y para el punto de inflexión, t_i ; Tabla II). El modelo se ajustó tomando el 8 de mayo de 1993 como tiempo ini-

TABLA II

PARÁMETROS DE LA FUNCIÓN DE CRECIMIENTO DE GOMPERTZ (ECUACION (1) DEL TEXTO) AJUSTADOS PARA CADA BOSQUE Y VARIABLE: TIEMPO, t (DÍAS) VS. CRECIMIENTO, Y (ANCHURA DEL ANILLO, RW, Y NUMERO DE TRAQUEIDAS, NU)

Abreviaturas de los parámetros: K , asíntota; A , constante para $t = 0$ y B , constante relacionada con la tasa de crecimiento. Abreviaturas de los bosques muestreados: La Estiva, *A-unc*; Sahún, *B-unc*; Espierba, *A-syl* and Plan, *B-syl*

BOSQUES, VARIABLE	R ² (%)	K	A (*10 ⁻⁴)	B (*10)	t_i ^{a,b}	s ^c
<i>B-unc</i> , RW	95,69	148,88	0,00	9,39	180	0,06
<i>A-unc</i> , RW	99,61	153,05	0,00	9,04	195	0,10
<i>B-syl</i> , RW	99,30	197,73	2,85	9,60	179	0,04
<i>A-syl</i> , RW	99,30	271,50	1,31	9,60	181	0,04
<i>B-unc</i> , NU	92,72	47	0,00	9,51	186	0,05
<i>A-unc</i> , NU	99,87	68	0,05	9,68	205	0,03
<i>B-syl</i> , NU	99,10	51	1,00	9,58	180	0,04
<i>A-syl</i> , NU	98,65	78	2,25	9,63	185	0,04

^a Número de días desde el 4 de enero de 1993 (día 1) hasta el 9 de abril de 1994.

^b t_i , punto de inflexión (en días) para el modelo de Gompertz donde $Y_i = K/e < K/2$ y $t_i = (\ln \ln (l/A)) / \ln (l/B)$. La pendiente en este punto es $s_i = -\ln B/e$.

^c $s = \ln B$, donde s es la pendiente cuando $Y \rightarrow K$.

cial $t_0 = 0$, crecimiento nulo, hasta el 9 de abril de 1994, última muestra (t_w , $Y \equiv K$).

Los parámetros del modelo (Tabla II) confirman resultados previos como el mayor crecimiento acumulado para *P. sylvestris* y el retraso del crecimiento para *A-unc*, la localidad a mayor altitud. La bondad del ajuste es estadísticamente significativa tanto para RW como para NU (Tabla II). Los mejores ajustes para RW y NU se obtuvieron para *A-unc* y *B-syl* (Tabla II). El ajuste de este modelo permitió estimar el crecimiento diario acumulado y relativo —tasas diarias— a partir de los datos reales, de periodicidad casi mensual.

2.3. Tasas diarias de crecimiento

Calculamos la tasa media diaria de crecimiento como un cociente cuyo numerador es la diferencia de crecimiento de los valores consecutivos en el tiempo ($\Delta X = X_{t+n} - X_t$), sea como anchura del anillo, RW, o como número de células, NU, y cuyo denominador es el tiempo transcurrido entre ambos valores y computado como días ($\Delta t = (t + n) - t = n$ días). Estas tasas diarias medias son una estimación de la actividad cambial.

La tasa diaria de crecimiento, calculada como $\Delta NU / \Delta t$, alcanzó sus valores máximos desde el 10 de junio hasta el 18 de julio para todos los bosques y para ambas especies, exceptuando *A-unc* (Figuras 3 y 4). La tasa es máxima desde el 18 de julio hasta el 20 de agosto para los árboles de *A-unc* y para algunos de *B-unc* (Fig. 3). En promedio para cada bosque, el crecimiento relativo máximo, como células añadidas, se alcanzó en *A-syl*, aunque un árbol supera esta tasa en *A-unc* (LE1, Fig. 3).

2.4. Fenología de la madera tardía

El oscurecimiento de la madera tardía empieza más tarde en los individuos de *P. uncinata* que en los de *P. sylvestris* (comparar Figs. 5 y 6 ó Figs. 7 y 8 frente a 9 y 10). En el caso de *P. uncinata*, el comienzo del oscurecimiento se retrasa hasta el 20 de agosto en promedio para los árboles de *A-unc* (Figs. 5 y 7), en contraste con el 18 de julio para *B-unc* (Figs. 5 y 8). El oscurecimiento de julio es más intenso para *A-syl* si comparamos los dos sitios de *P. sylvestris*.

La variabilidad cuantitativa entre árboles de un mismo bosque respecto al número y posición de

las células de las maderas temprana y tardía — plenamente oscurificada o en proceso de oscuracimiento— es muy grande (véanse Figs. 7, 8, 9 y 10). La variación cualitativa en el oscuracimiento de la madera tardía es mayor en los anillos de los árboles de *P. uncinata* que en las muestras de *P. sylvestris*.

Durante 1993, la madera tardía no alcanzó su formación plena para ambas especies hasta octubre o noviembre, mientras que la mayoría del crecimiento del anillo sucedió desde junio a julio. Las células de la madera tardía no estuvieron del todo oscurificadas hasta el final del período

de formación de la madera tardía, o sea el 11 de octubre. La madera tardía estaba aún oscurificándose durante octubre y noviembre de 1993 cuando el crecimiento del anillo ya había finalizado. La formación de la madera tardía comenzó el 18 de julio para todos los bosques excepto A-unc donde las primeras células de la madera tardía aparecieron en agosto (Fig. 7). El máximo número acumulado de células de la madera tardía se estabiliza a partir de noviembre cuando cesa el crecimiento del anillo y la tasa de crecimiento de la madera tardía vuelve a ser cero. Las tasas más altas de formación de madera tardía se hallaron en B-syl (Fig. 6).

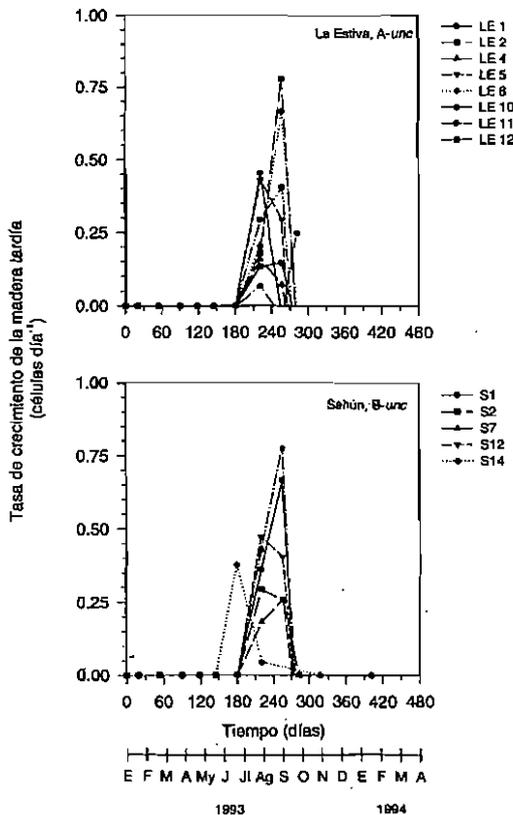


Fig. 5. Tasas de crecimiento diario de la madera tardía expresadas como incrementos en el número de traqueidas de la madera tardía para *P. uncinata*. Los valores negativos se consideran artefactos debidos a la variabilidad estructural del tronco y fueron transformados en valores nulos. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-unc) y Sahún, S (B-unc). Cada árbol corresponde a la abreviatura del bosque seguida por un número.

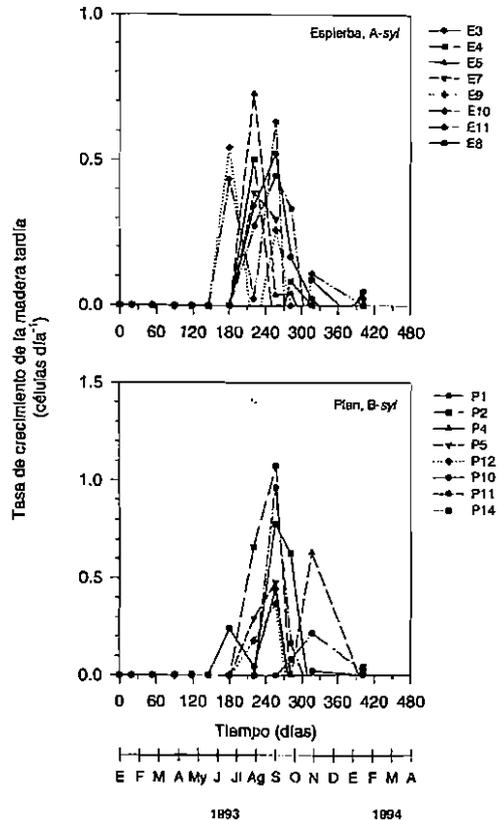


Fig. 6. Tasas de crecimiento diaria de la madera tardía expresadas como incrementos en el número de traqueidas de la madera tardía en los bosques de *P. sylvestris*. Los valores negativos se consideran artefactos debidos a la variabilidad estructural del tronco y fueron transformados en valores nulos. Abreviaturas de los bosques: Espierba, E (A-syl) y Plan, P (B-syl). Cada árbol corresponde a la abreviatura del bosque seguida por un número.

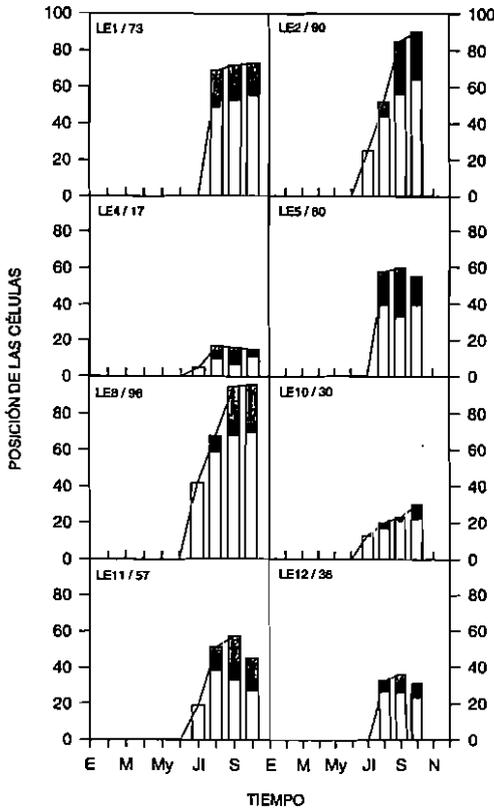


Fig. 7. Variación en la posición de las células de la madera temprana (parte blanca de las barras), madera tardía plenamente oscurecida (parte negra de las barras) y madera tardía aún no oscurecida del todo (parte gris de las barras). La línea superior une el número total de células del anillo en el mes de muestreo correspondiente hasta alcanzar el valor máximo o asíntota. El muestreo se extiende desde el 4 de enero de 1993 hasta el 9 de abril de 1994. Todos los valores son medias de 5 medidas en distintas filas radiales de cada anillo de crecimiento. Los números a continuación de las letras mayúsculas corresponden al nombre usado por los autores para cada árbol muestreado. La cifra después de la diagonal es el número máximo de traqueidas contadas para ese anillo durante el período de muestreo, o sea su tamaño final (p. ejm. P1/50 es la muestra del anillo del árbol 1 de Plan, B-yl, que tiene 50 traqueidas como máximo). La Estiva, LE (A-unc).

2.5. Crecimiento y clima

Las Figuras 11 y 12 muestran las tasas diarias, como anchura del anillo y número de células respecto al tiempo, obtenidas del ajuste de la fun-

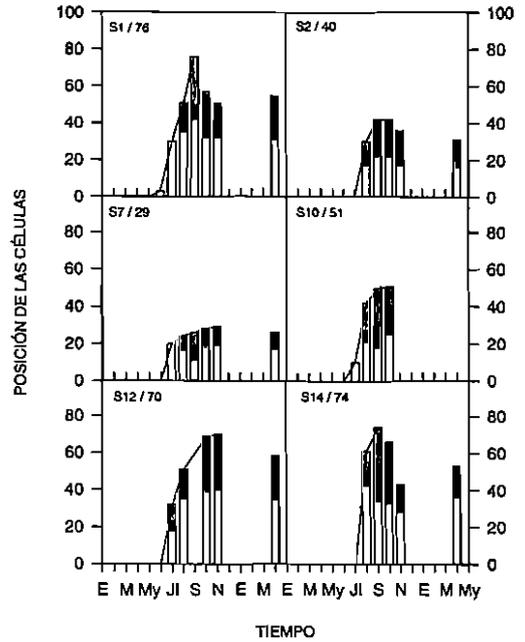


Fig. 8. Variación en la posición de las células de la madera temprana y maderas tardías (ver pie de Fig. 7). Sahún, S (B-unc).

ción de Gompertz a los datos reales para *P. uncinata* y *P. sylvestris*, respectivamente. En estas figuras hemos comparado las tasas diarias con datos meteorológicos diarios, la precipitación y la temperatura media aérea, escogidos para ofrecer la mayor calidad y cantidad durante el período de muestreo (datos para la estación de Góriz en el caso de *P. uncinata* y de Bielsa para las temperaturas y las precipitaciones diarias de la presa de Pineta en el caso *P. sylvestris*, Fig. 1 y Tabla I).

Las tasas máximas están más retrasadas en el tiempo para *P. uncinata* que para *P. sylvestris* como ya habíamos puesto de manifiesto (Figs. 11 y 12, comparar con Fig. 2). La población que muestra una tasa media diaria más retrasada es A-unc —la de mayor altitud— en cuanto al crecimiento celular y es, a la vez, la que presenta una tasa más elevada indicando un breve pero intenso período de actividad cambial (Fig. 11). Las curvas de las tasas de crecimiento para RW y NU son más parecidas en el caso de *P. sylvestris* que en el de *P. uncinata* debido al acentuado pico de producción celular de A-unc (Fig. 11).

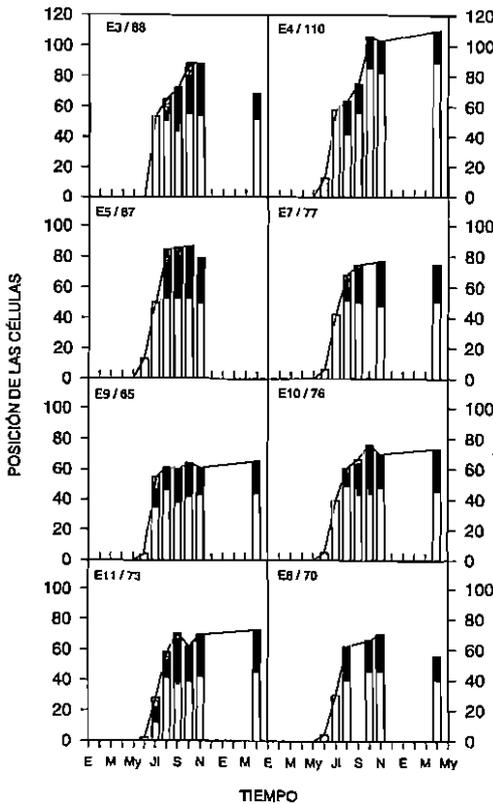


Fig. 9. Variación en la posición de las células de la madera temprana y maderas tardías (ver pie de Fig. 7). Espierba, E (*A-syl*).

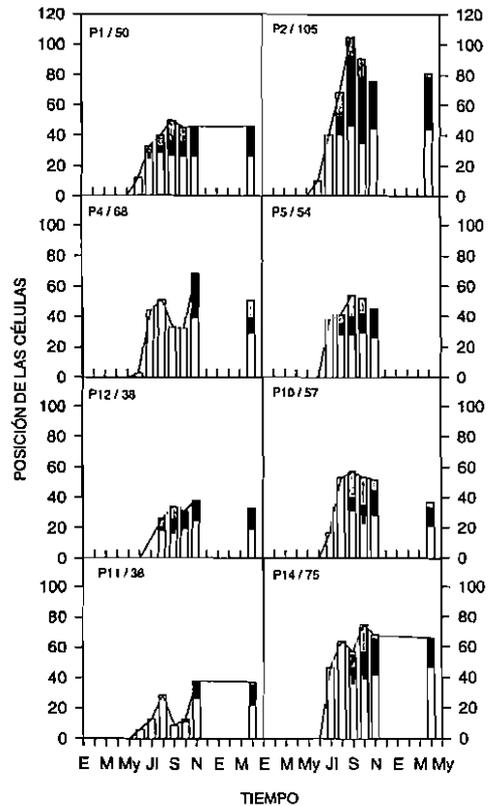


Fig. 10. Variación en la posición de las células de la madera temprana y maderas tardías (ver pie de Fig. 7). Plan, P (*B-syl*).

El comienzo de la actividad cambial viene, en ambas especies, precedido por lluvias primaverales durante mayo y coincide con la superación de las temperaturas medias diarias de cierto umbral (Figs. 11 y 12). Las líneas horizontales grises en las gráficas de temperaturas diarias indican la temperatura media diaria que coincide con el período de crecimiento del anillo (Figs. 11 y 12). Estas temperaturas se obtuvieron calculando los coeficientes de correlación más altos entre el crecimiento acumulado, como RW o NU, y el sumatorio de temperaturas diarias, en grados °C-días, mayores de esta temperatura (Tabla III). Estas temperaturas corresponden a 10 °C para *P. uncinata* (CAMARERO *et al.*, 1997) y 15 °C para *P. sylvestris* (Tabla III).

El comienzo del crecimiento coincide en el tiempo con las temperaturas diarias que superan cier-

tos umbrales en ambas especies. Calculamos la temperatura diaria media para los diez días — cinco previos y cinco posteriores— en torno al comienzo de la actividad cambial en cada especie. Obtuvimos una temperatura media diaria de 12-13 °C en nuestros bosques de *P. sylvestris* tras corregir nuestros datos climáticos aplicando un gradiente térmico de -0,7 °C por cada 100 m de ascenso. Las temperaturas umbrales calculadas para *P. uncinata* son 12 °C y 13 °C para sus poblaciones a mayor y menor altitud, A-unc y B-unc respectivamente. No existe tal coincidencia entre el final del crecimiento y el retorno a temperaturas inferiores a un umbral determinado (Figs. 11 y 12).

El desarrollo del anillo de crecimiento de un individuo (arbol nº 5) de *P. uncinata* en su localidad a mayor altitud (La Estiva), incluyendo

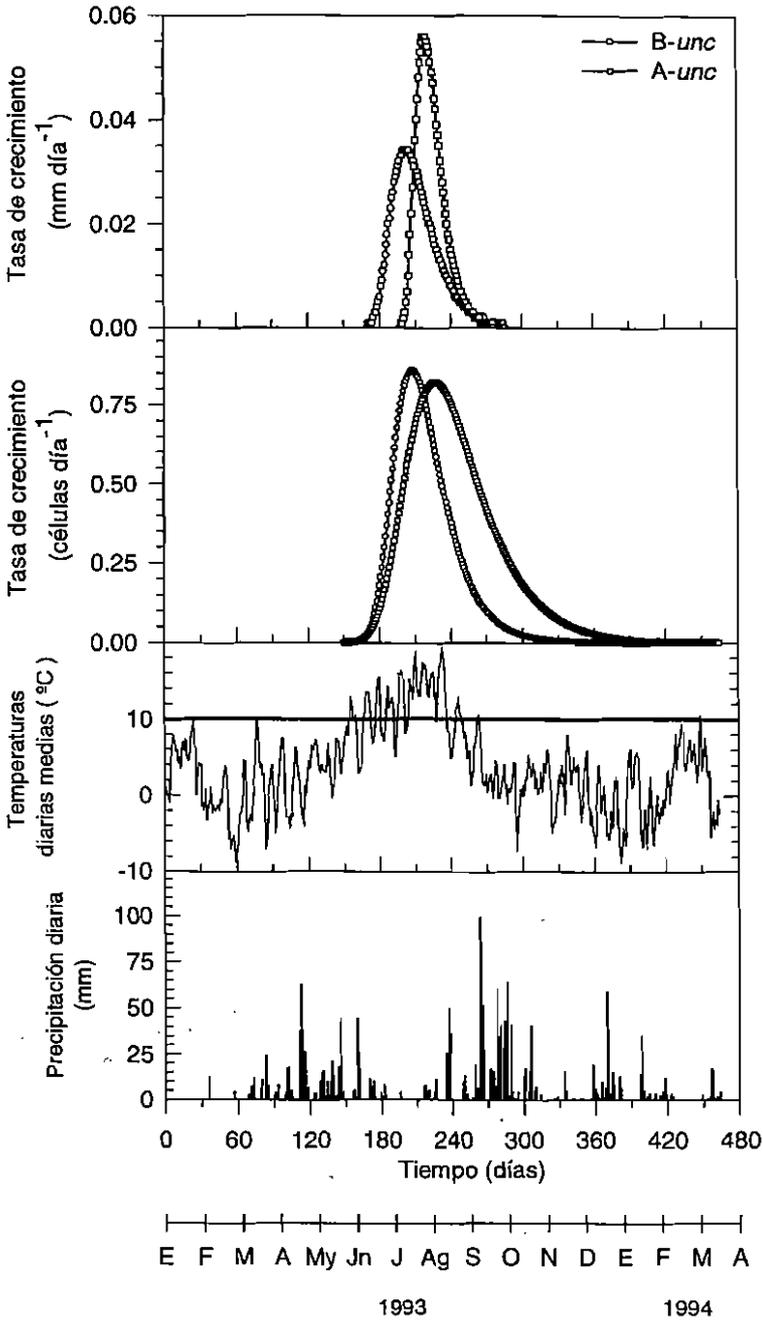


Fig. 11. Tasas diarias, como anchura del anillo y número de células respecto al tiempo, obtenidas del ajuste de la función de Gompertz a los datos reales para *P. uncinata*. Se comparan las tasas diarias con datos meteorológicos diarios, la precipitación y la temperatura media para la estación de Góriz (Fig. 1, las precipitaciones no incluyen la nieve). La diferencia de altitud entre Góriz y el bosque a más altitud, A-*unc*, es de 225 m. Abreviaturas de los bosques: La Estiva, LE (A-*unc*) y Sahún, S (B-*unc*).

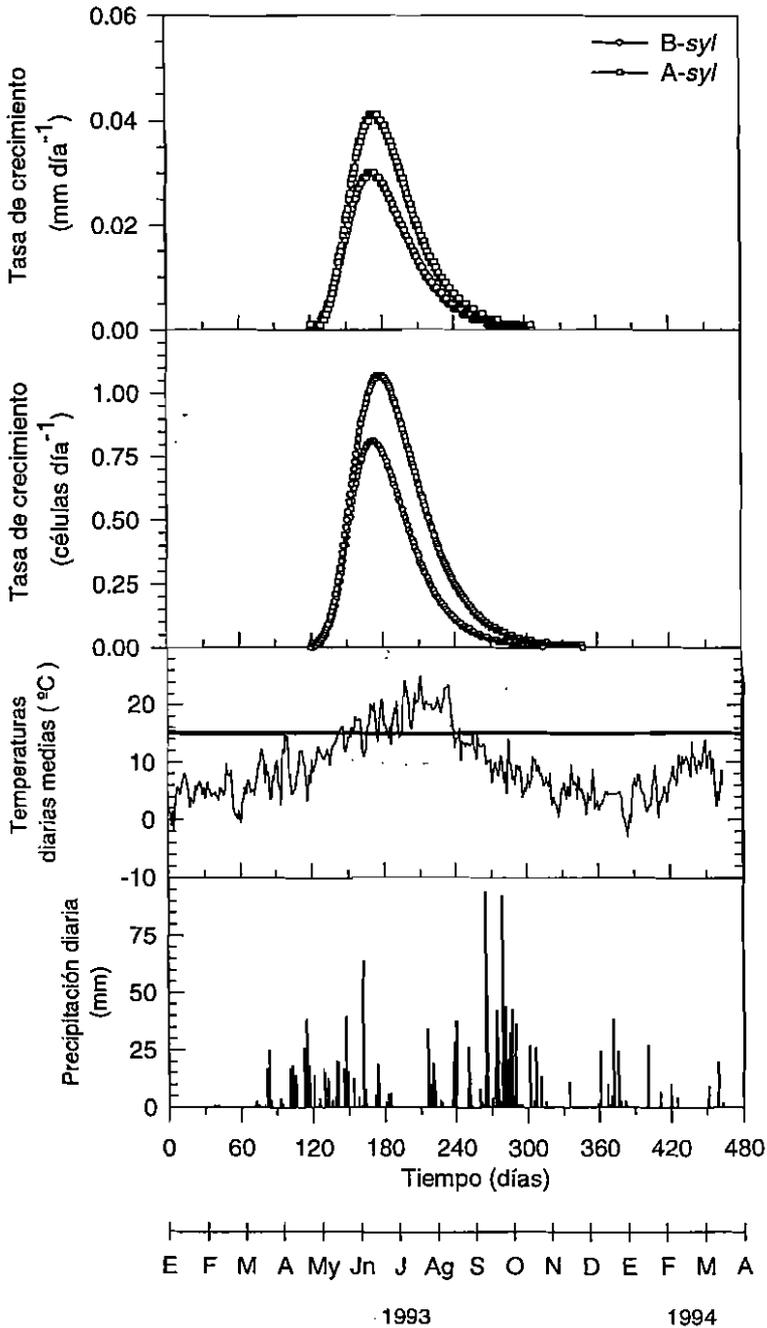


Fig. 12. Tasas diarias, como anchura del anillo y número de células respecto al tiempo, obtenidas del ajuste de la función de Gompertz a los datos reales para *P. sylvestris*. Se comparan las tasas diarias con datos meteorológicos diarios, la precipitación y la temperatura media para las estaciones de Presa de Pineta y Bielsa, respectivamente (Fig. 1). Abreviaturas de los bosques: Espierba, E (*A-syl*) y Plan, P (*B-syl*).

TABLA III

COEFICIENTES DE CORRELACION DE PEARSON ENTRE EL CRECIMIENTO ACUMULADO, COMO ANCHURA DEL ANILLO (RW) O NUMERO DE TRAQUEIDAS DE ESTE (NU), Y EL SUMATORIO DE LAS TEMPERATURAS MEDIAS DIARIAS SUPERIORES A 4 ($\Sigma T > 4$), 5 ($\Sigma T > 5$), 6 ($\Sigma T > 6$), 10 ($\Sigma T > 10$), 15 ($\Sigma T > 15$) y 17 °C ($\Sigma T > 17$). DATOS METEOROLOGICOS DIARIOS DE LA ESTACION DE BIELSA (FIG. 1). EN TODOS LOS CASOS, $n = 311$ (NO SE TIENEN EN CUENTA LOS CEROS) Y $P < 0,001$

	$\Sigma T > 4$	$\Sigma T > 5$	$\Sigma T > 6$	$\Sigma T > 10$	$\Sigma T > 15$	$\Sigma T > 17$
A- <i>sp</i> l, NU	0,943	0,952	0,957	0,980	0,988	0,974
A- <i>sp</i> l, RW	0,926	0,935	0,941	0,968	0,979	0,962
B- <i>sp</i> l, NU	0,916	0,925	0,931	0,960	0,973	0,954
B- <i>sp</i> l, RW	0,920	0,929	0,935	0,963	0,975	0,956

anchura, número total de células del anillo y de la madera tardía, se muestra en la Figura 13. Las curvas de esta figura son sigmoideas y similares al modelo de Gompertz. Esta misma figura muestra, a mucho divulgativo, el dibujo de una vista radial del anillo al finalizar su crecimiento en octubre de 1993, indicando la dirección de crecimiento y las dos partes típicas del anillo de una conífera (madera temprana, células anchas de paredes estrechas; madera tardía, células estrechas de paredes anchas).

3. DISCUSION

El período de crecimiento del anillo de *P. uncinata* y *P. sylvestris*, sea considerando su anchura (RW) o el número de células que lo forman (NU), fue de 124 ± 30 días durante 1993, desde el 10 de junio hasta el 11 de octubre. El período de crecimiento en *P. sylvestris* es mayor y muestra mayor variabilidad estructural en los individuos estudiados que en el caso de *P. uncinata*. En un estudio similar al nuestro en el Sistema Central (RICHTER & ECKSTEIN, 1990), hallaron períodos de crecimiento aproximados de 153 y 122 días para dos árboles de *P. sylvestris* a 1230 y 1850 m s.n.m., respectivamente. Otros autores han obtenido valores del período de crecimiento de 125 ± 37 días para *Picea abies* en el sur de Alemania (VON WILPERT, 1991).

No podemos calcular con exactitud el período concreto de formación del anillo debido a que cierta producción celular tiene lugar entre las fechas de muestreo de mayo y junio y desconocemos el momento concreto de parada del crecimiento entre septiembre y octubre. No obstante,

hemos puesto de manifiesto que el crecimiento del anillo durante la primavera es escaso, aunque exista cierta variabilidad interanual debida al clima.

La mayor parte del anillo se formó entre el 10 de junio y el 18 de julio de 1993 en ambas especies, cerca de un 75-90% como anchura del anillo y un 60-91% si consideramos el número de células. Sin embargo, durante este intenso período de crecimiento inicial, el anillo está formado sólo por células de la madera temprana hasta finales de julio-comienzos de agosto. Por lo tanto, la madera temprana no es propiamente «madera de primavera» ni la madera tardía corresponde a la «madera de verano», el menos para las dos especies estudiadas en los Pirineos centrales durante 1993. El crecimiento radial se inició a mediados de mayo y terminó a mediados de agosto de 1994, estando formado el 50% del anillo a finales de junio —el período de crecimiento duró unos 91 días— a una latitud de $61^{\circ} 48' N$ (MIELIKÄINEN & PESONEN, 1996). A menor latitud (unos $40^{\circ} 50' N$) y a una altitud próxima a la de nuestros bosques, *P. sylvestris* formó el 65% de su anillo, como incremento de la anchura, desde comienzos de abril hasta finales de mayo, finalizando su crecimiento al acabar agosto (RICHTER & ECKSTEIN, 1990). Los datos de estos mismos autores muestran un *P. sylvestris* a 1850 m de altitud próximo a Navacerrada (lat. $40^{\circ} 47' N$) cuya fenología es similar a la de *P. sylvestris* en la zona estudiada a menor altitud, ya que la mayoría de su anillo se forma entre junio y julio pero la madera tardía no comienza su desarrollo importante hasta mediados o finales de julio.

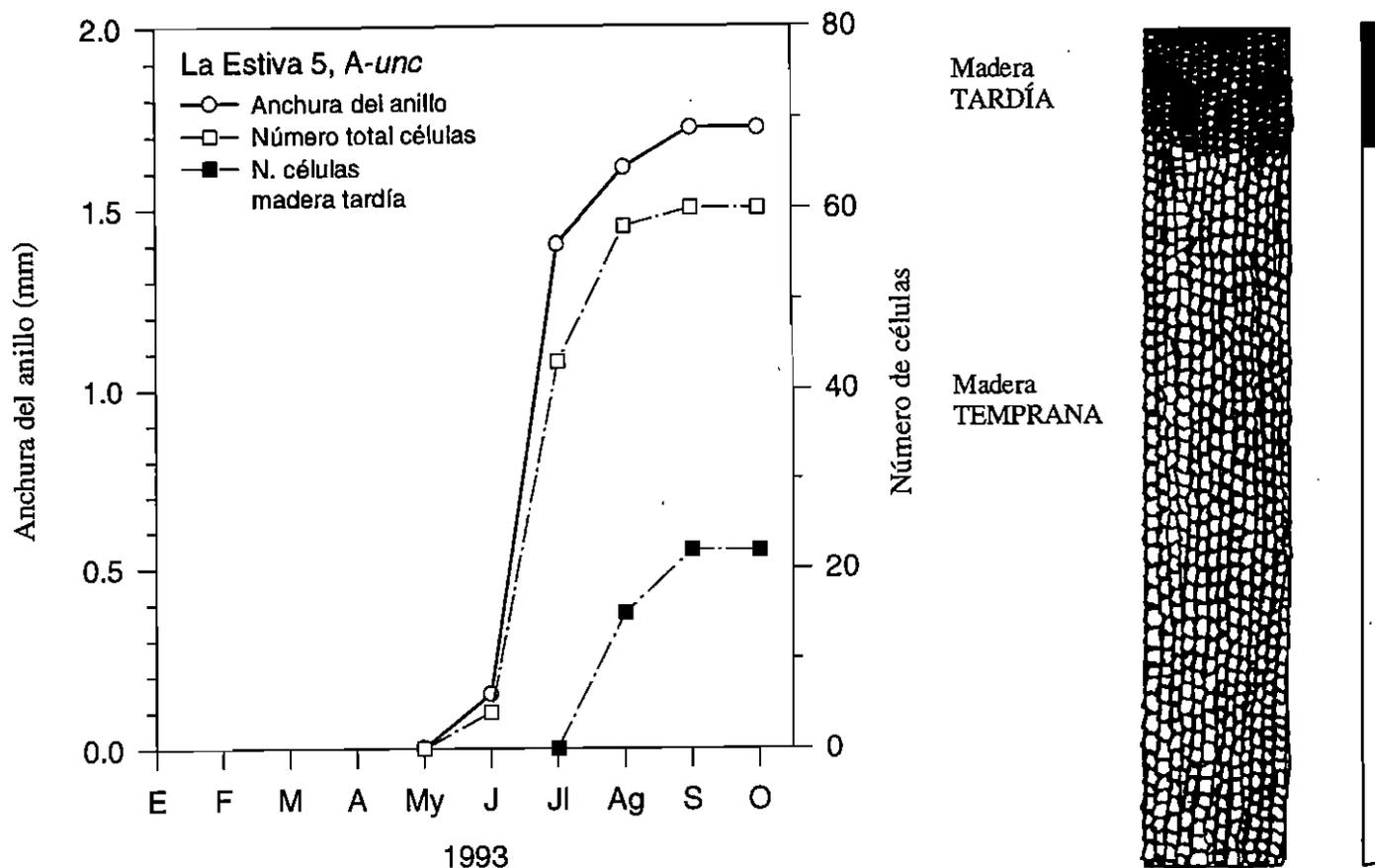


Fig. 13. Desarrollo de anillo de crecimiento de un individuo (árbol n.º 5) de *P. uncinata* en su localidad a mayor altitud (La Estiva). El crecimiento acumulado se midió como incremento de grosor (mm) o del número de células (total y madera tardía). Las curvas son típicas sigmoideas y corresponderían a un modelo de Gompertz. El dibujo representa una vista radial del anillo de crecimiento al finalizar su crecimiento fotografiado en octubre de 1993. La flecha indica la dirección de crecimiento y la escala (0,23 mm). La barra a la derecha del anillo de crecimiento esquematiza sus dos partes: madera temprana (células anchas, paredes estrechas) —parte blanca— y madera tardía (células estrechas, paredes anchas) —zona negra de la barra—. En este ejemplo, las maderas temprana y tardía representan el 87% y el 13% del anillo, respectivamente.

Los datos de crecimiento celular relativo muestran curvas bimodales en todas las localidades aunque menos marcadas en A-unc, la de mayor altitud. La influencia del clima mediterráneo en la montaña pirenaica aragonesa (ALLUÉ ANDRADE, 1990) puede permitir la reactivación otoñal del cámbium, lo que sería menos evidente en bosques a mayor altitud sometidos a temperaturas medias y extremas más frías debido al gradiente térmico altitudinal.

La función de Gompertz es la que mejor describe el crecimiento acumulado del anillo anual de estas dos especies en los bosques y durante el período estudiado. Las curvas de las tasas de crecimiento (Fig. 11 y 12) muestran formas asimétricas que confirman el ajuste de una función tipo Gompertz en la que la tasa de incremento del crecimiento es mayor que la tasa de disminución. El período de crecimiento puede definirse como el intervalo de tiempo entre la primera fecha cuyo valor es distinto de cero —inicio del crecimiento— y la última fecha anterior a la vuelta a valores nulos —fin del crecimiento.

Es resaltable el hecho de que la misma función describe adecuadamente el crecimiento radial de organismos que forman capas concéntricas que se suponen anuales, como es el caso del erizo común de mar (*Paracentrotus lividus* Lam.) y los anillos de crecimiento que forma en sus placas (TURÓN *et al.*, 1995). Podríamos especular sobre la posibilidad de que esta función sigmoidal asimétrica sea la que mejor describe el crecimiento de organismos que forman estructuras de crecimiento en capas, tipo anillos, como es el caso de muchos árboles y de los erizos de mar aunque la gran flexibilidad en el ajuste de la función de Gompertz no apoya, en principio, esta teoría.

Nuestros resultados para 1993 no apoyan previas hipótesis (RUIZ-FLAÑO, 1988; ROLLAND & SCHUELLER, 1994) que sostenían que la mayoría del crecimiento del anillo de *P. uncinata* tenía lugar durante la primavera sino que muestran cómo el 80% del crecimiento radial acumulado se concentró entre el 10 de junio y el 18 de julio de 1993. Además, esta conclusión complementa estudios dendroclimáticos previos en los Pirineos y el Sistema Ibérico (CREUS & PUIGDEFÁBREGAS, 1976; RUIZ-FLAÑO, 1988; GUTIÉRREZ, 1991) que hallaron relaciones fuertes y positivas entre

el crecimiento de los anillos de *P. uncinata* y las temperaturas primaverales (abril-mayo), las cuales influyen, con cierto desfase temporal, en la estimulación de la actividad cambial y el importante crecimiento radial encontrado en junio y julio. Estos mismos autores encuentran correlaciones negativas entre el crecimiento radial del anillo y las temperaturas a comienzos del verano. Los sucesos posteriores durante el desarrollo del anillo determinan las características de la madera tardía y están afectados por las temperaturas estivales.

El bosque con la tasa máxima de formación de madera tardía es el situado a menor altitud y, por tanto, aquél en el que las temperaturas medias son más altas (Plan, *P. sylvestris*). La formación de la madera tardía es un proceso controlado por el clima como ya se ha demostrado en estudios citológicos (WODZICKI, 1971). En recientes estudios dendroclimáticos, ROLLAND & SCHUELLER (1994) muestran cómo la densidad máxima de los anillos de *P. uncinata* está muy afectada por la temperatura media de agosto y septiembre del año actual de crecimiento. La madera tardía de *P. uncinata* es más densa si los meses estivales son cálidos. Todos estos datos confirman la necesidad de estudios que combinen escalas temporales cortas y largas para entender el crecimiento del árbol en su medio (SERRE-BACHET, 1976).

El crecimiento acumulado máximo se observó, tanto para RW como para NU, en otoño (el 11 de octubre) pero se alcanzó antes, en el caso de RW (16 de septiembre), en A-syl y B-unc. Otro efecto es el debido a las diferencias de altitud entre los bosques de *P. uncinata* ya que tanto la anchura del anillo como el número total de células son mayores en el bosque a menor altitud (B-unc, Sahún) que en el de mayor altitud (A-unc, La Estiva). Este efecto no es tan claro para *P. sylvestris* debido a la pequeña diferencia altitudinal entre sus dos bosques. Otro resultado evidente es el menor diámetro radial promedio de las traqueidas de la especie bajo condiciones más estresantes, *P. uncinata* en nuestro caso (CARLQUIST, 1975). Esta característica parece estar genéticamente controlada ya que, comparando todas las poblaciones entre sí, el diámetro radial medio de las traqueidas es siempre menor en el caso de *P. uncinata* (CAMARERO *et al.*, 1997).

La madera tardía estaba aún oscureciéndose durante octubre y noviembre de 1993, cuando la formación de células de la madera tardía finaliza y el crecimiento radial del anillo ya ha acabado. A-syl fue el único pinar que alcanzó el número máximo de células de la madera tardía a mediados de septiembre, lo cual puede deberse a la mayor tasa de crecimiento hallada en los individuos de este bosque. A-syl (Espierba) es el bosque de *P. sylvestris* con orientación SO.

Tanto las fechas de inicio de formación del anillo y de la madera tardía, como las tasas máximas de RW o de NU están retardadas en el caso de A-unc con respecto al resto de los pinares analizados. El oscurecimiento de la madera tardía comienza en agosto en A-unc y en julio en el resto de los bosques. A-unc es el sitio de mayor altitud de los cuatro estudiados. Es de resaltar cómo la tasa máxima de crecimiento en anchura se alcanza en A-unc según el modelo ajustado. Así, el período de crecimiento en A-unc, el bosque a mayor altitud, parece encontrarse acortado y retardado respecto al resto de bosques. En los bosques estudiados, las tasas diarias de crecimiento máximas no alcanzan, sin embargo, valores medidos por otros autores a latitudes superiores (lat. 61° 48' N, alt. 88 m s.n.m.) como 0,1 mm día⁻¹ (MIELIKÄINEN & PESONEN, 1996).

Las relaciones entre la fenología del anillo y la altitud fueron ya descubiertas y confirmadas por estudios dendroecológicos previos (DAUBENMIRE, 1995; MORK, 1960; LEIKOLA, 1969). El descenso del crecimiento radial con la altitud está determinado por el gradiente térmico ya que, a menor temperatura, existe una tendencia a transformar los productos de la fotosíntesis en almidón y otros glúcidos de almacenamiento más que en celulosa, lo que limita el crecimiento radial (Tranquillini, 1979). Esta es la razón que lleva a los dendroclimatólogos a buscar árboles en lugares de elevada altitud o latitud donde las fluctuaciones de la anchura o de otras características de los anillos reflejan, con cierto desfase, pequeños cambios en las temperaturas (FRITTS, 1976). La actividad cambial está controlada en último término por cambios ambientales como el aumento de la temperatura que favorece la elongación de los brotes desencadenando, mediante la influencia de hormonas, el comienzo del crecimiento del anillo.

Varios autores han señalado diversos umbrales de la temperatura media diaria que, al ser superados, podrían considerarse como un «gatillo» térmico de la actividad cambial: 10 °C para *Picea abies* en Alemania, latitud aproximada 48° N (VON WILPERT, 1991); unos 10-12 °C, latitud 61° 48' N (MIELIKÄINEN & PESONEN, 1996) y un umbral de 1,25 °C y de 11 °C para los dos individuos de *P. sylvestris*, a 1850 y 1230 m s.n.m. respectivamente, estudiados por RICHTER & ECKSTEIN (1990) en el Sistema Central (lat. aproximada 40° 47'-40° 57' N). Nosotros encontramos umbrales de 12-13 °C para el comienzo de la actividad cambial en los bosques estudiados de *P. uncinata* y *P. sylvestris*.

4. CONCLUSIONES

Los anillos de crecimiento de *P. uncinata* y *P. sylvestris* se formaron desde principios de junio hasta el inicio de octubre de 1993. Ambas especies formaron la mayoría del anillo de crecimiento desde el 10 de junio hasta el 18 de julio. En promedio, *P. sylvestris* produce anillos más anchos y traqueidas de diámetros radiales mayores que *P. uncinata*. Los anillos de *P. uncinata* muestran mayor heterogeneidad en el color de la madera tardía, una característica útil para la datación cruzada en dendrocronología. Existe mayor variabilidad en la duración del período de crecimiento en los ejemplares estudiados de *P. sylvestris*. El crecimiento del bosque a mayor altitud (La Estiva, *P. uncinata*) se retrasó respecto al resto de los bosques muestreados, este retraso afectó al inicio del incremento de anchura, al comienzo del incremento en número de traqueidas maduras formadas y a la producción de traqueidas de la madera tardía. Este resultado confirma el importante papel de la temperatura al comienzo del verano como activador del crecimiento del anillo y como controlador del período de formación de la madera tardía. Los coeficientes de correlación más elevados, para *P. sylvestris* y *P. uncinata*, entre el crecimiento acumulado y el sumatorio de las temperaturas medias diarias corresponden a temperaturas superiores a 10 y 15 °C, respectivamente. El anillo comenzó a formarse cuando la temperatura media diaria era próxima a los 12 °C para ambas especies.

Futuros estudios empleando dendrómetros o dendrógrafos para medir el crecimiento radial de

ambas especies en sus límites de distribución altitudinal y latitudinal (presente en la Península en los refugios meridionales de las montañas ibéricas) esclarecerán sin duda mecanismos intraanuales de la relación crecimiento-clima en ambas coníferas. Dichos estudios están mejorando hasta el punto de poder datar las traqueidas de un anillo en un futuro cercano con lo que podríamos reconstruir episodios climáticos extremos o picos de emisión de elementos contaminantes a escala diaria (MIELIKÄINEN & PESONEN, 1996). Por otro lado, los datos obtenidos por estos autores confirman un crecimiento acumulado tipo Gompertz y

estimularán los estudios dendroecológicos a lo largo de gradientes climáticos.

5. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo y la ayuda prestada por nuestras familias. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por una beca FPI (AP93 72784356) concedida al primer autor y por el proyecto AMB95-0160 otorgado por la CICYT (Ministerio de Educación y Ciencia). Los datos meteorológicos fueron concedidos por el Centro Territorial de Aragón, La Rioja y Navarra del Instituto Nacional de Meteorología.

SUMMARY

In this study, we describe tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* Ram. and *Pinus sylvestris* L. along an altitudinal gradient in the Central Pyrenees. We measured monthly ring width increase and the number of cells added during 1993.

Both species formed most of the ring from mid June to mid July 1993. Latewood development—including formation, darkening and lignification of cell walls—starts in July and ends in October. The ring begins before its development in *P. sylvestris* than in *P. uncinata*. On average, *P. uncinata* formed narrower rings with less cells and greater color heterogeneity in the latewood than *P. sylvestris*. There is a high variability in the earlywood and latewood cells position in the ring among trees.

If a threshold temperature is reached, cambial activity starts. The different phenological patterns of tree-ring growth along this altitudinal gradient could be partially explained by the influence of different climatic conditions, mainly thermic.

Key Words: Dendroecology, *Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*, Tree ring, Phenology, Tracheids, Climate.

BIBLIOGRAFIA

- ALLUÉ ANDRADE J. L. 1990: *Atlas Fitoclimático de España. Taxonomías*. Ed. M.A.P.A., I.N.I.A., 222 pp. y 10 mapas, Madrid.
- ANIOL R. W. 1983: «Tree-ring analysis using CATRAS». *Dendrochronologia* 1: 45-53.
- BANNAN 1955: «The vascular cambium and radial growth in *Truaja occidentalis* L.». *Can. J. Bot.* 33: 113-138.
- CALVO HARO R. M., GONZÁLEZ ANDÚJAR J. L. & PÉREZ BOADA S. 1994: *Manual de modelos no lineales en los ámbitos agronómico, ganadero y forestal*. M.A.P.A., I.N.I.A., 110 pp., Madrid.
- CAMARERO J. J., GUERRERO-CAMPO J. & GUTIÉRREZ E. 1997: «Fenología del anillo de crecimiento de *Pinus uncinata* Ram. y *Pinus sylvestris* L. en un gradiente altitudinal en los Pirineos centrales». (Enviado a *Pirineos*).
- CARLQUIST S. 1975: *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. Univ. of California Press, 259 pp., Berkeley, Los Angeles, London.
- CABALLOS L. 1968: «Una nueva localidad del *Pinus uncinata* Ram.». *Collectanea Botánica*, 7(1): 213-220.

- CEBALLOS Y FERNÁNDEZ DE CÓRDOBA L. & RUIZ DE LA TORRE J. 1979: *Arboles y arbustos de la España Peninsular*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, 512 pp., Madrid.
- CREBER G. T. & CHALONER W. G. 1984: «Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees». *Bot. Rev.*, 50(4): 357-448.
- CREUS J. & PUIGDEFÁBREGAS J. 1976: «Climatología histórica y dendrocronología del *Pinus uncinata* Ramond». *Cuadernos de investigación* (Geografía e Historia, Logroño) 2(2): 17-30.
- DAUBENMIRE R. F. 1955: «Xylem layers of trees as related to weather and altitude in the northern Rocky Mountains». *Ecology* 36: 456-463.
- FERNANDEZ ALDANA R., LOPO CARRAMIÑANA L. & RODRIGUEZ OCHOA R. 1990: *Mapa Forestal de La Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos (C.S.I.C.), Gobierno de La Rioja, 72 pp. y mapa, Logroño (La Rioja).
- FRITTS H. C. 1976: *Tree Rings and Climate*. Academic Press, 567 pp., London, —New York—, San Francisco.
- FRITTS H. C., VAGANOV E. A., SVIDERSKAYA I. V. & SHASKIN 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». *Clim. Res.* 1: 97-116.
- FRONTIER S. & PICHOD-VIALE D. 1993: *Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution*. Ed. Masson, 392 pp., Paris.
- GIL PELEGRÍN E. & VILLAR PÉREZ L. 1988: «Structure of mountain pine (*Pinus uncinata* Ramond) populations at its upper limit in central Pyrenees». *Pirineos* 131: 25-42.
- GIL PELEGRÍN E. 1993: *Estudios ecofisiológicos sobre Pinus uncinata Mill. en el límite superior de la especie*. 231 pp. Tesis. Universidad Autónoma de Madrid. Facultad de Ciencias.
- GREGORY R. A. & WILSON B. F. 1968: «A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England». *Can. J. Bot.* 46: 733-734.
- GUTIÉRREZ E. 1990: «Dendroecología de *Pinus sylvestris* L. en Cataluña». *Orsis* 5: 23-41.
- GUTIÉRREZ E. 1991: «Climate tree-growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Pre-Pyrenees». *Acta Oecol.* 12(2): 213-225.
- JAGELS R., HORNBECK J. & MARDEN S. 1994: «Drought and cold stress-induced morphometric changes in tree rings of red spruce». *MAFES Tech. Bull.* 159: 1-19.
- KAENNEL M. & SCHWEINGRUBER F. H. 1995: *Multilingual Glossary of Dendrochronology: Terms and Definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research-Haupt. 467 pp., Birmensdorf.
- KOZŁOWSKI T. T., KRAMER P. J. & PALLARDY S. G. 1991: *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, 657 pp., San Diego.
- KRAMER P. J. 1983: *Water Relations of Plants*. Academic Press, 489 pp., New York.
- LARSON P. R. 1994: *The Vascular Cambium. Development and Structure*. Springer-Verlag, 725 pp., Berlin Heidelberg New York.
- LEIKOLA M. 1969: «The influence of environmental factors on the diameter growth of young trees». *Acta For. Fenn.* 92: 1-44.
- MIELIKÄINEN K. & PESONEN E. 1996: *Measuring short-term growth variation of single trees using girth bands (95.60.sf.005.0: increment studies)*. Report, The Finnish Forest Research Institute, 8 pp., Vantaa Research Centre, Vantaa, Finland.
- MIKOLA P. 1962: «Temperature and tree growth near the northern timber line». En: *Tree Growth* (Ed. T. T. KOZŁOWSKI), Ronald Press, pp. 265-274, New York.

- MORK E. 1960: «On the relationship between temperature, leading shoot increment and the growth and lignification of the annual ring in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) (en noruego)». *Medd. Nors. Skogforsöksves*, 56: 229-261.
- ORTEGA VILLAZÁN M. T. 1992: *El clima del sector norte de la Cordillera Ibérica: estudio geográfico de la Sierra de la Demanda a la del Moncayo*. Universidad de Valladolid —Junta de Castilla y León, 359 pp., Valladolid.
- RICHTER K. 1988: *Dendrochronologische und dendroklimatologische Untersuchungen an Kiefern (Pinus sp.) in Spanien*. Tesis Doctoral, 296 pp., Univ. Hamburgo, Alemania.
- RICHTER K. & ECKSTEIN D. 1990: «A proxy summer rainfall record for southeast Spain derived from living and historic pine trees». *Dendrochronologia* 8: 67-82.
- RICHTER K., ECKSTEIN D. & HOLMES R. L. 1991: «Pine trees (*Pinus* sp.) in Spain». *Tree-ring Bull.* 51: 1-13.
- ROLLAND C. & SCHUELLER J. F. 1994: «Relationships between mountain pine and climate in the French Pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method». *Pirineos* 143-144: 55-70.
- RUIZ-FLAÑO P. 1988: «Dendroclimatic series of *Pinus Uncinata* R. in the central Pyrenees and in the Iberian system, Spain. A comparative study». *Pirineos* 132: 49-63.
- SCHUELLER J. F. & ROLLAND C. 1995a: «Influence de l'altitude, de l'exposition et du climat sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) en Cerdagne (Pyrénées Orientales Françaises)». *Pirineos* 145-146: 23-34.
- SCHUELLER J. F. & ROLLAND C. 1995b: «Influence stationelle sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond)». *Schweiz. z. Forstwes*, 145: 739-755.
- SERRE-BACHET F. 1976: «Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.)». *Oecol. Plant.* 11(2): 143-171.
- STOKES M. A. & SMILEY T. L. 1968: *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press, 73 pp., Chicago.
- TRANQUILLINI W. 1979: *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, 137 pp., Berlin, Heidelberg, New York.
- TURÓN X., GIRIBET G., LÓPEZ S. & PALACÍN C. 1995: «Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats». *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 193-204.
- VON WILPERT K. 1991: «Intraannual variation of radial tracheid diameters as monitor of site specific water stress». *Dendrochronologia* 9: 95-113.
- WHITMORE F. W. & ZAHNER R. 1966: «Development of the xylem ring in stems of young red pine trees». *For. Sci.* 12: 198-210.
- WILSON B. F. 1966: «Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobus*». *Am. J. Bot.* 53: 364-372.
- WILSON B. F. 1973: «A diffusion model for tracheid production and enlargement in conifers». *Bot. Gazz.* 134(3): 189-196.
- WODZICKI T. J. 1971: «Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L.». *J. Exp. Bot.* 22(72): 670-687.