

TENDENCIAS RECIENTES DEL CRECIMIENTO Y LA REGENERACION EN BOSQUES SUBALPINOS DEL PARQUE NACIONAL D'AIGÜESTORTES I ESTANY DE SANT MAURICI*

E. GUTIÉRREZ MERINO¹, J.J. CAMARERO¹, J. TARDIF¹, O. BOSCH¹ & M. RIBAS¹

RESUMEN

Las series de anillos anuales del crecimiento de los árboles proporcionan registros de alta resolución temporal que permiten evaluar cambios ambientales producidos durante los últimos siglos. En este trabajo presentamos la primera red de cronologías establecida en el Parque Nacional de Aigüestortes (Pirineos) y su zona periférica (42°35'N, 00°57'E) y analizamos la variabilidad del crecimiento en grosor de tres especies de árboles. El número total de cronologías establecidas es de 10 para *Pinus uncinata*, cuatro para *Abies alba*, y una para *Pinus sylvestris*, situadas entre los 1.650 y los 2.360 m s.n.m. Las cronologías más largas son las de *P. uncinata*, con algunas series de más de 600 años.

Del conjunto de todos los árboles muestreados, hemos utilizado 114 árboles de *P. uncinata* y 34 de *A. alba* para establecer las distribuciones de edades de los árboles. Estas distribuciones muestran algunos de los efectos adversos del clima y de las actividades humanas en el pasado que posiblemente causaron una mayor mortalidad de árboles y una menor regeneración de los bosques.

El análisis de componentes principales de la varianza de las 15 cronologías muestra que la varianza en común es alta: un 54% durante el periodo 1850-1994. Esto significa que el crecimiento de las tres especies estudiadas ha estado afectado de manera similar por las condiciones macroclimáticas; no obstante, existen diferencias acusadas entre especies y localidades. Además, hay también diferencias a lo largo del tiempo ya que la varianza en común no se ha mantenido constante: es del 54% de 1850 a 1899, baja al 45% de 1900 a 1949, y aumenta hasta a un 63% de 1950 a 1994. Durante los periodos de mayor estrés climático —por ejemplo, desde 1950 hasta la actualidad y coincidiendo con la llamada crisis climática del s. XX— la respuesta del crecimiento de las diferentes especies ha sido más sincrónica y la varianza en común es la más alta; este hecho es más acusado en las cronologías de *P. uncinata* de más altitud, por encima de los 2.050 m s.n.m. Estas cronologías han mostrado ser las más sensibles a las variaciones climáticas y por ello se pueden considerar buenos archivos climáticos regionales durante los periodos de mayor control climático.

En el límite altitudinal del bosque en el Tessó de Son, el crecimiento y la regeneración presentan una relación significativa y negativa durante el periodo de 1947 a 1996. Es decir, que determinadas variables climáticas regulan de manera opuesta los dos procesos, aunque otras tienen un efecto en el mismo sentido, por ejemplo, la temperatura de mayo presenta una relación positiva con el crecimiento y la regeneración.

Palabras clave: *Pinus uncinata*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, anillos de crecimiento, dendroecología, año característico, distribución de edades, red de cronologías, regeneración, bosques subalpinos, límite del bosque, clima.

* Trabajo presentado en las IV Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, octubre de 1997.

¹ Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona.

0. INTRODUCCION

Los anillos de crecimiento de los árboles son una fuente de datos ambientales muy valiosa porque la actividad del cámbium es muy sensible a las condiciones del entorno, de manera que en los

anillos queda registrada información de todos aquellos acontecimientos que han afectado al árbol. Por otra parte, los árboles son los organismos que viven más años —por ejemplo, *Pinus longaeva* (Sierra Nevada, USA) más de 4.500 años (BAILEY, 1970, en FRITTS, 1976), *Pinus nigra* (Cazorla, Andalucía) cerca de 1.000 (CREUS, 1998) y *Pinus uncinata* (Pirineo, Catalunya) más de 600—. La información contenida en los anillos puede ser recuperada y, convenientemente analizada, permite estudiar procesos ecológicos y ambientales con una resolución anual.

La dendrocronología —del griego *dendro* = árbol y *cronos* = tiempo— es la disciplina que se dedica a extraer, analizar e interpretar esta información; se basa en la datación correcta de los anillos —asignando a cada uno de ellos el año de calendario durante el cual se formó— y en el análisis de los patrones temporales de las series de anillos estableciendo cronologías.

La dendrocronología tiene muchas aplicaciones en diferentes campos de la investigación, es particularmente útil en ecología (dendroecología) para poner de manifiesto cuáles son las variables climáticas que más limitan el crecimiento de los árboles y para el estudio de procesos muy diversos, en particular para aquéllos que, como la sucesión forestal, tienen lugar a escalas temporales muy largas, de centenares de años (BOSCH *et al.*, 1992, 1998). Históricamente, la dendrocronología se ha aplicado con éxito al estudio del clima actual y del pasado (dendroclimatología) (FRITTS, 1976; CREUS NOVAU, 1991-1992; FERNÁNDEZ & MANRIQUE, 1997). Así, se han podido analizar las fluctuaciones y los episodios climáticos extremos que ha habido, dado que los anillos proporcionan registros sustitutorios de los meteorológicos para periodos de centenares o incluso miles de años (PILCHER *et al.*, 1984).

Los Pirineos y las zonas de montaña en general son particularmente sensibles a los cambios climáticos y ambientales (DÍAZ & BRADLEY, 1997; CAMARERO, J. *et al.*, 1998b), siendo una fuente de datos paleoambientales muy valiosa (CAMARERO, L. *et al.*, 1998). En este contexto, la información obtenida a partir de las cronologías de los anillos de los árboles puede ser utilizada para analizar los cambios ambientales producidos durante los últimos centenares de años y poder

discriminar entre los cambios ambientales de origen natural y aquéllos inducidos por las actividades humanas (BENISTON *et al.*, 1997).

En este trabajo presentamos y analizamos un conjunto de cronologías establecidas en el Parque Nacional de Aigüestortes y su área periférica. La red de cronologías es esencial como fuente de información para evaluar la respuesta del crecimiento de los árboles a diferentes escalas espaciales y temporales. Esta red también es clave para poner de manifiesto la relación entre el crecimiento y regeneración de los bosques, y poder analizar cómo afecta el clima a ambos procesos.

Las especies estudiadas han sido *Pinus uncinata* Ram. (pino negro), *Pinus sylvestris* L. (pino albar), y *Abies alba* Mill. (abeto), si bien el número de muestras para cada especie, y por tanto el de cronologías establecidas, es muy desigual. El estudio sobre la regeneración lo hemos llevado a cabo en el límite altitudinal del bosque de *P. uncinata* en el Tèssó de Son.

Los objetivos concretos son:

- (i) Establecer una red de cronologías o series de registros de alta resolución espacial y temporal (anual) para un periodo de tiempo lo más largo posible. Este aspecto viene determinado por la longevidad y supervivencia de los árboles de cada especie.
- (ii) Analizar la variabilidad en común y las diferencias entre las cronologías de las distintas especies y localidades estudiadas como reflejo de la variabilidad climática regional y a pequeña escala.
- (iii) Poner de manifiesto si existen señales en la distribución de frecuencias de la edad de los árboles que se puedan relacionar con la actividad humana en el pasado y/o con el clima.
- (iv) Comparar el crecimiento de los árboles con la regeneración del bosque, y analizar el efecto del clima sobre los dos procesos.

1. ZONA DE ESTUDIO Y METODOLOGIA

1.1. Características de la zona de estudio, lugares de muestreo y especies

La zona de estudio comprende el Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici y

su zona periférica. El Parque está localizado en el Pirineo central, en la provincia de Lérida (42°35'N, 00°57'E), y tiene una extensión de 10.230 ha. Una aproximación a las características geológicas y de la vegetación se puede encontrar en VENTURA (1992) y CARRILLO & NINOT (1992).

El clima de la zona es axerotérmico frío. Según los datos de una de las estaciones meteorológicas más próximas, la Bonaigua (2.263 m s.n.m., 42°40'N, 01°00'E), la temperatura media anual es de 3°C, y la precipitación anual es de 1.146 mm para el periodo 1967-1989. Otra estación, en Estany Gentó (2.174 m s.n.m., 42°30'N, 01°01'E), presenta la misma temperatura media anual y una precipitación de 1.283 mm para el periodo 1956-1989 (ALLUÉ, 1990).

Los lugares de muestreo aparecen en la Figura 1 y sus características en la Tabla I. *P. uncinata* ha sido la especie muestreada en más sitios. Esto es debido a los objetivos del estudio; por un lado buscamos árboles de altitudes elevadas porque su crecimiento está menos expuesto a las influencias locales de origen antrópico, y por otro porque esta es la especie que ocupa prácticamente todo el piso subalpino en el Pirineo (CANTEGREL, 1983; CARRERAS *et al.*, 1995). Como se puede ver en la Tabla I, para esta especie sólo en dos sitios de muestreo la altitud media de las localidades de los árboles muestreados es inferior a los 2.000 m s.n.m. En general, los árboles muestreados fueron aquéllos que crecían en condiciones más limitantes, las cuales normalmente se dan sobre suelos poco profundos, en medio de las rocas y/o en sitios de pendiente acusada. Estos criterios son adecuados para seleccionar los árboles más viejos y que, en teoría, presentan una mayor sensibilidad a las condiciones climáticas. Por esta razón, muchos de los árboles muestreados crecían aislados o formando bosques abiertos excepto en las localidades de St. Maurici (u5), Mata de València (u8) y Barranc de Serrader (u9). En esta última localidad, por otra parte, había tocones de árboles talados de *P. uncinata* y *A. alba*. *P. sylvestris* sólo fue muestreado en el Barranc de Serrader porque los árboles parecían viejos y crecían en unas condiciones de suelo y pendiente bastante limitantes.

Por la importancia ecológica que tiene en el Par-

que, también hemos incluido el abeto en este estudio. Los abetos muestreados formaban parte de bosques más o menos cerrados, y dentro de esta situación seleccionamos los árboles que por su aspecto parecían más viejos (Tabla I, Fig. 1).

1.2. Métodos de campo

De cada árbol seleccionado, según los criterios expuestos en el apartado anterior, extrajimos de uno a cuatro testigos de madera (*cores*) del tronco a una altura aproximada de 1,30 m de la base, siguiendo diferentes radios perpendiculares al tronco del árbol. El muestreo lo hicimos con una barrena de tipo *Pressler*, siendo el diámetro interior del tubo de 5 mm. De cada árbol muestreado medimos el diámetro a 1.30 (diámetro normal, dn) y la altura, y tomamos anotaciones de su aspecto, así como de las condiciones –sustrato, vegetación, árboles circundantes,...– y de la situación en las que estaba creciendo (Tabla I).

En total hemos muestreado 169 árboles de *P. uncinata*, 53 de *A. alba* y 17 de *P. sylvestris* durante las campañas de muestreo llevadas a cabo desde 1994 hasta 1997.

El estudio de la regeneración (número de árboles establecidos en un año determinado y que han sobrevivido) lo hicimos en el límite del bosque del Tessó de Son, la misma localidad que la de la cronología u4 (Fig. 1). La unidad de muestreo ha sido una parcela de 30x140 m cruzando el ecotono bosque-prado alpino. Los detalles de este muestreo se pueden consultar en CAMARERO, J. *et al.* (1998a). La edad de los árboles se ha estimado contando los verticilos a lo largo del tronco. Este método es más fiable cuanto más jóvenes son los árboles porque las cicatrices de los verticilos de las ramas inferiores se pierden por efecto del crecimiento en grosor del tronco.

1.3. Preparación de las muestras (*cores*)

Las muestras se dejaron secar a temperatura ambiente, y después las pegamos sobre guías de madera expresamente diseñadas. Para visualizar adecuadamente los anillos, pulimos los *cores* con lijas de grano sucesivamente más fino hasta conseguir una superficie lisa y brillante.

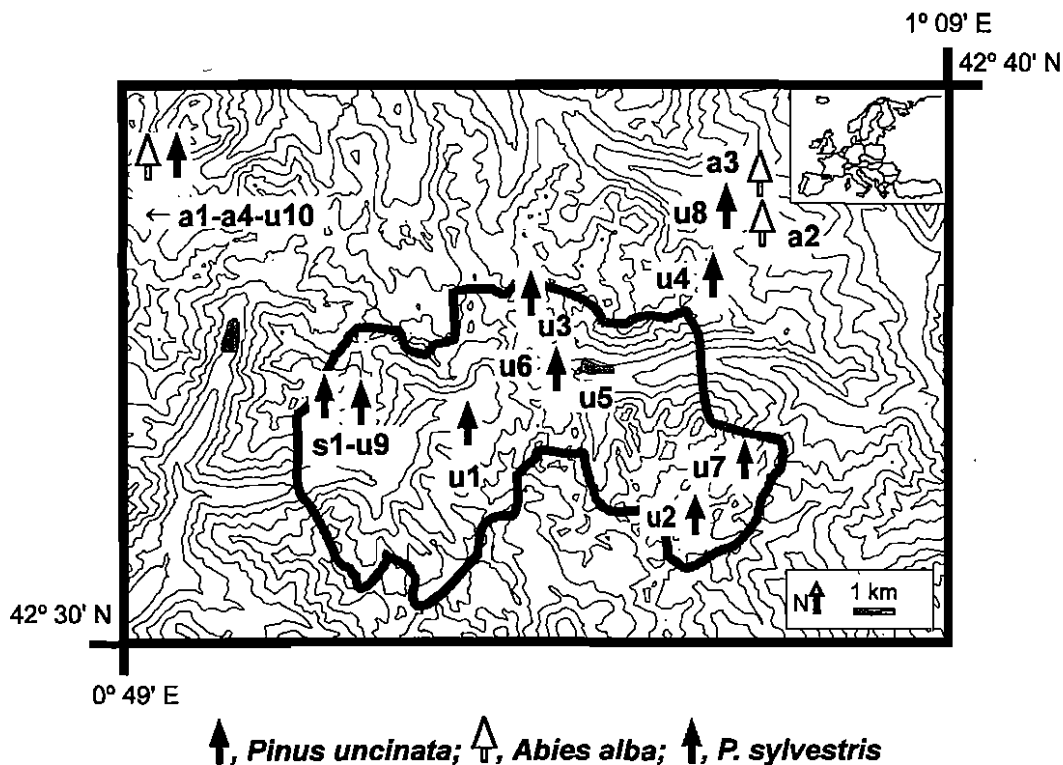


Fig. 1. Localización de las cronologías establecidas en el P.N. de Aigüestortes i Estany de St. Maurici (zona delimitada por la línea gris en el mapa) y su zona periférica. Las tres especies estudiadas son *Pinus uncinata* (simbolizado por el árbol negro), *Pinus sylvestris* (por el árbol gris), y *Abies alba* (por el árbol blanco). Las abreviaciones para las cronologías de las diferentes localidades son: *P. sylvestris*: s1, Barranc de Serrader; *P. uncinata*: u1, Delluf-Cortiselles; u2, Estany Negre; u3, Armitges; u4, Tesso de Son; u5, Sant Maurici; u6, El Mirador; u7, Embassament de Lladres; u8, Mata de València (cima); u9, Barranc de Serrader; y u10, Conangles; *A. alba*: a1, Vall de Mulleres; a2, Mata de València (cima); a3, Mata de València (medio); y a4, Vall de Conangles. Se muestran el Estany de St. Maurici —cerca de la u5— y el embalse de Cavallers.

1.4. Datación y sincronización de las series de anillos

Los anillos de cada muestra son identificados, contados y datados. Para cada *core*, la datación de cada anillo se realiza comenzando por el último anillo formado, debajo de la corteza, el cual corresponde al año de muestreo o al anterior según la época de muestreo. A partir de aquí y contando hacia atrás en el tiempo se asigna a cada anillo el año de calendario durante el cual se formó. La datación de cada serie ha de ser validada comparándola con el resto de muestras de cada localidad, ya que ésta es la única manera de detectar posibles errores debidos a la presencia de

anillos falsos o ausentes (no formados) (STOKES & SMILEY, 1968). Esta operación, llamada datación cruzada visual, está facilitada por la presencia de anillos característicos que se repiten en la mayoría de muestras, dando lugar así a un «año característico» (KAENNEL & SCHWEINGRUBER, 1995). Estos se producen porque el clima afecta a todos los árboles de la zona de una manera similar, y por ello las secuencias de anillos de diferentes árboles presentan una sincronía. Se consideran anillos característicos, entre otros, los anillos ausentes, los que son muy estrechos o muy anchos respecto a los anillos contiguos, los anillos de helada, los que presentan cambios de densidad en la banda de la madera tardía del anillo, y

TABLA I
 CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS, TOPOGRÁFICAS Y BOTÁNICAS DE LAS LOCALIDADES
 DONDE HEMOS ESTABLECIDO LAS CRONOLOGÍAS. LOS DATOS SON EL PROMEDIO DE
 TODOS LOS ÁRBOLES QUE FORMAN CADA CRONOLOGÍA

Localidad	Código y especie	Latitud (N)	Longitud (E)	Altitud (m s.n.m.)	Orientación	Pendiente (°)	Vegetación	Otros árboles
Serrader	s1 <i>Ps</i>	42° 33'	0° 54'	1888	S-SE	27	<i>Jc, F sp</i>	<i>Qf, Pu</i>
Serrader	u9 <i>Pu</i>	42° 33'	0° 54'	1981	E-SE	21	<i>Jc, F sp</i>	<i>Ps</i>
Dellui-Cortiselles	u1 <i>Pu</i>	42° 34'	0° 57'	2210	W-NW	25	<i>Rf, Vm</i>	<i>Pu</i>
Amirges	u3 <i>Pu</i>	42° 36'	0° 59'	2334	S-SE	32	<i>Rf, Vm</i>	<i>Pu</i>
El Mirador	u6 <i>Pu</i>	42° 35'	0° 59'	2193	N-NE	42	<i>Rf, Vm</i>	<i>Pu</i>
Sant Maurici	u5 <i>Pu</i>	42° 35'	1° 00'	1933	S-SE	16	<i>Vm</i>	<i>Pu, Aa</i>
Estany Negre	u2 <i>Pu</i>	42° 32'	1° 03'	2360	N-NE	25	<i>Rf, Vm</i>	<i>Pu</i>
Emb. Lladres	u7 <i>Pu</i>	42° 33'	1° 04'	2078	N-NW	31	<i>Rf, Vm</i>	<i>Pu, B sp</i>
Tessó de Son	u4 <i>Pu</i>	42° 36'	1° 03'	2310	N-NE	40	<i>Rf, Vm</i>	<i>Pu</i>
Conangles	u10 <i>Pu</i>	42° 38'	0° 45'	2160	S-SW	43	<i>Jc, F sp, Rf, Vm</i>	<i>Pu</i>
Mata V1 (Cima)	u8 <i>Pu</i>	42° 38'	1° 04'	2017	N-NW	16	<i>Rf, Vm, Ri, R sp</i>	<i>Aa</i>
Mata V1 (Cima)	a2 <i>Aa</i>	42° 38'	1° 04'	1989	N-NE	18	<i>Rf, Vm, Ri, R sp</i>	<i>Pu</i>
Mata V2 (Medio)	a3 <i>Aa</i>	42° 38'	1° 04'	1766	N-NE	11	<i>Vm</i>	<i>Aa</i>
Mulleres	a1 <i>Aa</i>	42° 38'	0° 44'	1764	N-NE	36	<i>Rf, Vm, Ri, R sp</i>	<i>Fs, Aa</i>
Conangles	a4 <i>Aa</i>	42° 38'	0° 45'	1650	S-SW	28	<i>Rf, Vm</i>	<i>Aa, Fs</i>

Abreviaturas de las especies arbóreas: *Pu*, *Pinus uncinata*; *Ps*, *P. sylvestris*; *Aa*, *Abies alba*; *Fs*, *Fagus sylvatica*; *Qf*, *Quercus faginea*; *B sp*, *Betula sp*. Abreviaturas de la vegetación arbustiva y herbácea dominante: *Rf*, *Rhododendron ferrugineum*; *Vm*, *Vaccinium myrtillus*; *Jc*, *Juniperus communis*; *Ri*, *Rubus idaeus*; *R sp.*, *Rosa sp.*; y *F sp.*, *Festuca sp.* Los códigos de las zonas muestreadas son como los de la Figura 1.

los que tienen esta banda muy clara, muy oscura o muy ancha (Figura 2).

Todo el proceso de identificación, datación de los anillos y sincronización de las series se realiza examinando las muestras visualmente con una lupa binocular de hasta 40x. Después se procede a medir el grosor de los anillos con un aparato de medición semiautomático conectado a un ordenador (ANIOL, 1983). La precisión de las medidas es de 0.01 mm.

Para confirmar y validar las dataciones y las sincronizaciones visuales, las series del grosor son comparadas con métodos estadísticos mediante el programa COFECHA (HOLMES, 1983). Para cada localidad, la validación consiste en examinar la correlación entre cada serie con la serie media, la cual se establece promediando el resto de series y se utiliza, provisionalmente, como serie de referencia. Las correlaciones se calculan después de eliminar la tendencia debida a la edad utilizando funciones matemáticas (Figura 3) y el efecto de dependencia del crecimiento de un año respecto a los años anteriores ajustando modelos

autorregresivos. A veces, puede suceder que haya segmentos que presenten crecimientos anómalos o que tengan una correlación no significativa con la serie de referencia; en estos casos, dichos segmentos se tratan por separado (BLASING *et al.*, 1983) y si la correlación no alcanza el nivel de significación ($p < 0.05$) son eliminados.

1.5. Estimación de la edad de los árboles

Para la mayoría de especies de árboles que crecen en climas con una estacionalidad marcada, la edad de un árbol se puede saber de una manera bastante aproximada contando los anillos anuales de crecimiento en el cuello de la raíz. No obstante, la edad real puede diferir del número de anillos contados debido a diferentes fuentes de error:

- a) por un lado, los anillos se han de contar después de que las series hayan sido datadas y sincronizadas, para evitar errores debidos a anillos falsos o ausentes.
- b) si las muestras, *cores*, no incluyen la médula del árbol, la edad tampoco es exacta y hay que hacer

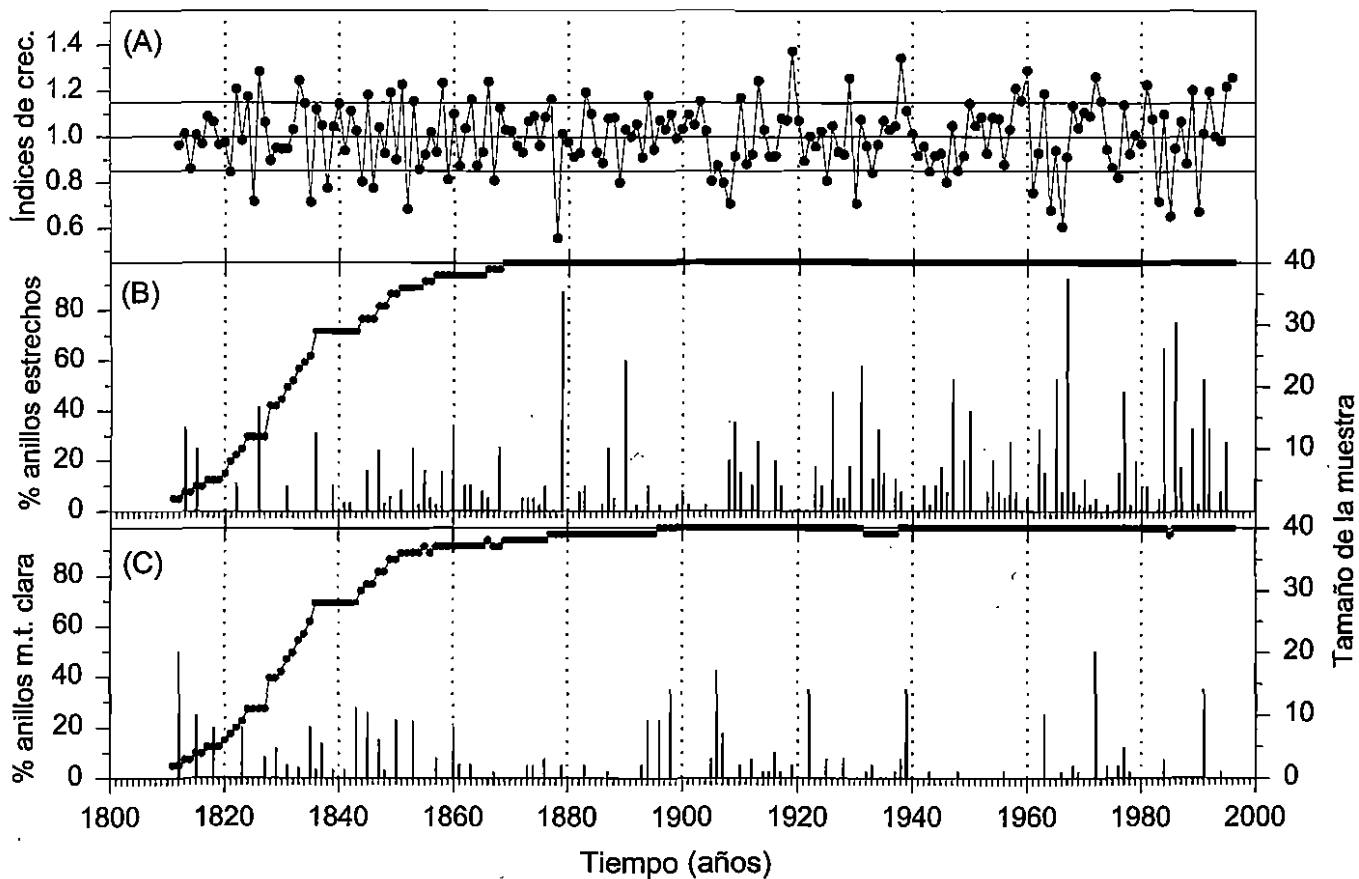
Pinus uncinata, localidad St Maurici (u5)

Fig. 2. (A) Cronología del grosor de los anillos a partir de una muestra de 20 árboles de *Pinus uncinata* en la localidad de Sant Maurici (u5). La cronología se obtiene promediando las series de los árboles después de filtrar la tendencia debida a la edad, por eso la media es constante –ver Fig. 3–. (B) y (C) cronologías de la frecuencia de anillos estrechos y de anillos que tienen la madera tardía clara, respectivamente; la gráfica de puntos superpuesta a las barras de frecuencia es el número de muestras que han intervenido, donde el número máximo de muestras es 40 (20 árboles y dos muestras por árbol). Las tres cronologías se han establecido para la misma especie y localidad, utilizando las mismas muestras.

Mata de València, *Abies alba*

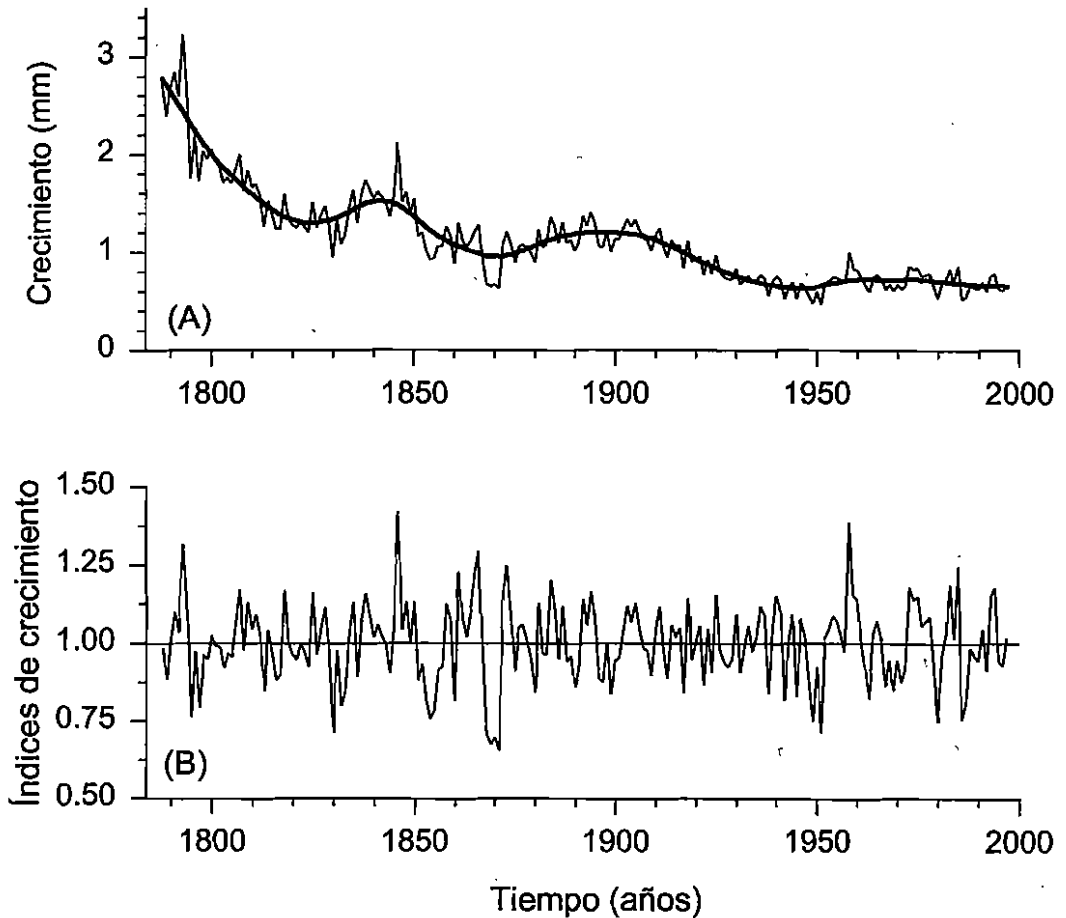


Fig. 3. (A) Estandarización de las series de grosor de los anillos, a través del filtrado de la tendencia debida a la edad y otros cambios en el crecimiento de origen no climático mediante el ajuste de funciones *spline* (línea más gruesa). Con este filtro las series originales son convertidas en series de índices de crecimiento con media constante (B), haciendo las diferentes series comparables entre sí.

correcciones según el sesgo que presentan las muestras respecto a la médula.

c) por último, si las muestras han sido sacadas a una altura superior o inferior del cuello de la raíz se produce una subestimación de la edad real del árbol, que puede ser corregida en base a la tasa de crecimiento vertical del árbol.

En este estudio, los árboles que han intervenido en la elaboración de las distribuciones de edad

son los que hemos muestreado para establecer las cronologías. La edad la hemos estimado a partir de los *cores* sacados alrededor de 1,30 m de la base, por ello se produce una subestimación de la edad de unos 10-25 años o más cuando las condiciones de crecimiento son muy extremas (BOSCH *et al.*, 1992). De todas maneras, no hemos hecho ninguna corrección de las edades. Asumimos que esta subestimación no modifica de forma significativa la distribución de frecuencias de edad,

pues el intervalo de las clases de edad que hemos utilizado es de 20 años. Tenemos que decir, que este ancho de intervalo no lo hemos escogido en función de esta imprecisión, sino que dada la longitud del periodo cubierto, de más de 600 años, la resolución de la distribución de edades ya es suficientemente buena para poder resaltar sus características generales. Lo que realmente puede limitar la información contenida en este tipo de distribuciones es el tamaño de la muestra, es decir, el número de árboles.

De todos los árboles muestreados, hemos descartado aquéllos que tenían el tronco podrido por dentro y por lo tanto el *core* sólo era un trozo pequeño de la parte más externa. Estas muestras, si bien pueden presentar algunos centenares de años y pueden intervenir en las cronologías, están muy lejos de la médula y en estos casos estimar la edad con precisión suficiente no ha sido posible. Con el resto de muestras hemos hecho tres grupos: las que tenían médula, las que pasaban cerca, y las que pasaban lejos de la médula. La edad de los árboles del primer grupo de muestras es exacta a 1,30 m de la base. Para estimar la edad de los árboles de las muestras del segundo y del tercer grupo hemos añadido hasta un máximo de 10 y 30 años, respectivamente, al número de anillos contados. Los criterios para añadir este número de anillos han sido la distancia a la médula y la comparación con el resto de *cores* del mismo árbol y con los árboles de la misma localidad.

1.6. Establecimiento de las cronologías

Las cronologías se obtienen promediando las series sincronizadas de todos los árboles muestreados en cada sitio. No obstante, antes de hacer el promedio las series han de ser comparables en el crecimiento de cada año, lo que se consigue a través de la estandarización. En términos matemáticos significa que las series han de ser estacionarias, con media constante, pues como es bien sabido los anillos son más anchos cuando los árboles son jóvenes y por lo tanto la media del grosor de los anillos es más alta que cuando son viejos.

Para estandarizar las series hemos utilizado una función *spline* (COOK & PETERS, 1981; COOK & KAIRIUKSTIS, 1990). El grado de suavizado de la

función *spline* lo hemos fijado en un 50% de la frecuencia de respuesta de 32 años, de esta manera se resalta la variación de alta frecuencia. Esta transformación de las series de crecimiento filtra las fluctuaciones de baja frecuencia debidas a la edad y a la competencia con los árboles vecinos; sin embargo, de esta manera también se pueden eliminar fluctuaciones en el crecimiento debidas al clima ya que es difícil discriminar la causa de dichas fluctuaciones. El cociente entre los valores predichos por la función y los reales es una nueva serie llamada de índices de crecimiento, con media constante (Figs. 3A y 3B).

Las series de índices de crecimiento todavía conservan el efecto que puede tener el crecimiento de un año (o más) con respecto al crecimiento del año siguiente, es decir, no son observaciones independientes, condición necesaria para muchos análisis estadísticos (MONSERUD, 1986). Por esta razón, las series de índices han sido filtradas de nuevo con modelos autorregresivos de orden 1 ó 2, dependiendo del caso. Este tratamiento estadístico proporciona las series residuales de índices de crecimiento que son promediadas para establecer la cronología de cada lugar. El promedio lo hemos hecho utilizando una media robusta para ponderar el efecto de los valores extremos (*outliers*) (–biweight robust mean–COOK, 1985). El programa utilizado en el proceso de establecimiento de las cronologías residuales de índices de crecimiento ha sido el programa CRONOL (HOLMES, 1992).

1.7. Análisis y comparación estadística de las cronologías

La comparación entre las cronologías la hemos realizado utilizando diversos métodos que responden a las diferentes cuestiones planteadas.

Hemos hecho una primera comparación utilizando el coeficiente de correlación de Pearson, r , entre las diferentes cronologías para el periodo de tiempo que tienen en común. Asimismo, para poner de manifiesto la posible relación entre ciertos factores externos abióticos –tales como la altitud– y el crecimiento, hemos calculado el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman, r_s , entre los estadísticos descriptivos de cada cronología y los factores abióticos.

Una segunda comparación consistió en una ordenación de las cronologías en un espacio de dimensión reducida mediante un análisis de componentes principales (ACP) sobre la matriz de correlaciones entre cronologías (ter BRAAK, 1988, 1994). Este análisis permite visualizar de forma gráfica y sintética la similitud o diferencia entre todas las cronologías, y poner de manifiesto los ejes principales de variabilidad llamados componentes principales; es decir, los ejes que representan mejor las similitudes y diferencias entre las cronologías. Así, cuanto más parecida o paralela sea la variación año a año entre dos cronologías, más próximas quedarán representadas en el espacio definido por dichos ejes y el ángulo formado por el vector que une el origen de coordenadas con su posición será más pequeño. Los ejes expresan un determinado porcentaje de la varianza total entre cronologías, que es mayor en el primer eje y va disminuyendo sucesivamente en el segundo, tercero, etc.

En esta representación en el espacio de componentes principales, la coordenada de cada cronología respecto a un eje representa su correlación con dicho eje. Así, la posición relativa de las diferentes cronologías respecto a los ejes permite interpretar el significado de los mismos, en la medida que las cronologías que más se correlacionan tengan condiciones más parecidas (especie, altitud, orientación, zona geográfica, microclima, etc.).

El análisis de componentes principales lo hicimos primero utilizando el periodo común 1850-1994, para el cual tenemos la máxima representación de series para todas las cronologías. Por otra parte, para comprobar si la similitud, o posición relativa de las cronologías, se mantenía estable o no a lo largo del tiempo, repetimos el análisis para los subperiodos 1850-1899, 1900-1949, y 1950-1994. La división en estos subperiodos ha sido hecha en base a un examen previo de la variabilidad temporal de las cronologías.

Para los últimos 300 años y considerando subperiodos de 50 años, hemos calculado el coeficiente de correlación de Pearson entre las cronologías de *P. uncinata* establecidas a altitudes superiores a los 2.050 m s.n.m., 7 en total. Para poner de manifiesto si existen diferencias significativas en la correlación media que presentan las cronologías

as a lo largo del tiempo hemos aplicado el test no paramétrico *U* de Mann-Whitney.

Finalmente, hemos comparado las cronologías de años característicos establecidas para *P. uncinata* y *A. alba*. Los años característicos considerados han sido los que presentan valores extremos del índice de crecimiento. Nosotros hemos considerado los que tienen valores superiores e inferiores a 1.5 veces la desviación estándar ($\pm 1.5SD$). Así, un año característico es aquel que presenta un cierto número de anillos característicos contabilizando su frecuencia sobre el número total de cronologías. Para poner de manifiesto posibles diferencias relacionadas con la altitud, las cronologías de *P. uncinata* las hemos separado en dos grupos: las que sobrepasan los 2.050 m s.n.m. y las establecidas a altitudes inferiores.

La comparación la hemos hecho mediante un histograma de las frecuencias computando la presencia de los años característicos en cada una de las cronologías de índices de crecimiento. Los años característicos proporcionan una información diferente a la de las series dendrocronológicas de índices ya que reflejan condiciones climáticas extremas, cuyo alcance espacial (intensidad) se manifiesta en el número de cronologías que los presentan. De esta manera, se resalta para cada especie la existencia o no de periodos de mayor o menor estrés climático.

2. RESULTADOS

2.1. Distribución de edades

La distribución de frecuencias de la edad de los árboles ha sido elaborada a partir de 114 individuos de *P. uncinata* y 34 de *A. alba* (Fig. 4), los cuales representan un 67% y un 64% del número total de árboles muestreados para cada especie, respectivamente. Para ambas especies, el grupo de árboles más numeroso es el representado por las muestras que pasan cerca de la médula. En la Figura 4 se observa también que para los tres grupos de muestras la distribución de edades refleja que los árboles más muestreados y posiblemente los más abundantes son relativamente los más jóvenes.

Las características más importantes de estas distribuciones son la forma, el rango y la clase de edad más abundante. Algunas de las diferencias

Edad de los árboles

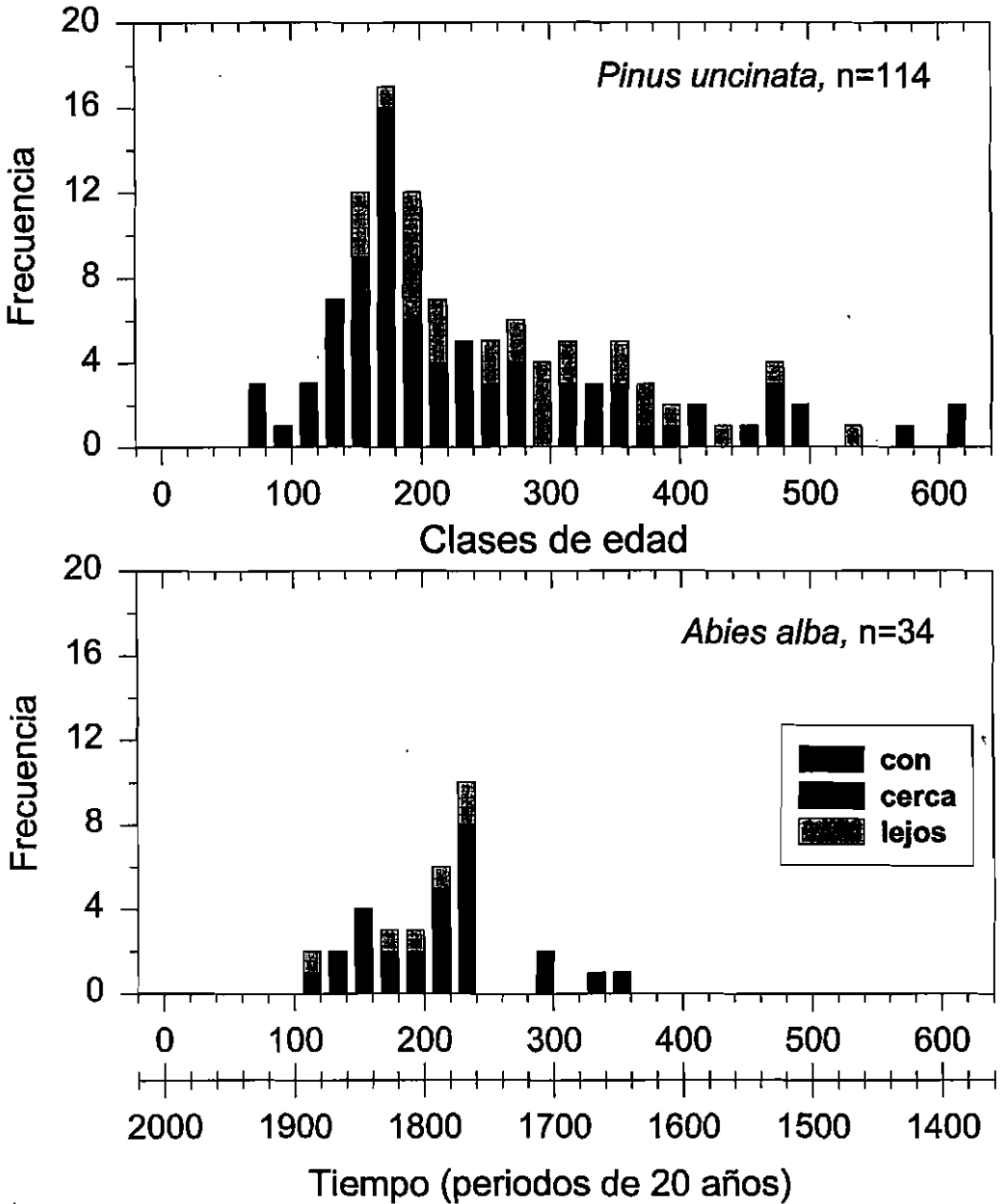


Fig. 4. Distribución de la frecuencia de edades de los árboles muestreados. Las barras negras representan los árboles cuya muestra incluía la médula, y así la edad es exacta alrededor de 1,30 m de la base. Las barras de color gris oscuro representan los árboles cuya muestra se acercaba a la médula, y a los cuales añadimos un máximo de 10 años para estimar su edad. Las barras de color gris claro corresponden a muestras cogidas lejos de la médula, y a las cuales añadimos un máximo de 30 años.

que se observan en estas características comparando las distribuciones de las dos especies son en parte debidas al diferente esfuerzo de muestreo realizado para una y otra especie el cual ha sido menor para el abeto.

Para *P. uncinata*, el rango de edades de los árboles muestreados comprende desde árboles que tienen 80 años hasta 610, siendo la clase más numerosa la de 180-200 años. La forma de la distribución para esta especie es muy asimétrica, presentando una caída progresiva del número de árboles desde la clase de 180-200 años hasta al final. Para el abeto, el rango de edades de los árboles muestreados oscila entre los 110 y los 360 años, un rango más pequeño que *P. uncinata*, siendo su distribución algo más regular y la clase de edad más numerosa la de 220-240 años.

Otra característica importante de estas distribuciones es la irregularidad con la que están representadas algunas clases edad las cuales presentan una frecuencia muy baja en relación con las vecinas, por ejemplo las clases de 80-100, 220-260, 420-460 años en la distribución de edades de *P.*

uncinata y las clases 240-280 en la de *A. alba*. La menor representación de individuos en estas clases puede deberse a episodios climáticos adversos para la regeneración y/o a ciertas actividades humanas del uso de los bosques en el pasado.

2.2. Cronologías: Generalidades

El número total de cronologías establecidas es de 15, de las cuales 10 son de pino negro, cuatro de abeto y una de pino albar. En la Tabla I damos las características de los lugares de muestreo y en la Tabla II las características de las cronologías y de los árboles que han intervenido.

La correlación de Pearson de cada serie respecto a la cronología maestra de referencia en cada localidad es alta y estadísticamente significativa (*r* en la Tabla II). El número de árboles y *cores* que han intervenido en el establecimiento de las diferentes cronologías se considera suficiente excepto para la cronología de *P. uncinata* establecida en Serrader (u9), donde no muestreamos más árboles porque eran muy jóvenes. En esta misma

TABLA II
CARACTERÍSTICAS DE LAS CRONOLOGÍAS Y DE LOS ARBOLES QUE HAN INTERVENIDO

Localidad	ZONA		ARBOLES			CRONOLOGÍAS				
	Código y Especie	H±SD (m)	DAP ± SD (cm)	RW (mm)	Nº árboles	Nº cores	Periodo (años)	r	MSx	R ₁
Serrader	s1 <i>Ps</i>	11.41 ± 4.09	74.00 ± 25.00	1.307	16	35	1747-1995	0.617	0.271	0.767
Serrader	u9 <i>Pu</i>	14.33 ± 2.08	67.00 ± 8.00	1.474	3	6	1813-1995	0.674	0.243	0.780
Delluí-Cortiselles	u1 <i>Pu</i>	10.45 ± 3.68	81.24 ± 28.11	0.694	22	41	1509-1995	0.568	0.189	0.779
Amitges	u3 <i>Pu</i>	11.31 ± 4.15	83.85 ± 22.34	1.094	13	25	1663-1995	0.611	0.186	0.775
El Mirador	u6 <i>Pu</i>	10.75 ± 1.91	68.25 ± 27.17	0.531	9	15	1390-1995	0.601	0.197	0.755
Sant Maurici	u5 <i>Pu</i>	13.75 ± 1.74	38.24 ± 5.71	0.942	20	40	1811-1996	0.700	0.221	0.888
Estany Negre	u2 <i>Pu</i>	8.9 ± 2.32	66.01 ± 13.67	1.128	10	17	1651-1996	0.537	0.183	0.767
Emb. Lladres	u7 <i>Pu</i>	9.68 ± 2.99	53.26 ± 8.96	0.616	11	20	1447-1996	0.529	0.189	0.833
Tessó de Son	u4 <i>Pu</i>	12.04 ± 2.14	63.20 ± 18.85	1.205	24	34	1729-1995	0.537	0.178	0.850
Conangles	u10 <i>Pu</i>	6.71 ± 3.47	59.50 ± 13.72	0.948	21	34	1538-1994	0.510	0.193	0.811
Mara V1 (Cima)	u8 <i>Pu</i>	13.06 ± 3.13	43.22 ± 3.63	0.966	9	18	1668-1997	0.548	0.217	0.852
Mara V1 (Cima)	a2 <i>Aa</i>	21.00 ± 2.92	57.78 ± 7.74	1.718	9	18	1761-1997	0.589	0.158	0.869
Mara V2 (Medio)	a3 <i>Aa</i>	21.30 ± 2.54	59.10 ± 7.59	1.191	10	20	1775-1997	0.557	0.152	0.906
Mulleres	a1 <i>Aa</i>	18.23 ± 3.88	76.00 ± 0.24	1.385	15	27	1677-1994	0.590	0.177	0.853
Conangles	a4 <i>Aa</i>	18.57 ± 3.69	98.00 ± 0.21	1.216	12	21	1654-1996	0.567	0.160	0.880

H, altura media de los árboles. DAP, diámetro medio a la altura del pecho, a 1.30 m de la base. SD es la desviación estándar. RW, grosor promedio de los anillos. MSx, variabilidad interanual o sensibilidad media de las cronologías. R₁, autocorrelación de primer orden. Todos estos parámetros se refieren a las series brutas del grosor de los anillos, antes de estandarizar las series. El valor de *r* es el promedio de las correlaciones entre cada serie estandarizada y sin autocorrelación con la cronología maestra. Los códigos y las abreviaciones de las especies son igual que en la de la Figura I y la Tabla I.

localidad, y a una altitud más baja, los árboles muestreados de pino albar (s1) son más viejos (Tabla II).

Los árboles muestreados no son en general muy grandes a pesar de ser viejos. Es bien conocido que los árboles no son necesariamente más viejos por el hecho de tener diámetros grandes. De las tres especies, los individuos de abeto son los que presentan unas dimensiones mayores en diámetro y altura, y un crecimiento anual mayor seguidos por los de pino albar (Tabla II). Para cada especie, los árboles más viejos los encontramos en los lugares de pendiente pronunciada, siendo también la altura y la tasa de crecimiento radial menores (Tablas I y II). Los árboles situados a mayor altitud también muestran significativamente menor altura en promedio ($r_s = -0.740$, $p = 0.0018$, $n = 15$) y menor anchura media de los anillos ($r_s = -0.457$, $p = 0.09$, $n = 15$).

Las cronologías de *P. uncinata* cubren periodos bastante largos y se puede considerar que desde el siglo XVI hasta la actualidad la representación es buena. Las cronologías de *A. alba* son más cortas, y sólo representan bien los dos últimos siglos. La cronología de *P. sylvestris* se extiende hasta mediados del siglo XVIII (Tabla II, Figuras 5, 6 y 7).

Las Figuras 5, 6 y 7 muestran las 15 cronologías residuales de índices de crecimiento. Muchas presentan una mayor variación en su tramo inicial, cosa que se puede atribuir en parte a la menor edad de los árboles y por lo tanto al menor número de muestras que intervienen (ver también Figura 4).

El grado de variación interanual o sensibilidad media de las cronologías es en general bajo, oscilando entre 0.15 y 0.27 (MSx en la Tabla II). *A. alba* presenta valores más bajos que *P. uncinata*, y la cronología de *P. sylvestris* es la que presenta los valores de sensibilidad media más altos. Para *P. uncinata* la variación interanual decrece al aumentar la altitud ($r_s = -0.8875$, $p = 0.001$, $n = 10$).

La autocorrelación, R_1 (Tabla II), proporciona una medida de la variabilidad en las bajas frecuencias o de periodos largos. Los valores de este parámetro son más altos para las series de *A. alba*, que crece a menor altitud, pero formando

parte de los bosques de esta especie, y por tanto los individuos están sometidos a los cambios que se producen en las condiciones de crecimiento por la competencia y la liberación de recursos cuando mueren los vecinos. Las cronologías de esta especie son las que presentan una menor variabilidad interanual ya que son las que tienen los valores más bajos de sensibilidad media y los más altos de autocorrelación.

2.3. Análisis de correlación

Todas las cronologías están positiva y significativamente correlacionadas entre ellas (Tabla III). La correlación más baja, $r = 0.18$, se da entre las cronologías de pino albar (s1) y la de abeto establecida en el valle de Mulleres (a1); la correlación más alta, $r = 0.72$, se da entre las cronologías u1 y u3 de *P. uncinata*, establecidas en Delluï-Cortiselles y Amitges, respectivamente. En general, las correlaciones más altas se dan entre las cronologías de la misma especie, y dentro de éstas las que crecen en condiciones más parecidas; así, las cronologías de *P. uncinata* establecidas a más altitud tienen correlaciones muy altas entre ellas (Tablas I y III). Por otra parte, las correlaciones también son altas entre cronologías de diferentes especies para localidades con condiciones parecidas; por ejemplo, las cronologías establecidas en las localidades de bosque más cerrado se parecen mucho más entre ellas; este es el caso de las cronologías s1, u5, u8 y u9. No obstante, es importante destacar que la correlación entre cronologías disminuye significativamente y de forma no lineal al aumentar la distancia que las separa (Fig. 8). Las funciones que mejor describen este comportamiento son: la exponencial para *P. uncinata* ($R^2 = 16.3\%$, $p = 0.002$, $n = 54$), la potencial para *A. alba* ($R^2 = 10.8\%$, $p = 0.054$, $n = 35$) y la logarítmica para *P. sylvestris* ($R^2 = 33.1\%$, $p = 0.04$, $n = 13$).

2.4. Análisis de componentes principales (ACP)

De los resultados de este análisis presentamos aquí sólo los correspondientes a los dos primeros ejes o componentes, los cuales representan la mayor parte de la varianza entre cronologías. La Figura 9 muestra la posición de las 15 cronologías respecto de los dos primeros componentes

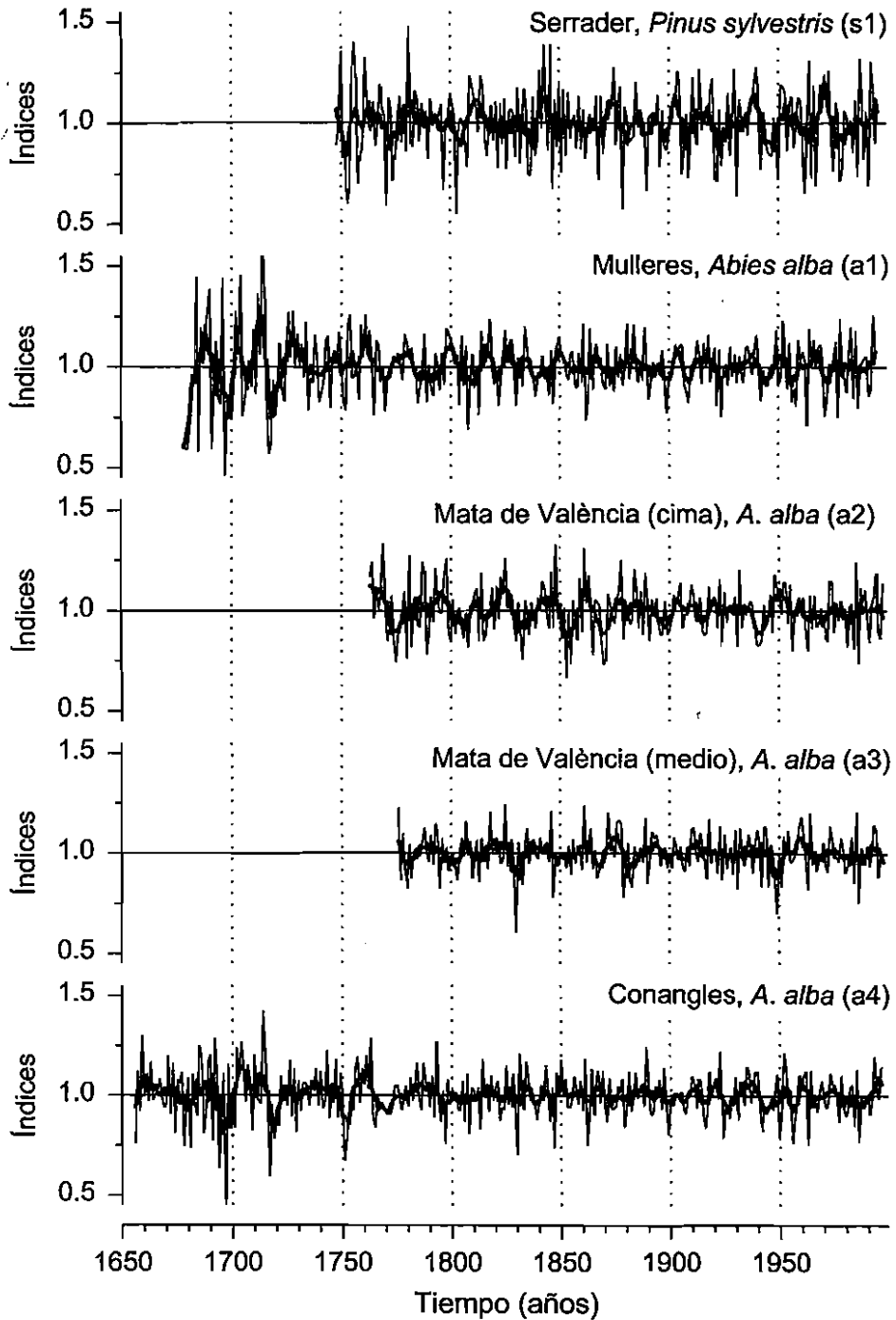


Fig. 5. Cronologías residuales de los índices de crecimiento establecidas para *Pinus sylvestris* (s1) y *Abies alba* (a1-a4). Los códigos entre paréntesis se corresponden con los de la Figura 1.

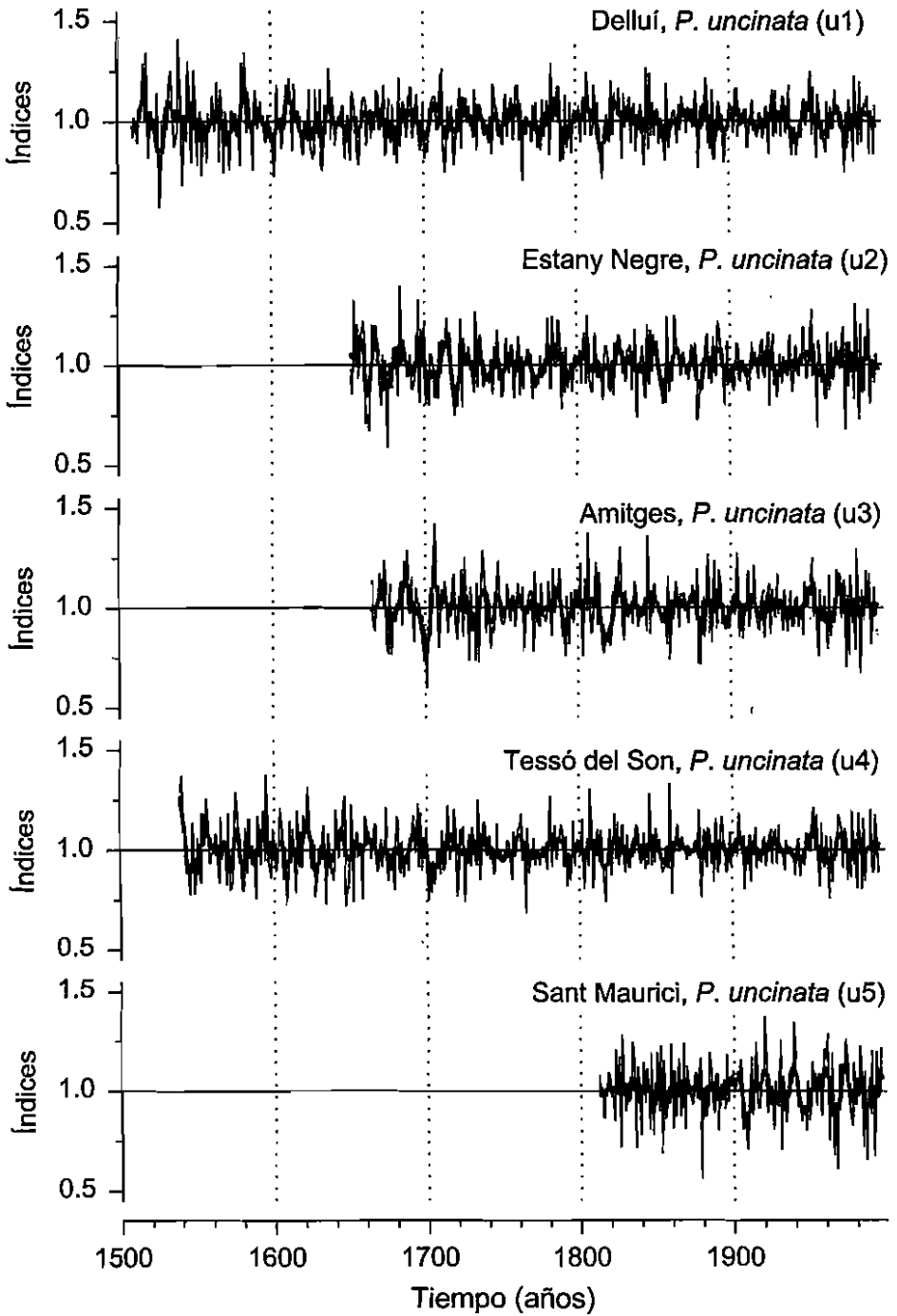


Fig. 6. Cronologías residuales de los índices de crecimiento establecidas para *Pinus uncinata* en las localidades (u1) a (u5). Los códigos entre paréntesis se corresponden con los de la Figura 1.

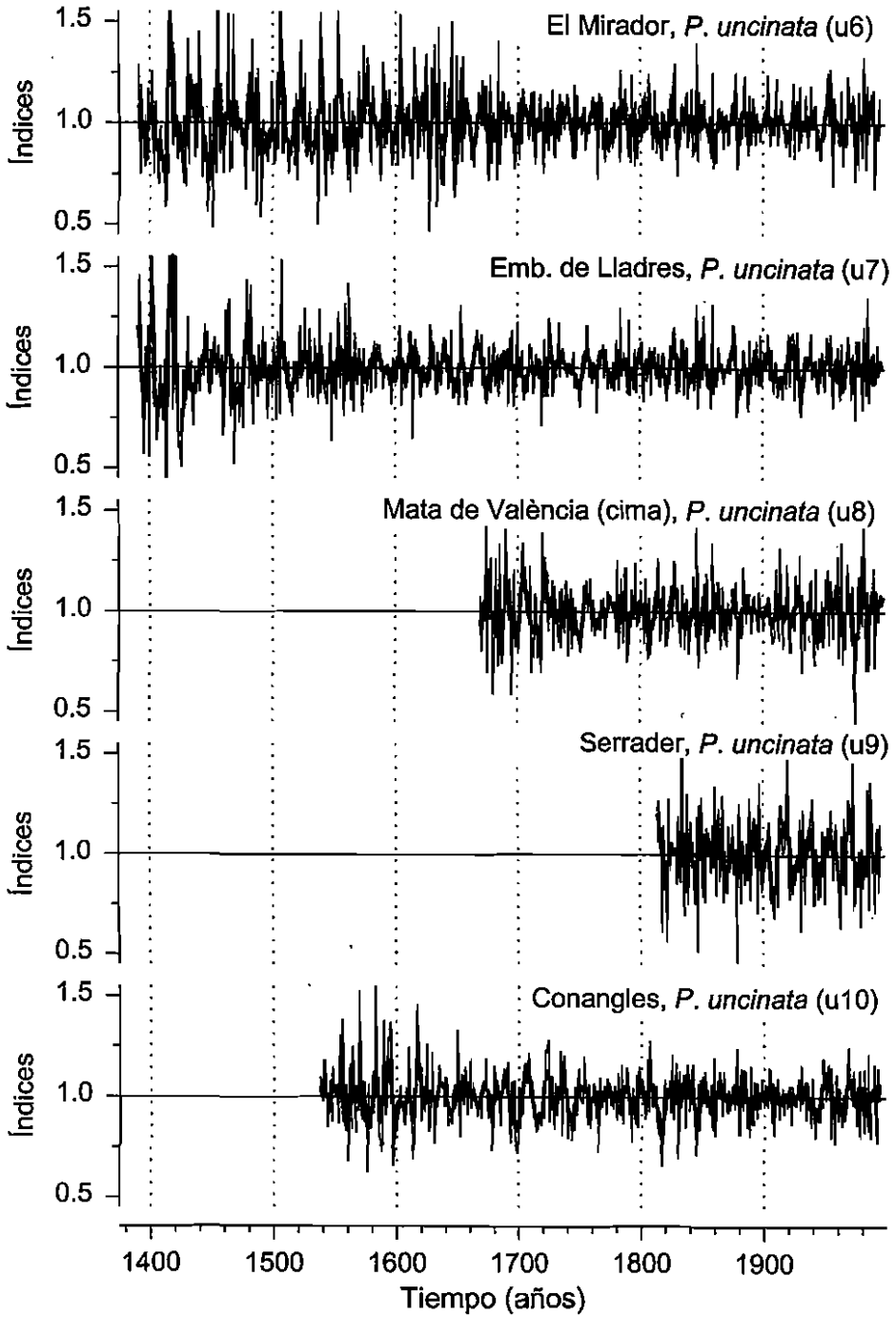


Fig. 7. Cronologías residuales de los índices de crecimiento establecidas para *Pinus uncinata* en las localidades (u6) a (u10). Los códigos entre paréntesis se corresponden con los de la Figura 1.

TABLA III

VALORES DE LOS COEFICIENTES DE CORRELACIÓN DE PEARSON, r , ENTRE TODAS LAS CRONOLOGÍAS RESIDUALES DE INDICES DE CRECIMIENTO. TODAS LAS COMPARACIONES SON ALTAMENTE SIGNIFICATIVAS ($p \leq 0.001$), EXCEPTO ENTRE $s1$ - $a1$ ($p < 0.004$)

	s1	a1	a2	a3	a4	u1	u2	u3	u4	u5	u6	u7	u8	u9	u10
s1		0.18	0.35	0.39	0.41	0.33	0.37	0.35	0.26	0.67	0.38	0.39	0.54	0.71	0.31
a1			0.42	0.44	0.63	0.23	0.29	0.26	0.27	0.38	0.29	0.31	0.23	0.45	0.30
a2				0.51	0.46	0.34	0.37	0.40	0.42	0.41	0.35	0.40	0.43	0.42	0.43
a3					0.59	0.27	0.33	0.34	0.36	0.47	0.42	0.41	0.42	0.36	0.38
a4						0.21	0.24	0.25	0.29	0.49	0.28	0.31	0.29	0.52	0.31
u1							0.62	0.72	0.57	0.46	0.55	0.53	0.29	0.41	0.55
u2								0.60	0.57	0.54	0.59	0.62	0.28	0.42	0.47
u3									0.67	0.53	0.70	0.52	0.35	0.40	0.66
u4										0.49	0.58	0.53	0.31	0.38	0.51
u5											0.59	0.54	0.71	0.61	0.54
u6												0.35	0.34	0.43	0.44
u7													0.32	0.44	0.41
u8														0.55	0.34
u9															0.44
u10															

Las abreviaciones de las cronologías son como las de la Tabla I.

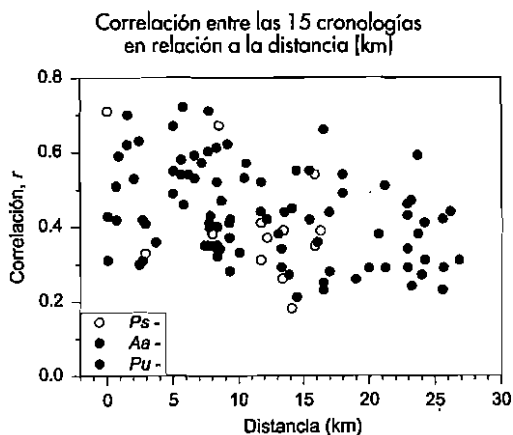


Fig. 8. Valores del coeficiente de correlación de Pearson, r , entre cada una de las 15 cronologías con el resto en función de la distancia. Para cada una de las especies la correlación disminuye de forma no lineal y significativa al aumentar las distancia que las separa.

principales, para cada uno de los periodos analizados. Tanto para el periodo completo (1850-1994) como para los tres subperiodos, todas las cronologías están positivamente correlacionadas con el primer eje, de forma que este eje que recoge entre el 45 y el 63% de la varianza total,

representa la variación interanual en común a todas las cronologías. Este resultado es lógico ya que todas las cronologías tienen correlaciones positivas entre ellas. También para todos los periodos de tiempo analizados, el segundo eje, que recoge entre el 12 y 17% de la varianza original, representa la variación que no es común a todas las cronologías, sino que en unas es inversa a otras: algunas cronologías muestran una correlación positiva con este eje, mientras que otras muestran una correlación negativa.

Para el periodo completo analizado (1850-1994), el primer eje explica el 55% de la varianza y representa, como hemos dicho, la variación en común a todas las cronologías la cual se puede atribuir a la señal macroclimática regional. El segundo eje explica el 13% de la varianza y las cronologías quedan ordenadas según la especie y la altitud. Así, las de *A. alba* y la de *P. sylvestris* quedan situadas en la parte superior y hacia la izquierda, mientras que en la parte inferior hacia la derecha se ordenan las de *P. uncinata* de mayor altitud. Las de *P. uncinata* de altitud inferior quedan en una posición intermedia. Son, pues, las cronologías de *P. uncinata* de mayor altitud las más correlacionadas con el primer eje, mientras que las de *A. alba* son las que tienen una correla-

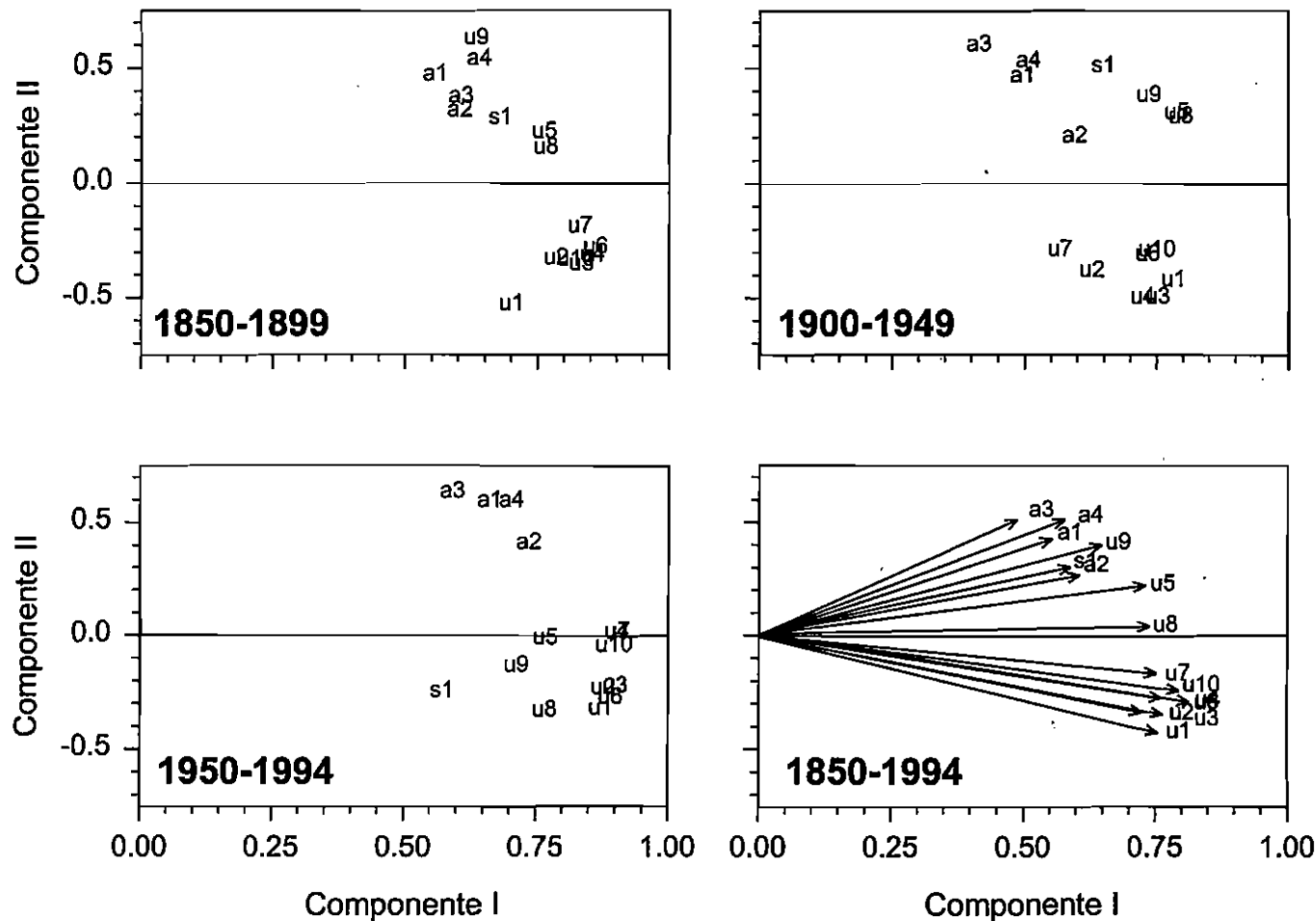


Fig. 9. Ordenación de las 15 cronologías residuales de índices de crecimiento (10 de *Pinus uncinata*, u1-u10; 4 de *Abies alba*, a1-a4; y 1 de *Pinus sylvestris*, s1) mediante el análisis de componentes principales (ACP). En cada Figura se muestran los resultados de la ordenación para periodos sucesivos de 50 años (1850-1899, 1900-1949, y 1950-1994) y para el periodo común a todas las cronologías (1850-1994). Las cronologías que más se parecen entre sí tienen ángulos pequeños entre los vectores que unen el origen (0,0) y su posición en el espacio de coordenadas determinado por los dos ejes principales. Por claridad sólo hemos representado los vectores en uno de los gráficos.

ción menor. Esta baja correlación con el primer eje de las cronologías de *P. sylvestris*, de *A. alba* y las de *P. uncinata* de menor altitud, más su separación a lo largo del segundo eje indican que, durante un cierto número de años, el crecimiento de los árboles de todas las especies de baja altitud se comporta de manera diferente respecto a los árboles de altitudes superiores. Por otra parte, este resultado, discriminando las especies, pone de manifiesto que la respuesta al clima es específica y diferente en cada especie y localidad, hecho que ha sido demostrado con frecuencia por la dendrocronología.

En el análisis de los tres periodos parciales se observa el mismo patrón general que para el periodo completo. No obstante, es destacable la fluctuación que experimenta con el tiempo el porcen-

taje de varianza explicada por el primer eje: es del 54% en el periodo 1850-1899, baja al 45% entre 1900 y 1949, y después sube al 63% para el último periodo, 1950-1994. Se observa también que las cronologías muestran una dispersión mayor durante el periodo 1900-1949 (Fig. 9).

Otra manera de visualizar que la sincronía entre cronologías no se ha mantenido estable a lo largo del tiempo nos la proporcionan los resultados de correlación entre las cronologías de *P. uncinata* (Figura 10). Puede apreciarse que, desde 1700 hasta 1996 y tomando periodos de 50 años, la correlación ha ido en aumento. Esta tendencia sólo se rompe durante el periodo 1900-1949 en el que la correlación desciende bastante y la dispersión de los valores de correlación entre cronologías es la más alta.

Correlaciones medias entre las 7 cronologías de *Pinus uncinata* de altitudes superiores a los 2.050 m s.n.m.

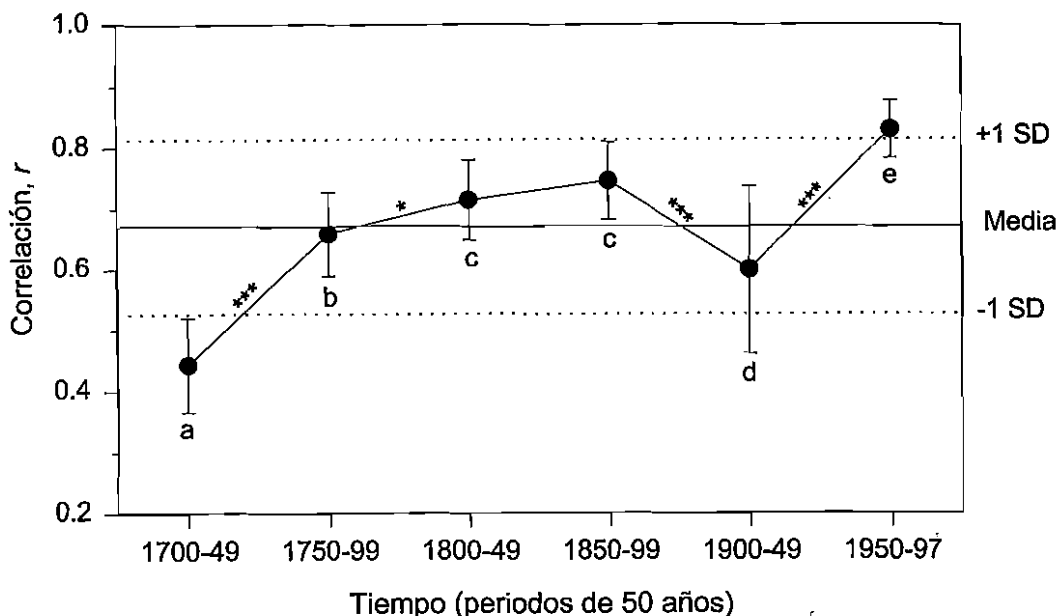


Fig. 10. Correlaciones medias y desviación estándar entre las cronologías de *Pinus uncinata* establecidas a altitudes superiores a los 2.050 m snm tomando periodos de 50 años. La línea horizontal de trazo continuo representa la media para todo el periodo, 1700-1996, y las líneas de puntos la desviación estándar ($\pm 1SD$). Los asteriscos representan diferencias significativas de las correlaciones entre periodos consecutivos según el test no paramétrico U de Mann-Whitney (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$) y las letras diferentes indican valores medios de correlación distintos entre periodos de 50 años.

2.5. Años característicos

El análisis de los años característicos (Figura 11) también aporta una información útil para interpretar los resultados anteriores. En primer lugar, se observa que su frecuencia no ha sido estable a lo largo del tiempo, ni tampoco la proporción de cronologías que muestran estos años extremos. Así, entre 1900 y 1949 la frecuencia de años característicos de crecimiento alto o bajo es menor que durante cualquier otro periodo. En cambio, la frecuencia de años característicos se incrementa en el último periodo, 1950-1994, hecho que indicaría que durante estas décadas se ha producido una mayor frecuencia de determinadas condiciones climáticas extremas; además, durante estos últimos 50 años, los años de crecimiento alto y bajo alternan de manera mucho más rápida.

Las cronologías de *P. uncinata*, en particular las siete establecidas en las localidades de mayor altitud (Tabla I), son las que presentan de manera más sincrónica y acusada la variabilidad descrita (ver también Fig. 13). No obstante, las cronologías de *A. alba* y las de *P. uncinata* de menor altitud también presentan este patrón pero de una manera menos marcada. En el caso concreto de *A. alba*, la frecuencia de años característicos tiene una repartición más regular a lo largo del tiempo. También se observa que en las cronologías de *A. alba* y en las de *P. uncinata* de mayor altitud la frecuencia de años con valores extremos es muy elevada durante la primera mitad de los siglos XVIII y XIX. No obstante, para *P. uncinata* la frecuencia de cronologías que los presentan es más baja que en las últimas décadas de este siglo. En el caso de *A. alba* hay que considerar que el menor número de cronologías que intervienen y el menor número de árboles por cronología en los primeros segmentos de las series, pueden producir un aumento de la variabilidad y por lo tanto hacer aumentar de manera espúrea la frecuencia de anillos característicos en las primeras décadas del s. XVIII.

Los años 1781, 1846, 1985, y los años 1879 y 1963 destacan por ser años de crecimiento alto y bajo, respectivamente, en todas las cronologías; mientras que en las cronologías de *P. uncinata* de mayor altitud destacan los años de crecimiento bajo 1701, 1792, 1816, 1817, 1880, 1957 y

1981, años que no se presentan en las otras cronologías.

En la Figura 12 hemos representado la frecuencia de años característicos para las siete cronologías de *P. uncinata* de mayor altitud. En ella se observa con claridad que durante el periodo 1900-1949 apenas se producen años de crecimiento extremo, mientras que para los últimos 50 años su frecuencia aumenta muchísimo.

2.6. Crecimiento y regeneración

La regeneración —número de árboles que se han establecido con éxito cada año— en el límite del bosque del Tessó de Son durante las últimas décadas está representada en la Figura 13. Fijándonos sólo en las últimas cuatro décadas, periodo para el cual la estimación de la edad de los árboles es más fiable, podemos constatar que el proceso de regeneración no ha sido continuo; hay años y grupos de años en los que la regeneración es muy baja en comparación con los años adyacentes. A grandes rasgos, podemos distinguir tres cohortes: de 1950 a 1970, de 1970 a 1982, y de 1982 a 1991, aproximadamente; por otra parte, desde 1992 a 1996 no hemos registrado ningún individuo nuevo. Además el proceso de regeneración presenta una tendencia negativa no lineal desde 1957 hasta la actualidad; la función que mejor recoge esta tendencia es un polinomio de grado 4 ($R^2=31.26\%$; $p=0.006$) (línea continua Fig. 13A). El ajuste de esta función sólo tiene interés para resaltar dicha tendencia.

La comparación de la regeneración con los índices de crecimiento de las siete cronologías de *P. uncinata* de altitud superior a los 2.050 m s.n.m. (Figs. 13 A, B y C) nos indica que cuando el crecimiento es bajo la regeneración es alta y que durante los años característicos de mayor crecimiento, por ejemplo 1982 y 85, la regeneración es nula. De hecho, la correlación entre crecimiento y regeneración es negativa y significativa ($r=-0.290$, $p<0.05$, $n=49$, periodo 1947-1996) utilizando la media de las siete cronologías; la correlación es también significativa al ($p<0.05$) entre cuatro de las cronologías -u1, u4, u5 y u7- y la regeneración, y es más baja ($p<0.1$) para las cronologías de Estany Negre (u2), Amitges (u3) y el Mirador (u6).

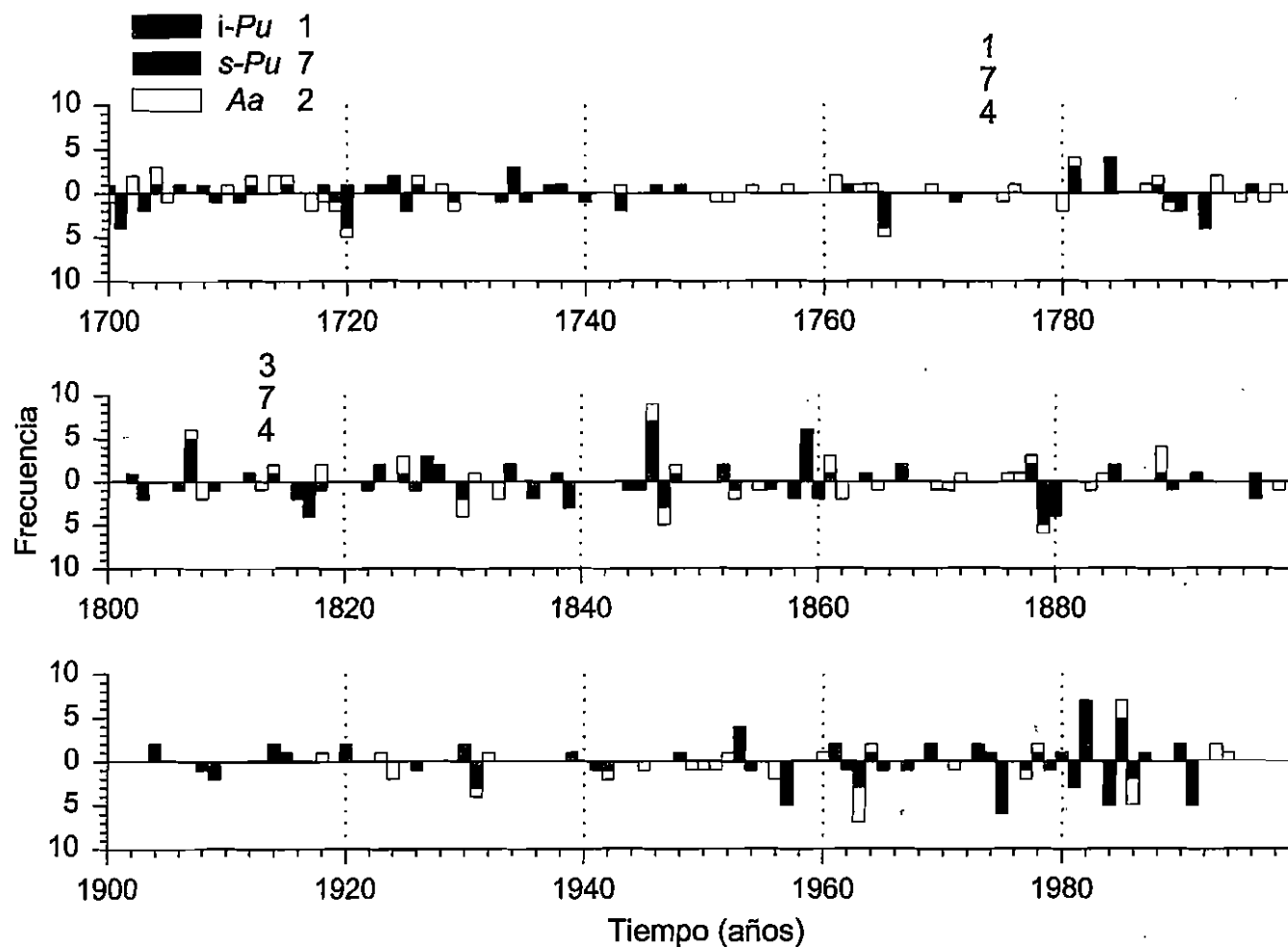


Fig. 11. Frecuencia de los años característicos: anillos más estrechos de $-1.5SD$ y más anchos de $+1.5SD$. Hemos considerado las 4 cronologías de *Abies alba*, *Aa*, barras blancas, y las 10 cronologías de *Pinus uncinata* separadas éstas según la altitud: 7 han sido establecidas en localidades cuya altitud es superior a los 2.050 m s.n.m., *s-Pu*, y 3 de altitud más baja, *i-Pu*. Los números sobre los histogramas indican el número de cronologías que han intervenido en el cómputo de los años característicos.

Frecuencia de años característicos en las 7 cronologías de *Pinus uncinata* de más altitud

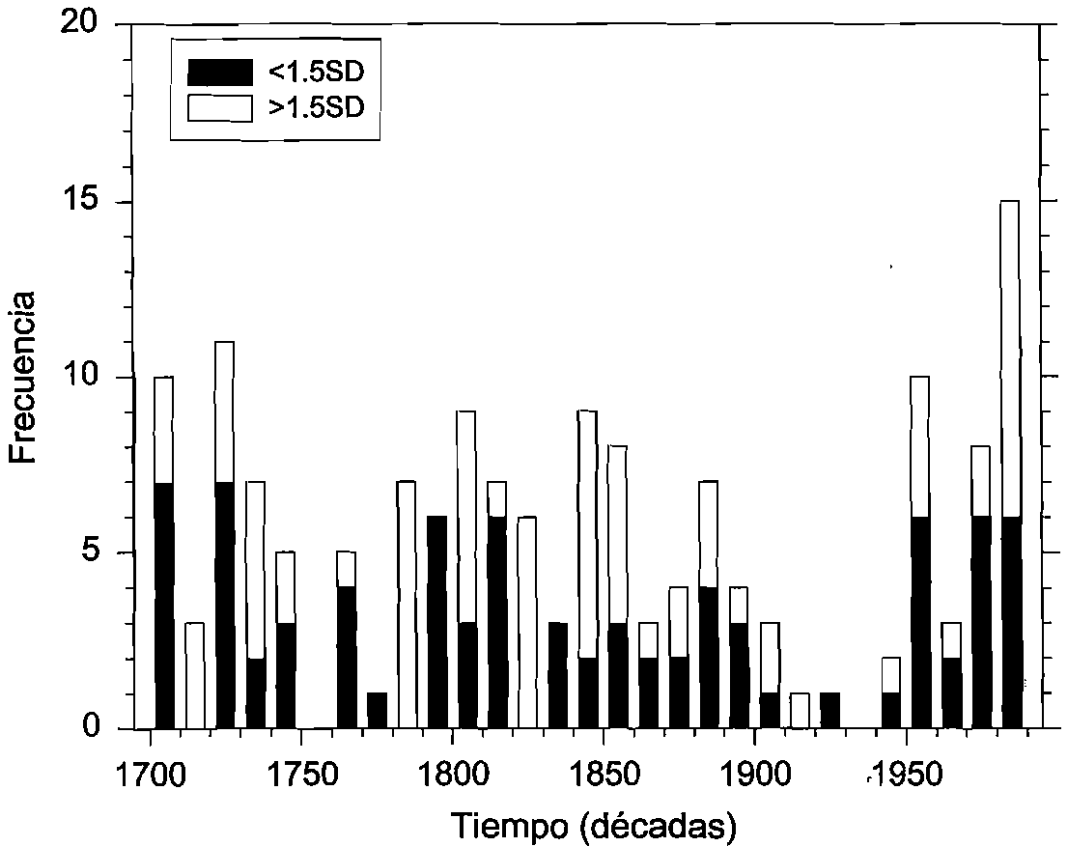


Fig. 12. Distribución de las frecuencias por décadas de los años característicos que presentan las siete cronologías de *Pinus uncinata* establecidas a altitudes superiores a los 2.050 m snm. Los años característicos considerados son los que presentan crecimientos muy grandes (+1.5SD) o muy pequeños (-1.5SD), la frecuencia está computada sobre las 7 cronologías.

Según estos resultados, parece ser que los años de clima favorable para el crecimiento no lo son tanto para la regeneración. Para explorar la relación del crecimiento y la regeneración con las características del clima hemos calculado el coeficiente de correlación de Pearson, r . Los datos climáticos utilizados han sido los de la estación de Capdella (1954-1992 para la temperatura y 1954-1994 para la precipitación) aunque está situada a una altitud mucho menor, 1.270 m s.n.m.

La relación del crecimiento y la regeneración con la precipitación mensual del año en curso es muy débil y no hay ninguna relación significativa. La correlación sólo es significativa entre las precipitaciones del mes de noviembre del año anterior y la regeneración ($p=0.079$) y entre las precipitaciones del mes diciembre del año anterior y el crecimiento ($p=0.025$) (Figs. 13C y D; Figura 14). Aunque las correlaciones no son significativas cabe destacar la relación positiva de las precipitaciones de los meses de verano con la regene-

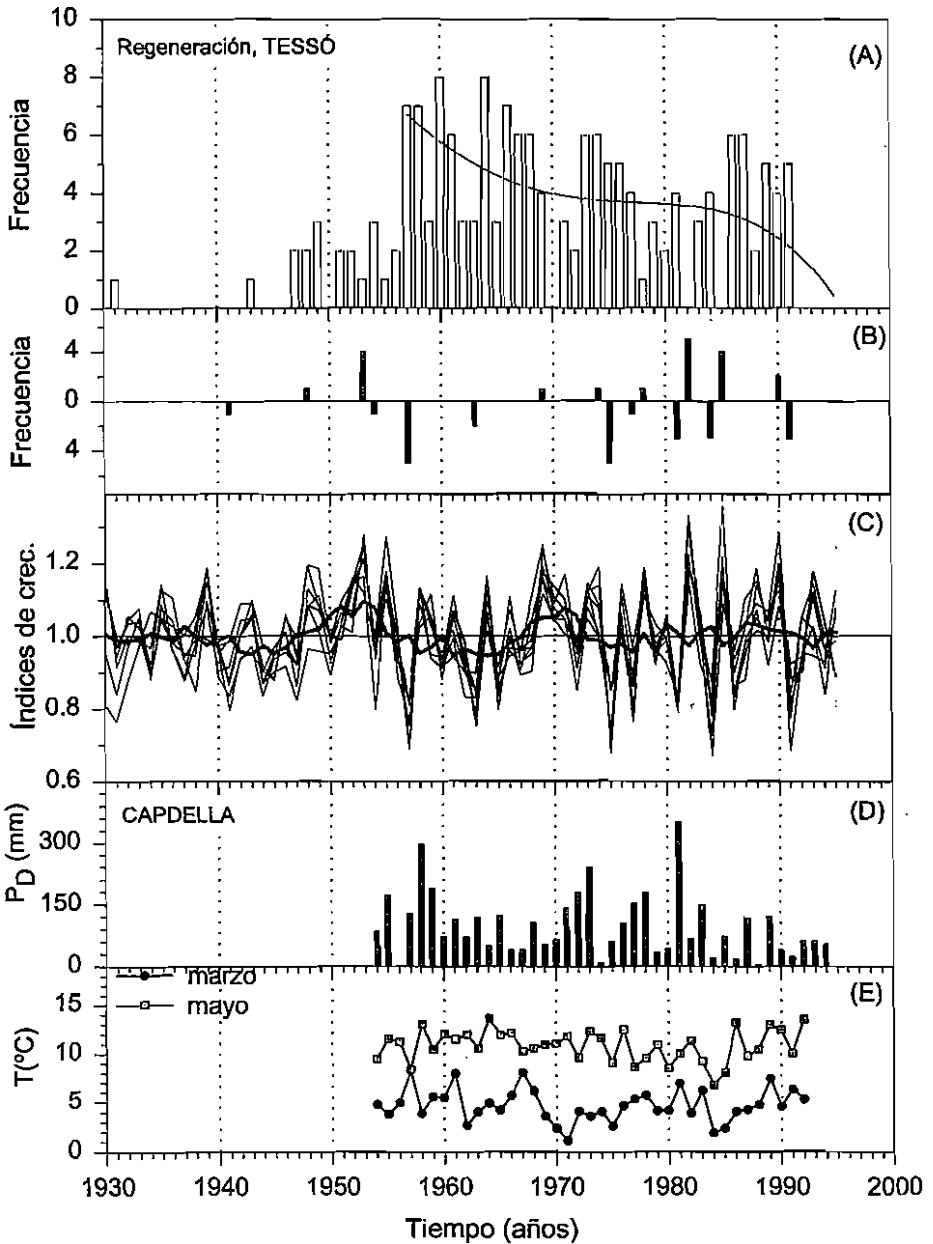


Fig. 13. (A) Regeneración del límite del bosque de *Pinus uncinata* en el TESSÓ de Son, número de individuos establecidos cada año; la curva ajustada para el intervalo 1957-1995 muestra la tendencia no lineal y negativa de la regeneración. (B) Años característicos contabilizando la frecuencia de anillos muy anchos, barras grises hacia arriba, y muy estrechos, barras negras hacia abajo, de las siete cronologías de *P. uncinata* establecidas a mayor altitud -u1, u2, u3, u4, u6, u7, y u10-. (C) Cronologías residuales de los índices de crecimiento para las siete cronologías de *P. uncinata* establecidas a mayor altitud; la línea gris representa la media móvil de cinco años calculada sobre estas cronologías. (D) Precipitación de diciembre (mm), 1954-1994, y (E) temperaturas de marzo y de mayo, 1954-1992, según los registros de la estación de Capdella (1.270 m snm, 00°59'28"E y 42°27'55"N).

ración y el crecimiento del año en curso. Se observa también que el efecto de las precipitaciones del año en curso sobre el crecimiento y la regeneración es opuesto durante cinco meses al año, destacando el efecto negativo de las precipitaciones sobre el crecimiento y positivo sobre la regeneración de los meses de marzo y septiembre del año en curso (Figura 14). El efecto opuesto de las precipitaciones sobre el crecimiento y la regeneración se evidencia con claridad en los cambios

de signo del coeficiente r calculado con un año de desplazamiento.

Las correlaciones entre las temperaturas medias mensuales del año en curso y el crecimiento sólo son significativas para el mes de mayo ($r=0.3705$, $p=0.033$) y sólo las temperaturas del mes de marzo presentan una correlación significativa con la regeneración ($r=0.3705$, $p=0.020$) (Figs. 13C y E; Figura 14). La temperatura del

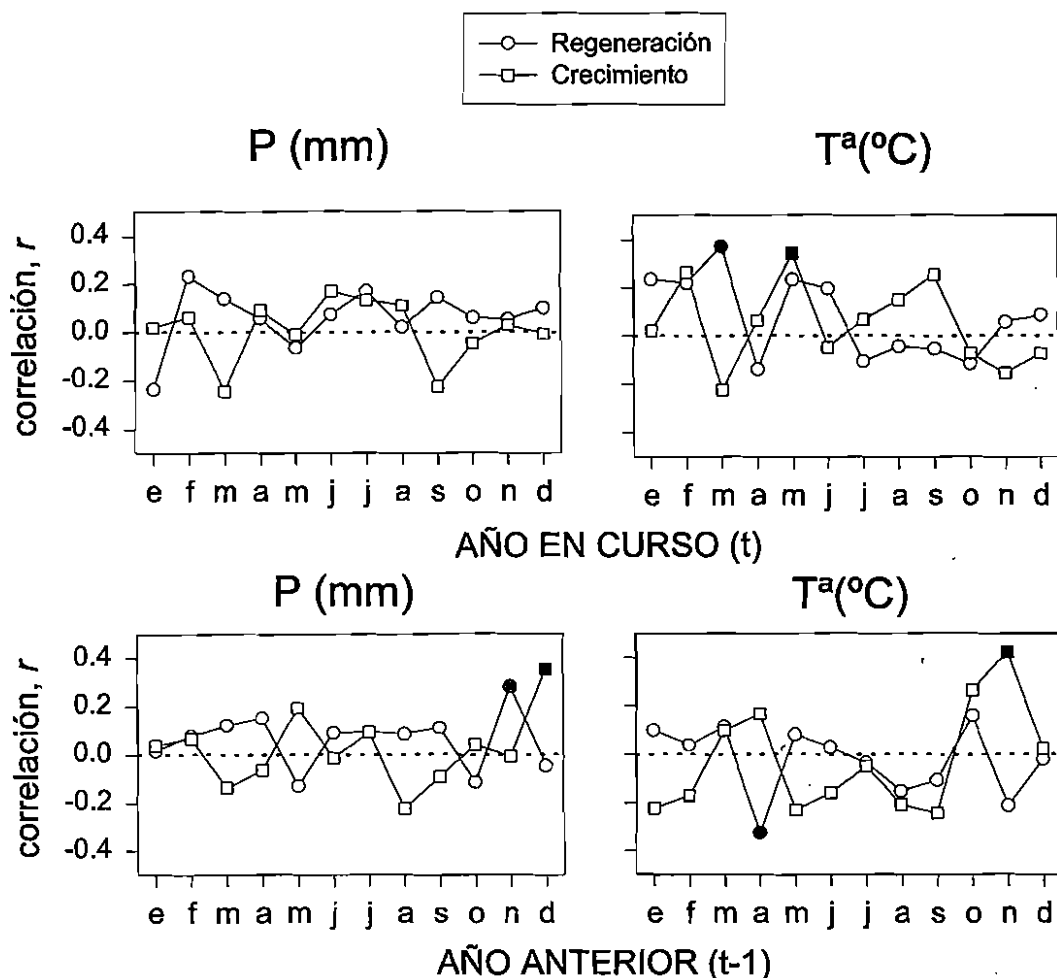


Fig. 14. Coeficientes de correlación de Pearson, r , entre la precipitación mensual, P (mm), y la temperatura media mensual, T^a ($^{\circ}C$), con el crecimiento (cuadrados) y la regeneración (círculos) durante el año en curso (t) y el año anterior ($t-1$). Los coeficientes significativos están representados por un círculo o un cuadrado negro ($p < 0.05$); el círculo gris de las precipitaciones de noviembre ($t-1$) y la regeneración es significativo con $p=0.079$.

mes de noviembre del año anterior también tiene un efecto positivo y significativo sobre el crecimiento ($r=0.4226$, $p=0.007$), mientras que la temperatura de abril del año anterior muestra una correlación significativa y negativa con la regeneración ($r=-0.3427$, $p=0.043$). Las correlaciones entre la temperatura media mensual y el crecimiento y la regeneración presentan más coeficientes significativos que las correlaciones con la precipitación lo que indicaría una mayor influencia de la temperatura sobre ambos procesos. Es interesante señalar el efecto opuesto que tienen las temperaturas de verano de los meses del año en curso sobre el crecimiento y la regeneración. Las correlaciones son positivas con el crecimiento pero negativas con la regeneración. Es decir, que temperaturas altas durante el verano afectan de forma positiva al crecimiento pero no a la regeneración. En este sentido, hay que destacar el patrón regular que presenta el signo (efecto) de estas correlaciones a lo largo del año en curso y del año anterior sobre ambos procesos. La temperatura tiene una correlación negativa con el crecimiento durante los meses de marzo, junio, noviembre y diciembre del año en curso, mientras que su signo (efecto) es positivo con la regeneración. Asimismo, durante los meses de enero, febrero y mayo la relación es positiva con ambos procesos (Figura 14).

Tal vez, la falta de correlaciones más estrechas entre los procesos de crecimiento y regeneración con el clima puede estar influida por los datos climáticos utilizados, registrados en una localidad de altitud mucho menor (la diferencia es de unos 1.000 m), y probablemente también por la subestimación de la edad de los árboles más grandes.

3. DISCUSION

3.1. Estructura de edades: regeneración y mortalidad

En primer lugar, las distribuciones de edad ponen de manifiesto que existe un número relativamente elevado de árboles viejos y que por lo tanto el potencial dendrocronológico del Parque y de su zona periférica es elevado (Figura 4). En un estudio anterior, CREUS NOVAU (1991-1992) encontró árboles de *P. uncinata* de 688 años, pero hasta ahora nunca se habían llevado a cabo estu-

dios extensivos de este tipo y es interesante poder contar con una fuente de registros históricos en una zona preservada de talas y otras actividades humanas que podrían destruir los árboles, verdaderos archivos vivientes.

La forma diferente de las distribuciones de edad de *P. uncinata* y de *A. alba* se debe, según nuestro entender, al menor número de individuos de *A. alba* muestreados (Figura 4). Probablemente, si el número de abetos fuera mayor, la forma de su distribución sería más parecida a la de *P. uncinata*, más asimétrica, ya que *A. alba* puede superar los 500 años en las zonas donde hemos muestreado (datos no publicados). La asimetría que presenta la distribución de edades de *P. uncinata* es bastante lógica por dos razones. Por un lado, como pasa con *A. alba*, la ausencia de árboles jóvenes se debe obviamente a que el objetivo de este estudio eran los árboles viejos y, por otra parte, la disminución progresiva de árboles hacia la derecha se debe a la longevidad y supervivencia propias de la especie pero modificadas por las condiciones climáticas adversas y/o los efectos de la actividad humana sobre el bosque en el pasado.

Con respecto al último punto, hay que distinguir entre los diferentes tipos de actividad porque, según cuál haya sido ésta sus efectos quedan reflejados de diferente manera en la distribución de frecuencias de edad. Las talas causan una disminución en la frecuencia de las clases de edad situadas más a la derecha porque cuando los árboles son talados ya tienen una cierta edad. Por otra parte, las actividades agrícola y ganadera producen una disminución o un vacío en las clases de edad correspondientes al periodo durante el cual tuvieron lugar dichas actividades, porque éstas impiden o restringen la regeneración de los bosques.

Las distribuciones de edades presentadas aquí hay que interpretarlas con ciertas reservas cuando se trata de extraer información histórica de la presión antrópica sobre los bosques. Las razones son que el número de árboles que ha intervenido no es muy elevado, que no se ha hecho un muestreo diseñado específicamente para este objetivo, y además porque también ha habido episodios climáticos desfavorables (FONT TULLOT, 1988) que han podido tener efectos similares a los de las

actividades humanas. Por otra parte, dada la escasa información histórica concreta sobre la zona de estudio (BRINGUE, 1995), la interpretación de la estructura de las distribuciones de edad sólo se puede hacer en términos generales.

Algunas clases de edad que presentan una frecuencia más baja en relación a las vecinas se corresponden, en general, con periodos de actividad agrícola, ganadera y forestal muy intensa. En particular, se observa una frecuencia baja de árboles de 80 a 100 años de edad que coincide con el máximo demográfico histórico en el Pirineo a principios de este siglo. Si tenemos en cuenta que los árboles más jóvenes han sido muestreados en las zonas de menor altitud, esta disminución de árboles puede ser en gran parte debida a la actividad humana. También hay un vacío importante a mediados del siglo XVIII que coincide con una fuerte presión sobre los bosques para crear pastos y cultivos, y con un aumento de las actividades mineras (BRINGUE, 1995). El efecto de las actividades agrícolas y ganaderas podría haber quedado reflejado en el menor número de árboles que se observa en la clase de 240-260 años en la distribución de edades de *P. uncinata*, y en la clase de 260 a 280 años en la de *A. alba*. Por otro lado, el efecto de las talas de árboles durante esta época habría quedado reflejado en la disminución del número de individuos de las clases de edad superiores.

Otra disminución importante del número de árboles se produce en las clases de edad de 420 a 480 años, que nos sitúan en el siglo XVI. Este siglo es especialmente importante por los acontecimientos climáticos y también por la presión antrópica que se ejerció sobre los bosques. Climáticamente nos situamos de lleno en la Pequeña Edad Glacial (PEG); durante esta época, el clima se caracterizó por las temperaturas más bajas que durante ninguna otra época reciente, por las grandes oscilaciones de las precipitaciones y las temperaturas, y por los veranos muy cortos (FONT TULLOT, 1988). Estas características climáticas probablemente fueron adversas para la regeneración de los bosques y pueden haber contribuido muy notablemente a la disminución de árboles de las clases de edad de 420-480 años (Figura 4). FERNÁNDEZ & MANRIQUE (1997) describen una situación parecida para el Sistema

Central donde el número de pinos viejos (*Pinus nigra* y *P. sylvestris*) es muy bajo, coincidiendo también con este empeoramiento de las condiciones climáticas para el crecimiento y el establecimiento de los árboles. Además, y superpuesta a las condiciones climáticas adversas, la presión antrópica sobre los bosques fue también muy fuerte. Los rebaños de ovejas eran muy abundantes (BRINGUE, 1995), y también fue muy importante la extracción de madera como materia prima para los barcos. Asimismo, los registros paleoecológicos de CAMARERO, L. *et al.* (1998) también ponen de manifiesto que la actividad minera fue muy importante, lo cual debió repercutir en una mayor extracción de leña y madera de los bosques. Así, el bajo número de árboles observado en el s. XVI –árboles cuya edad sería hoy de 400-500 años– se debe, probablemente, a la falta de regeneración causada por el clima y las actividades humanas, mientras que el efecto de las talas y la mortalidad por causas climáticas se manifiesta en una disminución de árboles en las clases de edad superiores a los 500 años, es decir, anteriores al s. XVI.

3.2. Características de las cronologías

Los estadísticos descriptivos de las diferentes cronologías que presentamos (Tabla II) son similares a los de otros estudios (CREUS NOVAU, 1991-1992; GUTIÉRREZ, 1991). Estos resultados también son similares a los de SCHUELLER & ROLLAND (1995), los cuales observaron que en la vertiente francesa de los Pirineos la sensibilidad media de los árboles (MSx), aunque variaba poco respecto a la altitud, mostraba los valores más altos en localidades de altitud más baja. En los resultados que presentamos aquí, no obstante, esta relación inversa de la sensibilidad con la altitud es altamente significativa.

Según la hipótesis clásica (LAMARCHE, 1974), se esperaría un aumento de la sensibilidad con la altitud debido a que la disminución de la temperatura al aumentar la altitud suele ser limitante para el crecimiento. SCHUELLER & ROLLAND (1995) exponen una hipótesis nueva, según la cual la mayor sensibilidad a altitudes bajas se debe al efecto de la temperatura más alta sobre el balance hídrico de los árboles. Así, los árboles de altitudes bajas podrían estar sometidos más fre-

cuentemente a condiciones de sequía. En el caso de este trabajo, hay que tener en cuenta un factor adicional: los árboles muestreados a baja altitud estaban en general situados dentro de bosques más cerrados que los situados a mayor altitud, de forma que la competencia presente en estas condiciones podría contribuir a la mayor sensibilidad que presentan los árboles. Por otra parte, en este trabajo mostramos, coincidiendo con SCHUELLER & ROLLAND (1995), que la altura de los árboles de *P. uncinata* disminuye al aumentar la altitud, hecho que se atribuye al efecto inhibitorio del viento sobre el crecimiento en altura y a la disminución de la temperatura. Estos efectos se manifiestan con más claridad en el límite del bosque (TRANQUILLINI, 1979; KOZLOWSKI *et al.*, 1991). Además, los árboles de mayor altitud también están caracterizados por una menor elongación de los brotes y una tasa de crecimiento radial más baja a causa de la corta duración de la estación de crecimiento (TRANQUILLINI, 1979) y, como consecuencia, los árboles también presentan una biomasa y una producción menores. En este estudio, mostramos que la tasa de crecimiento radial de *P. uncinata* está negativamente correlacionada con la altitud.

3.3. Señal climática común

La correlación positiva entre todas las cronologías (Tabla III) y la mayor varianza explicada por el primer componente, según los resultados del análisis de ACP, demuestran que los árboles de diferentes especies y altitudes están respondiendo a una señal macroclimática común que actúa en todo el rango de altitudes cubierto en este estudio. No obstante, también se ponen de manifiesto ciertas diferencias entre cronologías, como se evidencia por la varianza explicada por el segundo componente, aunque sea menor.

Estas diferencias en zonas de montaña están relacionadas con la complejidad orográfica; los parámetros climáticos varían fuertemente según la altitud, y también según otros factores como la orientación de la vertiente, la exposición a los vientos, etc. (BENISTON *et al.*, 1997). Por ejemplo, otros trabajos han sugerido que en diferentes lugares y en diferentes vertientes *P. uncinata* puede recibir influencias climáticas continentales, oceánicas o mediterráneas que afecten el crecimen-

to de manera diferente (CREUS & PUIGDEFABREGAS, 1976; GUTIÉRREZ, 1991). En este estudio, la altitud ha mostrado ser el principal factor ambiental relacionado con la variabilidad del crecimiento dentro de cada especie y también entre especies. La relación inversa entre sensibilidad y altitud en *P. uncinata* ilustra también este hecho y contradice, en parte, otros resultados (LAMARCHE, 1974).

Por lo que respecta a la variabilidad interanual común, ésta no se ha mantenido estable a lo largo del tiempo, como se pone de manifiesto en el análisis de componentes principales hecho para los diferentes subperiodos, y también en las cronologías de los años característicos (Fig. 9-12).

Durante el primer periodo analizado, 1850-1899, que coincide con el final de la PEG, la varianza en común de todas las cronologías es del 54%; es una varianza relativamente alta en comparación con el subperiodo siguiente, lo que indica una mayor sincronía en la respuesta del crecimiento al clima de las tres especies (Figura 9) y en particular en las cronologías de *P. uncinata* de mayor altitud (Figura 10). La disminución de la varianza común de todas las cronologías durante el periodo 1900-1949 significa que durante este tiempo las diferentes cronologías muestran un comportamiento individual más diferenciado entre ellas. Por ejemplo, las cronologías u2 y u7 tienen en este subperiodo la menor correlación con el primer eje y, en general, para este periodo las cronologías de mayor altitud tienen correlaciones más bajas que durante los otros periodos.

El aumento de la varianza común a todas las cronologías a más del 60% a partir del 1950 demuestra que la respuesta del crecimiento de todas las especies en todos los lugares, de diferente altitud y orientación, converge en este periodo y es más parecida que en periodos anteriores. Al mismo tiempo, se observa que el segundo eje separa notablemente el abeto de las dos especies de pino. Durante este periodo, el clima -factor causante de la variación común- se ha vuelto más determinante y probablemente más limitante para el crecimiento, unificando la respuesta de los árboles en todas las localidades (Figs. 10 y 13C).

Todo esto sugiere que durante el periodo 1900-1949 –periodo durante el cual la varianza en común es la más baja– el clima puede haber sido menos limitante para el crecimiento de los árboles que durante cualquier otro periodo de los analizados, habiendo tomado entonces una mayor importancia otros factores específicos de cada lugar. Asimismo, se observa que la altitud aparece reflejada en el segundo eje.

Estos resultados concuerdan con la frecuencia de años característicos extremos, que tampoco se ha mantenido estable (Figs. 11 y 12). En la cronología de años característicos destacan dos periodos: el comprendido entre 1900 y 1949, y el de 1950 hasta la actualidad, aunque hay diferencias entre especies y altitud. El primer periodo destaca por el bajo número de años característicos juntamente con la baja frecuencia de cronologías que los presentan; el segundo, coincidiendo con la llamada crisis climática del siglo XX (FONT TULLOT, 1988), está caracterizado por un elevado número de años característicos juntamente con una frecuencia elevada de cronologías que los presentan. Estas fluctuaciones en el crecimiento se corresponden con un aumento de la variabilidad climática y de las condiciones climáticas extremas de alta frecuencia –o de corto periodo–, haciendo que los anillos muy anchos alternen de manera muy rápida con los anillos muy estrechos. Además, esta variabilidad climática de los últimos 50 años hace que el crecimiento de los árboles sea más sincrónico, produciéndose también una mayor correlación entre las cronologías y, en particular, entre las cronologías de *P. uncinata* de altitud más elevada, lo cual denota también su mayor sensibilidad al clima (Figs. 10, 12 y 13C). Esta característica se pone también de manifiesto en hechos climáticos puntuales que quedan reflejados sólo en las cronologías de *P. uncinata* de mayor altitud (Figura 11). Destacan, por ejemplo, los años 1816 y 1817; los veranos de estos años fueron cortos y fríos como consecuencia de las nubes de polvo inyectadas en las capas altas de la atmósfera por el volcán Tambora (Indonesia) en abril de 1815 (STOMMEL & STOMMEL, 1983).

La mayor sensibilidad que presentan algunas cronologías durante un periodo inicial más o menos largo puede ser consecuencia del menor número

de árboles que intervienen en este segmento y también del hecho de que los árboles sean más jóvenes en este periodo. En estas condiciones hay que ser prudentes a la hora de interpretar este segmento inicial de las cronologías y por esto mismo es necesario aumentar el número de muestras que cubran el periodo inicial, y a ser posible prolongar las cronologías establecidas. De hecho, este es un objetivo a conseguir en los próximos años, a medida que vayamos encontrando árboles más viejos. De todas maneras, si consideramos las cronologías más largas de *P. uncinata* como son u1, u4, u6, u7 y u10, podemos considerar que la representación temporal de la variabilidad de los índices de crecimiento es adecuada desde el siglo XVI hasta la actualidad (Figs. 6 y 7).

A grandes rasgos, lo que se observa en las cronologías (Figs. 6 y 7) es una gran variabilidad interanual hasta finales del s. XVII. Todo este periodo coincide con el mínimo térmico de la PEG, caracterizada por unas temperaturas muy bajas, en particular durante el s. XVI. Durante los siglos XVIII y XIX, y coincidiendo con una recuperación progresiva de las temperaturas, todas las cronologías presentan oscilaciones menos pronunciadas de los valores extremos, siendo la variabilidad mucho más baja en la primera mitad del s. XX. Estos tres siglos están bien representados por las cronologías de años característicos (Figura 11), que nos muestran que hasta finales del s. XIX los años extremos, aunque no tengan una distribución estable, están mejor repartidos que durante el s. XX. Es interesante remarcar el hecho de que la sucesión de años extremos, de crecimiento alto y bajo, es mucho más rápida en las últimas décadas del s. XX que en los últimos 200 años; sólo en la primera mitad del s. XVIII se ha producido una situación comparable aunque el número de cronologías que presentan años característicos es menor (Figura 11); es decir, que la intensidad de las condiciones climáticas extremas no era tan acusada como lo es ahora. Además, las oscilaciones que se están produciendo en estas últimas décadas lo hacen alrededor de unas temperaturas medias más altas que durante ningún otro periodo de los últimos 500-600 años (FONT TULLOT, 1988; JONES, 1990).

3.4. Crecimiento y regeneración en el límite del bosque

En concreto, para el límite altitudinal del bosque estudiado en el Tessó de Son, existe una relación inversa y estadísticamente significativa, aunque no muy fuerte, entre regeneración y crecimiento durante los últimos 49 años, desde 1947 a 1996. Es más, durante los años caracterizados por un crecimiento muy alto no hay regeneración (por ejemplo, en 1982 y 1985), o ésta es más baja (por ejemplo, en 1953, 1955 y 1990) (Figura 13).

A parte de estos extremos, se observa también una tendencia opuesta entre los dos procesos para periodos largos, incluso de más de una década, por ejemplo desde 1955 a 1969. Por otra parte, la regeneración presenta unas discontinuidades claras cuyos mínimos coinciden con periodos de crecimiento más alto. Estos pulsos de regeneración probablemente están relacionados con ciertas condiciones climáticas que se dan durante un número seguido de años. La relación inversa entre crecimiento y regeneración sugiere que las variables climáticas que en conjunto más influyen sobre el crecimiento lo hacen también, pero de manera opuesta, sobre el establecimiento con éxito de nuevos individuos. Los resultados de los análisis de correlación así lo demuestran (Figura 14). Aunque haya pocas correlaciones significativas, este patrón se puede observar en el cambio de signo (efecto) que presentan los coeficientes de correlación de las precipitaciones y las temperaturas del año en curso y del año anterior con el crecimiento y la regeneración durante determinados meses a lo largo del año en curso; en total son ocho y cinco meses para la temperatura y las precipitaciones del año en curso, respectivamente.

Según los datos climáticos de Capdella, se observa que los años característicos de crecimiento bajo (1957, 1975, 1981, 1984, y 1991) presentan veranos poco lluviosos y calurosos. Las precipitaciones parecen tener un efecto menos limitante que las temperaturas, aunque las precipitaciones de verano son muy importantes para el establecimiento con éxito de los individuos y el crecimiento ya que la relación es positiva en ambos casos. Por contra, las temperaturas demasiado altas durante el verano no favorecen la regeneración, pues la correlación es negativa para estos meses.

La temperatura media mensual tiene un efecto más importante sobre el crecimiento y la regeneración que las precipitaciones. En primer lugar, presenta más coeficientes significativos con el crecimiento y la regeneración a lo largo del año que las precipitaciones. En segundo lugar, porque el efecto opuesto que la temperatura ejerce sobre uno y otro proceso se produce durante un mayor número de meses. No obstante, la temperatura de mayo tiene efectos positivos sobre ambos procesos. El efecto positivo sobre el crecimiento se debe muy probablemente a que es durante este mes cuando se inicia el crecimiento de los brotes y comienza la actividad del cámbium (CAMARERO, J. *et al.*, 1998b).

La influencia de las precipitaciones y de las temperaturas del año anterior tiene interés por los efectos que pueden tener sobre el balance de carbono y la acumulación de reservas, las cuales pueden movilizarse en el siguiente periodo del crecimiento, y por cómo puedan afectar a la formación de las yemas que se desarrollarán al año siguiente. Más difícil es interpretar los efectos del clima sobre la regeneración. La correlación negativa entre la temperatura del mes de abril y la regeneración podría interpretarse en el sentido de que las altas temperaturas funden más rápidamente la nieve lo que podría producir estrés hídrico y desecación de las semillas (PUIG, 1982).

Los resultados obtenidos en este trabajo contradice las observaciones de CANTEGREL (1987). Según este autor, el crecimiento en grosor, la producción de semillas y la regeneración están controlados de la misma manera por las variables climáticas. Nuestros resultados están más de acuerdo con los obtenidos por EARLE (1993) en el sentido de que sólo ciertas variables climáticas favorecen simultáneamente la regeneración y el crecimiento en grosor. Esto produce una asociación significativa pero débil entre ambos procesos.

Como ya hemos comentado, el crecimiento de los últimos 50 años de este siglo está caracterizado por grandes oscilaciones y por una sincronía entre especies y localidades (Figs. 9-13). Este patrón del crecimiento se debe a las características del clima, que presenta una gran variabilidad de un año a otro. Algunos autores como MONTOYA (1995) han apuntado la posibilidad de que las

variaciones climáticas extremas, debidas a sequías muy acusadas seguidas por un periodo más o menos largo de una cierta normalidad climática, causan grandes alteraciones en la vegetación, que puede morir por agotamiento. Las repercusiones que estas oscilaciones climáticas puedan tener sobre los bosques de especies que se reproducen por semillas pasan necesariamente por cómo se vea limitado el crecimiento y como consecuencia la producción de semillas. Según los resultados obtenidos en este trabajo no existe ninguna correlación significativa entre el crecimiento de un año y el número de individuos establecidos uno y dos años más tarde. Es cierto que con este tipo de análisis no podemos poner de manifiesto relaciones causa-efecto, pero todo indica que, al menos para el periodo estudiado, la influencia del clima es directa sobre los procesos de crecimiento y regeneración del año en curso.

También, se observa una disminución progresiva de la regeneración desde 1957 y, además desde 1992 hasta la actualidad, el establecimiento de nuevos individuos ha sido nulo (Fig. 13A). Ya hemos comentado, cuando hablábamos de las distribuciones de edad de los árboles, la baja frecuencia de árboles viejos, de 400 a 500 años, coincidiendo con el mínimo térmico de la PEG. A pesar de que tampoco podemos extraer relaciones causales, probablemente la falta de árboles de 400-500 años, es decir, la falta de regeneración durante aquel periodo, podría estar en parte relacionada con los extremos y la variabilidad climática como está sucediendo ahora. La diferencia fundamental entre los dos periodos es que las temperaturas son mucho más altas en estas últimas décadas.

4. CONCLUSIONES

Las características de las distribuciones de edad de *Pinus uncinata* y de *Abies alba* reflejan, a grandes rasgos, los efectos de la presión antrópica a lo largo de la historia sobre los bosques y también las fluctuaciones del clima. Aunque estos resultados se han de interpretar con reservas, podemos decir que la frecuencia más baja de individuos que se observa a principios del s. XX, a mediados del s. XVIII y durante el s. XVI se corresponde con periodos de una gran actividad agrícola y ganadera en el Pirineo. Hay que destacar que

durante el s. XVI nos situamos de lleno en la Pequeña Edad Glacial. El empeoramiento de las condiciones climáticas durante esa época pudo haber aumentado la mortalidad de los árboles y hacer más difícil la regeneración de los bosques; una situación similar también ha sido descrita por otros autores en el Sistema Central.

Los resultados presentados demuestran que el crecimiento de *Pinus uncinata*, *P. sylvestris* y *Abies alba* en el área del Parque Nacional está afectado de manera similar por las condiciones macroclimáticas. No obstante, hay que destacar la variabilidad detectada en la respuesta al clima de las diferentes especies y dentro de cada especie, en función de otros factores ambientales, que varían de un lugar a un otro dentro del área estudiada. Esta variabilidad ha de ser tenida en cuenta a la hora de valorar la respuesta al clima de cada especie en conjunto y en las reconstrucciones del clima. De la misma manera ha de ser tenida en cuenta la disminución no lineal de la correlación entre cronologías a medida que aumenta la distancia que las separa.

Es importante destacar que la variabilidad del crecimiento de los árboles no ha sido constante a lo largo de los últimos siglos. La respuesta del crecimiento se unifica para las diferentes especies y localidades cuando el clima es más estresante —periodos 1850-1899 y 1950-1994—, y esta respuesta se refuerza con la altitud; por otra parte, cuando las condiciones climáticas son más benignas adquieren mayor importancia los factores específicos de cada localidad —periodo 1900-1949—. Las cronologías de *P. uncinata*, establecidas a altitudes superiores a los 2.050 m s.n.m. y en los sitios donde no se han producido talas, están menos afectadas por las actividades humanas y por ello aportan más información sobre el clima del pasado. Estas cronologías presentan una sensibilidad mayor al clima. Así, durante los periodos de mayor control climático la variabilidad y la sincronía en el crecimiento son más altas siendo también mayor la frecuencia de años característicos. Esto significa que estas cronologías son buenos archivos climáticos regionales, en particular durante los periodos de mayor control climático.

Las cronologías de años característicos indican que las condiciones climáticas extremas que los

producen tampoco han sido igual de frecuentes a lo largo del tiempo, sino que lo han sido más durante las últimas décadas de este siglo. Este periodo coincide con la llamada crisis climática del s. XX. Las cronologías que mejor reflejan estas condiciones extremas son las de *P. uncinata* de más altitud. Las cronologías de años característicos de *A. alba* muestran una distribución más regular de la frecuencia de años característicos a lo largo del tiempo.

Para *P. uncinata*, los procesos de crecimiento y regeneración en el límite del bosque del Tessó de Son presentan una relación inversa. Esto indica que ciertas variables climáticas regulan de manera opuesta ambos procesos. Este patrón se da para las precipitaciones y las temperaturas mensuales del año en curso durante cinco y ocho meses, respectivamente. También hemos puesto de manifiesto que ciertas variables climáticas afectan de manera similar al crecimiento y a la regeneración; en concreto, el efecto de las temperaturas medias del mes de mayo y las lluvias de verano es positivo. La falta de un mayor número de correlaciones significativas entre el clima y el crecimiento y la regeneración puede ser debida, en parte, a los datos climáticos utilizados (hay una diferencia de altitud de 1.000 m entre el observatorio y el sitio de estudio), a una subestimación de la edad de los individuos más viejos y a posibles relaciones no lineales entre los procesos.

El potencial dendrocronológico del Parque y de su zona periférica es elevado, hecho que hace del Parque Nacional una zona de gran interés para la investigación. En un futuro próximo esperamos:

1) continuar desarrollando la red de cronologías presentada aquí, alargando las cronologías existentes hacia el pasado y elaborando otras nuevas en otros lugares del Pirineo; y 2) mejorar el conocimiento del efecto de los factores climáticos sobre el crecimiento y la regeneración, mediante la utilización de un conjunto de datos climáticos más completo del que ahora tenemos disponible, y mediante técnicas de análisis no lineales.

5. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección y al Personal encargado del Parque Nacional su agilidad a la hora de tramitar los permisos para el muestreo y su valiosa ayuda durante el trabajo de campo.

E. Schwartz, P.R. Sheppard y F. Conciatori nos han ayudado en el trabajo de campo y de laboratorio.

Este estudio se ha llevado a cabo gracias a la financiación de la CICYT, Ministerio de Educación y Ciencia, a través del proyecto de investigación *Reconstrucciones dendroclimáticas y efecto del aumento de temperatura durante los últimos cien años en el límite superior del bosque de Pinus uncinata* (Ref. AMB95-0160, CICYT, I+D); O. Bosch y J.J. Camarero han trabajado gracias a las becas de Formación de Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia y J. Tardif ha disfrutado de una beca del Programa de Cooperació Catalunya-Québec.

Agradecemos a todas las instituciones su indispensable ayuda.

SUMMARY

Annual tree-ring series provide high-resolution records of exceptional value to assess environmental changes that occurred over the last centuries. We have established the first network of dendrochronologies in the National Park of Aigüestortes and its buffer zone (42°35'N, 00°57'E) to assess how variability in tree rings reflects climatic variability at different temporal and spatial scales. We have developed 10 chronologies for *Pinus uncinata*, 4 for *Abies alba* and 1 for *Pinus sylvestris*, from 1.650 up to 2.360 m asl. The chronologies of *P. uncinata* were the longest ones, some series having a time span of up to 608 years.

From the whole set of trees sampled, a subset of 114 trees of *P. uncinata* and 34 trees of *A. alba* has been used to establish tree-age distributions. These distributions show some adverse effects of past climate and human activities that caused massive tree mortality and restricted forest regeneration.

Principal component analysis of the 15 tree-ring width chronologies variability shows that the variance in common was high: 54% for the period 1850-1994. This implies that tree-ring growth of the 3 species is controlled in a similar way by the macroclimatic conditions. However, important differences between species and sites were also observed. Besides, there were also differences along time since the variance in common was not constant: it was 54% from 1850 to 1899, it dropped to 45% from 1900 to 1949, and raised to 63% from 1950 to 1994. During the periods of greater climatic growth control—for example, from 1950 to our days and in agreement with the climatic crisis of the XXth century—the growth response of the 3 species was more synchronic and therefore the variance in common was the highest. This behavior is more relevant for chronologies of *P. uncinata* established at higher altitudes, above 2.050 m asl, which are more sensitive to climatic variations. These chronologies thus can be considered good climatic proxy records at a regional scale, when climate exerts a major control over tree ring-growth.

We have also thrown light on the relationship between tree-ring growth and regeneration at the altitudinal forest limit in Tessó de Son. A negative and significant relationship was found between the two processes, which means that the influence of some climatic variables is opposite, although others have a similar effect, for example May temperature has a positive relationship on both growth and regeneration.

Key Words: *Pinus uncinata*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, tree-ring growth, dendroecology, pointer year, tree-age distribution, dendrochronological network, regeneration, subalpine forests, altitudinal forest limit, 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.
- BENISTON M., DIAZ H.F. & BRADLEY R.S. 1997: «Climatic change at high elevation sites: an overview». *Climatic change* 36: 233-251.
- BLASING T.J., DUVICK D.N. & COOK E.R. 1983: «Filtering the effects of competition from ring-width series». *Tree-Ring Bulletin* 43: 19-30.
- BOSCH O., GINE L., RAMADORI D., BERNAT A. & GUTIÉRREZ E. 1992: «Disturbance, age and size structure in stands of *Pinus uncinata* Ram.». *Pirineos* 140: 5-14.
- BOSCH I ALBERT O., BERNAT I GUIMÓ A. & GUTIÉRREZ I MERINO E. 1998: «La dinàmica natural dels boscos de pi negre (*Pinus uncinata* Ram.) a llarg termini, vista a través de la reconstrucció del seu passat». En: *IV Jornades de Recerca al P.N. d'Aiguestortes i Estany de S. Maurici* (en premsa).
- BRINGUE J.M. 1995: *Comunitats i bens comuns als Pallars Sobirà, segles XV-XVIII*. Tesis de Doctorado (3 vols.), Dept. Historia. Barcelona: Univ. Pompeu Fabra. Barcelona.
- CAMARERO MARTÍNEZ J.J., GUTIÉRREZ MERINO E. & FORTIN M.J. 1998a: «Estructura espacial del límite altitudinal del bosque en el Tessó de Son, P. N. de Aiguestortes i Estany de Sant Maurici». En: *IV Jornades de Recerca al P.N. d'Aiguestortes i Estany de S. Maurici* (en premsa).
- CAMARERO J.J., GUERRERO-CAMPO J. & GUTIÉRREZ E. 1998b: «Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees». *Arctic and Alpine Research* 30: 1-10.
- CAMARERO L., MASQUÉ P., DEVOS W., ANI-RIGOLTA I., CATALÁN J., MOOR H.C., PLA S. & SÁNCHEZ-CABEZA A. 1998: «Historical variations in lead fluxes in the Pyrenees (NE Spain) from a dated lake sediment core». *Water Air and Soil Pollution* 105: 439-449.
- CANTEGREL R. 1983: «Le pin à crochets pyrénéen: biologie, biochimie, sylviculture». *Acta Biologica Montana* 2-3: 87-330.

- CANTEGREL R. 1987: «Productivité ligneuse et organisation des marges forestières a *Pinus uncinata* Ram. en Pyrenées occidentales». *Pirineos* 130: 3-27.
- CARRERAS J., CARRILLO E., MASALLES R.M., NINOT J.M., SORIANO I. & VIGO J. 1995: «Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees». *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* 46: 27-36.
- CARRILLO A. & NINOT J.M. 1992: «Flora i vegetació de les valls de Espot i de Boí». *Institut d'Estudis Catalans. Arx. Secc. Ciències* XCIX/2: 1-351.
- COOK E.R. 1985: *A time series analysis approach to tree-ring standardization*. Ph.D. Dissertation. Lab. of Tree-Ring Research. Tucson: University of Arizona.
- COOK E.R. & PETERS K. 1981: «The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies». *Tree-Ring Bulletin* 41: 45-53.
- COOK E.R. & KAIRIUKSTIS L.A., eds. 1990: *Methods of dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, 394 pp., Dordrecht, Boston, London.
- CREUS J. 1998: «A propósito de los árboles más viejos de la España peninsular: los *Pinus nigra* Arnold subesp. *salzmanii* (Dunal) Franco de Puertollano-Cabañas (Sierra de Cazorla, Jaen)». *Montes* (en prensa).
- CREUS NOVAU J. 1991-1992: «Tendencia secular de la temperatura de Mayo en el Pirineo Oriental». *Notes de Geografia Física* 21-22: 41-49.
- CREUS J. & PUIGDEFÁBREGAS J. 1976: «Climatología histórica y dendrocronología del *Pinus uncinata* Ram.». *Cuadernos de Investigación* Tomo 2, fascículo 2, Logroño.
- DÍAZ H.F. & BRADLEY R.S. 1997: «Temperature variations during the last century at high elevations». *Climatic Change* 36: 253-279.
- EARLE CH.J. 1993: *Forest dynamics in a forest-tundra ecotone, Medicine Bow Mountains, Wyoming*. Ph.D. Dissertation. Seattle: University of Washington.
- FERNÁNDEZ CANCIO A. & MARIQUE MENÉNDEZ E. 1997: *Nueva metodología para la reconstrucción dendroclimática y aplicaciones más importantes*. FASTER, 127 pp., Madrid.
- FONT TULLOT I. 1988: *Historia del clima de España. Cambios climáticos y sus causas*. Instituto Nacional de Meteorología, 297 pp., Madrid.
- FRITTS H. C. 1976: *Tree rings and climate*. Academic Press, 567 pp., New York.
- GUTIÉRREZ E. 1991: «Climate tree-growth relationships of *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish pre-Pyrenees». *Acta Oecologica* 12: 213-225.
- HOLMES R.L. 1983: «Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement». *Tree-Ring Bulletin* 43: 68-78.
- HOLMES R.L. 1992: *Dendrochronology program library version 1992-1*. Lab. of Tree-Ring Research. Tucson, University of Arizona, Tucson.
- JONES P.D. 1990: «The climate of the past 1000 years». *Endeavour, New Series*, 14: 129-136
- KAENNEL M. & SCHWEINGRUBER F. H. (Compilers). 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.
- KOZLOWSKI T.T., KRAMER P.J. & PALLARDY S.G. 1991: *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, 657 pp., San Diego.
- LAMARCHE JR. V. C. 1974: «Frequency-dependent relationships between tree-ring series along an ecological gradient and some dendroclimatic implications». *Tree-Ring Bulletin* 34: 1-20.

- MONSERUD R.A. 1986: «Time-series analyses of tree-ring chronologies». *Forest Science* 32: 349-372.
- MONTOYA R. 1995: «Red de seguimiento de daños en los montes. Daños originados por la sequía en 1994». *Cuadernos de la SECF (Madrid)* 2: 83-97.
- PILCHER J.R., BAILLIE M.G.L., SCHMIDT B. & BECKER B. 1984: «A 7,272-year tree-ring chronology for western Europe». *Nature* 312: 150-152.
- PUIG J.N. 1982: *Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne: contribution a l'étude de la régénération en forêt d'Osséja*. Thèse, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France.
- SCHUELLER J.F. & ROLLAND C. 1995: «Influence de l'altitude, de l'exposition et du climat sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) en Cerdagne (Pyrenées orientales françaises)». *Pirineos* 145-146: 23-34.
- STOKES M.A. & SMILEY T.L. 1968: *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, 73 pp., Chicago.
- STOMMEL H. & STOMMEL E. 1983: *Volcano weather. The story of 1816, the year without a summer*. Seven Sea Press, 177 pp., Newport.
- TER BRAAK C.J.F. 1988: *Canoco - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1)*. Agriculture Mathematics Group, Wageningen.
- TER BRAAK C.J.F. 1994: «Canonical community ordination. Part 1: Basic theory and linear methods». *Écoscience* 1: 127-140.
- TRANQUILLINI W. 1979: *Physiological ecology of the alpine timberline*. Springer-Verlag, 137 pp., New York.
- VENTURA J. 1992: «Geomorfologia glacial de les valls de la Bonaigua, Son i els sectors occidentals de la cubeta de Esterri d'Àneu». *La Investigació al Parc. Nac. de Aiguestortes i Estany de S. Maurici, Jornades sobre Recerca* II: 23-41.