

DETERMINANTES DE LAS RESPUESTAS INDIVIDUALES DE LOS ÁRBOLES AL CLIMA E IMPLICACIONES PARA LAS RECONSTRUCCIONES DENDROCLIMÁTICAS: UN CASO DE ESTUDIO EN BOSQUES DE MONTAÑA DE *PINUS UNGINATA*

JESÚS JULIO CAMARERO MARTÍNEZ¹, JUAN DIEGO GALVÁN CANDELA²,
GABRIEL SANGÜESA-BARREDA², ARBEN Q. ALLA²,
HOOZ ÁNGELA CHAPARRO MENDIVELSO² Y EMILIA GUTIÉRREZ MERINO³

RESUMEN

Los árboles registran información climática en sus series de anillos anuales de crecimiento, la cual puede ser recuperada mediante la dendrocronología, que es la ciencia que estudia los anillos anuales de crecimiento. Este enfoque climático prioriza la selección de sitios, bosques y árboles, considerados climáticamente sensibles, cuyos datos de crecimiento se procesan con el fin de extraer una señal climática común. Sin embargo, esta aproximación basada en series medias de crecimiento muy determinadas por el clima enmascara la variabilidad de crecimiento entre individuos y diluye sus diferentes respuestas al clima. Investigar los factores locales (sitio) e individuales (árbol) que determinan las respuestas de los árboles al clima es un objetivo prioritario para entender cómo reaccionarán estos árboles al calentamiento climático. En el presente estudio analizamos en bosques de montaña de *Pinus uncinata* los patrones de crecimiento radial a diversas escalas espaciales: área de distribución de la especie en la península Ibérica, regiones (Pirineos, pre-Pirineos, Sistema Ibérico), los dos parques nacionales pirenaicos (PNOM: Ordesa y Monte Perdido; PNASM: Aigüestortes i Estany de Sant Maurici), bosques (30 sitios) y árboles (642 individuos). Mediante métodos dendrocronológicos se reconstruyeron las series de crecimiento radial y se analizaron sus relaciones entre sitios y con datos climáticos mensuales para gran parte del siglo XX a las distintas escalas mencionadas. Se ha investigado qué factores locales y a nivel de individuo pueden influir en la respuesta de los árboles al clima que ha sido analizada usando modelos lineales mixtos. Además, se muestra una reconstrucción de temperaturas de primavera basada en datos de la densidad máxima de la madera para ilustrar las implicaciones de nuestros resultados. Para todas las escalas evaluadas la temperatura del noviembre previo al año de crecimiento es la variable climática que más influye sobre el crecimiento de *P. uncinata*. Sin embargo, existe una gran variabilidad en la respuesta del crecimiento al clima entre sitios, en función de su posición geográfica y de la altitud, y entre árboles del mismo sitio en función de su edad. Nuestros resultados indican la necesidad de un cambio de paradigma pasando de un enfoque basado en medias poblacionales de crecimiento a análisis a nivel de individuo. Este cambio permitirá entender qué factores a nivel de árbol condicionan su respuesta al clima y además servirá para guiar la selección de árboles sensibles al clima para así mejorar y dar un sentido biológico a las reconstrucciones dendroclimáticas.

Palabras clave: anillos de crecimiento, clima, dendrocronología, modelos lineales mixtos, *Pinus uncinata*, Pirineos.

¹ ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), jccamarero@ipe.csic.es.

² Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC).

³ Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona.

SUMMARY

Trees record climatic information as series of annual tree rings. Such information may be recovered by using dendrochronology, the science which studies annual tree rings. This climatic approach has focused on the selection of sites, forests and trees, regarded as climatically sensitive ones, whose growth data are processed to extract a common climatic signal. However, this approach based on mean growth series mainly controlled by climate masks the growth variability among individual trees and dilutes their different responses to climate. To investigate the local (site) and individual (tree) factors that drive the responses of trees to climate is an urgent task for understanding how trees will react to climate warming. In this study we try to fulfill this aim by analysing the growth patterns of *Pinus uncinata* forests at different spatial scales, namely the whole distribution area of the species in the Iberian Peninsula, regions (Pyrenees, pre-Pyrenees, Iberian System), the two Pyrenean National Parks (PNOM, "Ordesa y Monte Perdido"; PNASM, "Aigüestortes i Estany de Sant Maurici"), forests (30 sites) and trees (642 individuals). We use dendrochronological methods to reconstruct the radial-growth series and to assess their relationships among them and with monthly climatic data during most of the 20th century for all the mentioned scales. We evaluate which local and individual factors influence the growth responses to climate at the tree level by using linear mixed-effects models. We also show a reconstruction of spring temperatures as a function of annual maximum wood density values to illustrate the implications of our results for dendroclimatic reconstructions. The temperature during november before tree-ring formation was the most important climatic variable affecting *P. uncinata* growth. Nevertheless, we found a high variability in the growth responses to climate among sites as a function of their geographical location and elevation, and also among trees growing in the same site as a function of their age. Our results indicate the need of changing the paradigm and move from analysing population growth means to focusing on analyses at the individual tree level. Such change will allow a better understanding of the factors which drive the growth responses to climate at the individual tree level. This will also be useful to guide the selection of sensitive trees to climate in order to improve dendroclimatic reconstructions and to provide them a biological basis.

Key words: tree rings, climate, dendrochronology, linear mixed models, *Pinus uncinata*, Pyrenees.

INTRODUCCIÓN

Los árboles muestran patrones de crecimiento secundario o radial similares, particularmente en zonas donde el clima es el principal factor que controla la formación del anillo de crecimiento (FRITTS 1976). Esta idea es el fundamento de la sincronización o datación cruzada de árboles que, respondiendo de forma similar al clima regional, forman series de anillos de características similares (anchura, densidad, color). La datación cruzada es por tanto uno de los principios básicos de la dendrocronología, la ciencia que estudia los anillos de crecimiento en árboles y plantas leñosas. En dendrocronología se ha preferido priorizar la media de crecimiento común entre árboles, considerada un re-

flejo de la «señal» climática, mediante la replicación de árboles y la construcción de series medias de crecimiento (cronologías) en redes dendrocronológicas que abarquen distintos bosques y especies. Esta aproximación es compatible con el hecho de que la dendrocronología es también capaz de analizar la gran variabilidad en el crecimiento entre sitios y árboles próximos (FRITTS 1974), pese a que a menudo se ha considerado «ruido» si el objetivo era recuperar la señal climática común. Así, si el objetivo es recoger la respuesta del crecimiento al calentamiento climático, que ha sido particularmente intenso en las zonas montañosas (DÍAZ & BRADLEY, 1997), se muestrean árboles «sensibles» creciendo a elevadas altitudes o en umbrías donde su crecimiento está principalmente limitado por las bajas temperaturas y la brevedad

de la estación de crecimiento. Además se intentarán recolectar muestras de árboles sensibles y que sean de suficiente longevidad, habitualmente mostrando tasas reducidas de crecimiento, para retroceder en el tiempo y reconstruir la temperatura de los siglos pasados. Por lo tanto, para cumplir estos objetivos se realiza un muestreo centrado en la búsqueda de sitios y árboles «sensibles» para destacar la señal climática común y no se toma una muestra representativa de los árboles de un bosque (HUGHES 2011). En este trabajo proponemos

utilizar el estudio dendrocronológico de una amplia red de bosques ibéricos de montaña de *Pinus uncinata* para investigar, mediante una aproximación jerárquica, los factores que determinan el crecimiento y su respuesta al clima a nivel de sitio y de árbol (Figura 1). Es decir, pretendemos averiguar qué factores influyen en la variabilidad (el «ruido») en el crecimiento entre árboles que coexisten y entre bosques próximos. Pese a que la red analizada proviene de un esfuerzo continuado de muestreo desarrollado durante los últimos quince años, iniciado para

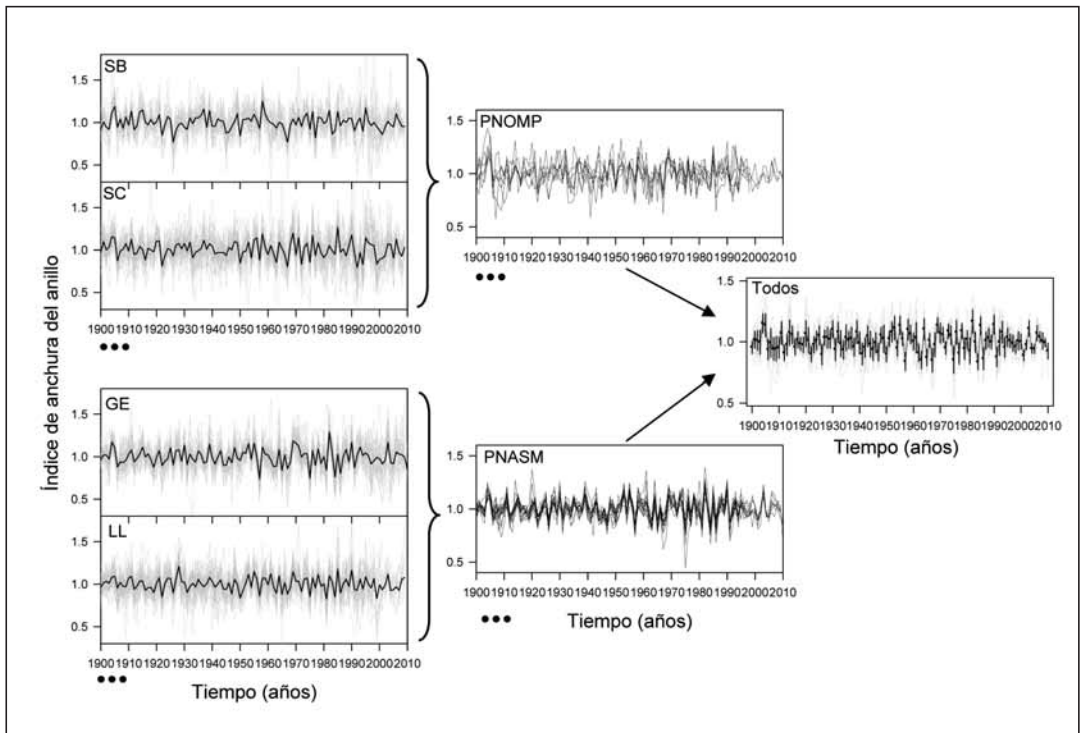


Figura 1. Esquema de la aproximación jerárquica seguida en este trabajo para estudiar el crecimiento de los árboles y su respuesta al clima. En cada bosque muestreado dentro de cada parque nacional (figuras a la izquierda) se analizó el crecimiento a nivel individual de cada árbol (líneas grises) y después de la serie media de crecimiento de cada sitio (índices residuales). Después se promediaron las series medias de cada sitio para obtener la serie media de cada parque nacional (figuras centrales). Finalmente se estudió la respuesta del crecimiento a nivel de especie promediando todas las series obtenidas para *P. uncinata* en su área de distribución ibérica (figura de la derecha). Los puntos suspensivos de las figuras de la izquierda y centrales indican que este proceso se realizó para todos los sitios y para todas las subzonas aparte de los dos parques nacionales pirenaicos.

Figure 1. Schematic diagram showing the hierarchical approach followed in this study to study the growth responses of trees to climate. In each sampled site within each National Park (left figures) the growth of each individual tree (gray lines) and then of the mean series of each site (residual indices) were analyzed. Then the mean series of each site located within each National Park were averaged to obtain a mean series for each Park (central figures). Finally we evaluated the species growth response to climate by averaging all mean series obtained for *P. uncinata* forests in the Iberian distribution area of the species (right figure). The ellipses of left and middle figures indicate that this process was repeated for all sites and for all subareas in addition to the two Pyrenean National Parks.

buscar sitios sensibles y árboles longevos con el objetivo de reconstruir el clima, hemos utilizado estos datos para indagar en la variabilidad de crecimiento a nivel de individuo. Este esfuerzo de muestreo ha sido especialmente intenso en los dos parques nacionales pirenaicos (Ordesa y Monte Perdido –abreviado en adelante como PNOMP–; Aigüestortes i Estany de Sant Maurici –abreviado en adelante como PNASM–). Consideramos que este conjunto de datos constituye una herramienta excelente para evaluar los factores que determinan el crecimiento a nivel de sitio y árbol porque comprende numerosos bosques sometidos a diferentes gradientes geográficos y ecológicos y conteniendo árboles con distintos rasgos (edad, tamaño, tasa de crecimiento, historia de perturbaciones). Determinar los factores que determinan la variabilidad entre árboles en cuanto a su crecimiento reciente es fundamental para entender su respuesta al calentamiento climático, particularmente en el caso de bosques subalpinos cuya productividad está muy condicionada por la brevedad de la estación de crecimiento. En este trabajo planteamos la hipótesis de que los árboles viejos creciendo en condiciones ecológicas muy limitantes para su desarrollo como zonas de gran altitud, habitualmente seleccionadas para estudios dendroclimatológicos con el objetivo de reconstruir la temperatura del pasado (dendroclimatología), podrían mostrar una sensibilidad al clima condicionada por otros factores a nivel de individuo. Esta idea reside en la asunción de que la variabilidad entre individuos en la respuesta al clima, que viene muy condicionada por factores no climáticos (altitud, topografía, edad y vigor del árbol), está diluida o enmascarada por los métodos habitualmente utilizados en dendrocronología. Dichos métodos buscan enfatizar la señal común al clima promediando series de crecimiento, que muestren gran similitud en su patrón temporal, procedentes de distintos árboles con distintas sensibilidades al clima. Se propone por tanto un cambio de paradigma del enfoque poblacional (serie media de crecimiento de un bosque o sitio) al individual considerando los árboles como organismos vivos cuya respuesta al clima está muy condicionada por múltiples factores extrínsecos e intrínsecos que interaccionan y

cambian incluso entre individuos próximos. Adoptar este enfoque individual es fundamental si pretendemos conocer la respuesta a largo plazo del crecimiento de los bosques y de los árboles al clima actual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Muestreamos un total de 30 sitios en bosques dominados por *Pinus uncinata* Ram. (pino negro) (Tabla 1 y Figura 2). Estos bosques abarcan toda la distribución geográfica de *P. uncinata* en la península Ibérica y comprenden desde el límite meridional absoluto de la especie en la Sierra de Gúdar (Teruel) hasta el límite noroccidental en Larra pasando por poblaciones prepirenaicas (Guara) y otras del Sistema Ibérico occidental (Vinuesa, Soria) (CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE, 1979). De este modo pudimos abarcar el máximo de amplitud ecológica que experimenta la especie desde sitios en condiciones submediterráneas (Guara) hasta límites altitudinales del bosque (Las Cutas, PNOMP; Estany de la Pera). La mayoría de los sitios de estudio (27 de 30) se encuentran en los Pirineos, donde la especie es más abundante y domina el piso subalpino formando bosques de baja densidad o masas con individuos aislados que conforman el límite superior del bosque. La densidad de sitios muestreados fue elevada en las dos redes de bosques establecidas dentro o en torno a los dos parques nacionales pirenaicos (PNOMP, 42° 40' N, 00° 03' E, siete sitios; PNASM, 42° 35' N, 00° 57' E, 12 sitios). El muestreo de bosques dentro de ambos parques nacionales o en sus zonas periféricas garantiza que han estado menos expuestos a perturbaciones locales (talas, incendios, etcétera) que bosques situados fuera de zonas protegidas. La altitud media (pendiente) de todos los bosques muestreados es de 2.118 m (35°), con un rango de 1.750 a 2.451 m, y la de los sitios de los parques nacionales es de 2.139 m (42°) (PNOMP) y 2.214 m (31°) (PNASM), respectivamente (Tabla 1). El diámetro medio medido a 1,3 m de altura de todos los árboles muestreados es de 56,7 cm y los de los árboles de los parques nacionales son de 50,6 cm (PNOMP) y 58,7 cm

Sitio (código) – Parque Nacional	Latitud (N)	Longitud (E / W)	Altitud (m)	Orientación	Pendiente (°)	Diámetro a 1,3 m (cm)
Estanys de la Pera (EP)	42° 27'	1° 35' E	2360	SW	30 ± 00	65.2 ± 11.0
Mata de València (MA) – PNASM	42° 38'	1° 04' E	2019	N-NW	19 ± 10	43.2 ± 3.60
Estany de Lladres (LA) – PNASM	42° 33'	1° 03' E	2120	NW	35 ± 12	52.1 ± 9.80
Airoto (AI)	42° 42'	1° 02' E	2300	W	47 ± 29	58.5 ± 13.5
Tessó de Son (TS) – PNASM	42° 35'	1° 02' E	2239	N-NE	42 ± 14	74.5 ± 18.8
Estany Negre (NE) – PNASM	42° 33'	1° 02' E	2451	SE	35 ± 18	71.0 ± 26.0
Estany Gerber (GE) – PNASM	42° 37'	0° 59' E	2268	W	15 ± 15	53.5 ± 14.6
Estany d'Amitges (AM) – PNASM	42° 35'	0° 59' E	2390	S-E	40 ± 21	69.0 ± 26.0
Mirador (MI) – PNASM	42° 35'	0° 59' E	2180	SE	33 ± 18	55.1 ± 25.8
Ratera (RA) – PNASM	42° 35'	0° 59' E	2170	N	40 ± 5	28.3 ± 8.1
Sant Maurici (SM) – PNASM	42° 35'	0° 59' E	1933	S-SE	16 ± 15	38.2 ± 5.7
Monestero (MO) – PNASM	42° 34'	0° 59' E	2280	SE	28 ± 13	64.4 ± 16.1
Cortícels (CO) – PNASM	42° 34'	0° 56' E	2269	W-NW	24 ± 17	83.1 ± 28.8
Barranc de Llacs (LL) – PNASM	42° 32'	0° 55' E	2250	N-NW	44 ± 38	71.7 ± 20.0
Conangles (CG)	42° 37'	0° 44' E	2106	S-SW	43 ± 15	56.0 ± 14.5
Vall de Mulleres (VM)	42° 37'	0° 43' E	1800	N-NE	34 ± 13	69.0 ± 26.0
Bielsa (BI) – PNOMP	42° 42'	0° 11' E	2000	E	88 ± 4	45.1 ± 9.4
Sobrestivo (SB) – PNOMP	42° 40'	0° 06' E	2296	S	38 ± 2	61.7 ± 17.5
Foratarruego (FR) – PNOMP	42° 37'	0° 06' E	2031	W	37 ± 11	49.5 ± 18.3
Ordesa-Cara Norte (ON) – PNOMP	42° 38'	0° 03' W	2270	N	40 ± 12	50.2 ± 12.5
Senda de Cazadores (SC) – PNOMP	42° 38'	0° 03' W	2247	N	49 ± 12	60.9 ± 16.5
Mirador del Rey (MR) – PNOMP	42° 38'	0° 04' W	1980	SW	25 ± 10	53.3 ± 15.3
Las Cutas (CU) – PNOMP	42° 37'	0° 05' W	2150	S-SW	20 ± 5	33.3 ± 8.3
Guara (GU)	42° 17'	0° 15' W	1790	N-NW	35 ± 5	44.5 ± 8.1
Respomuso (RE)	42° 49'	0° 17' W	2350	S	40 ± 19	49.5 ± 15.1
Pic d'Arnousse (PA)	42° 49'	0° 30' W	1940	NW	32 ± 4	65.4 ± 5.1
Valdelinares-Teruel (TE)	40° 23'	0° 38' W	1800	SW-W	10 ± 5	63.8 ± 12.4
Acherito (AT)	42° 53'	0° 46' W	1750	SW-W	42 ± 14	40.4 ± 14.0
Larra-La Contienda (CN)	42° 57'	0° 47' W	1750	SW	38 ± 24	46.4 ± 14.0
Castillo de Vinuesa (VI)	42° 00'	2° 44' W	2050	W	21 ± 1	85.6 ± 23.0

Tabla 1. Características geográficas, topográficas y ecológicas de los bosques de *P. uncinata* muestreados ordenados de este a oeste (códigos como en el mapa de la Figura 1). En la primera columna se indican los sitios muestreados en los Parques Nacionales (PNOMP; Ordesa y Monte Perdido; PNASM, Aigüestortes i Estany de Sant Maurici). Los valores son medias ± desviación estándar.

Table 1. Geographical, topographical and ecological characteristics of sampled *P. uncinata* forests. Sites are arranged from east to west (sites codes are as in the map of Figure 1). In the first column we indicate the sites sampled in the Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) national parks. Values are means ± standard deviations.

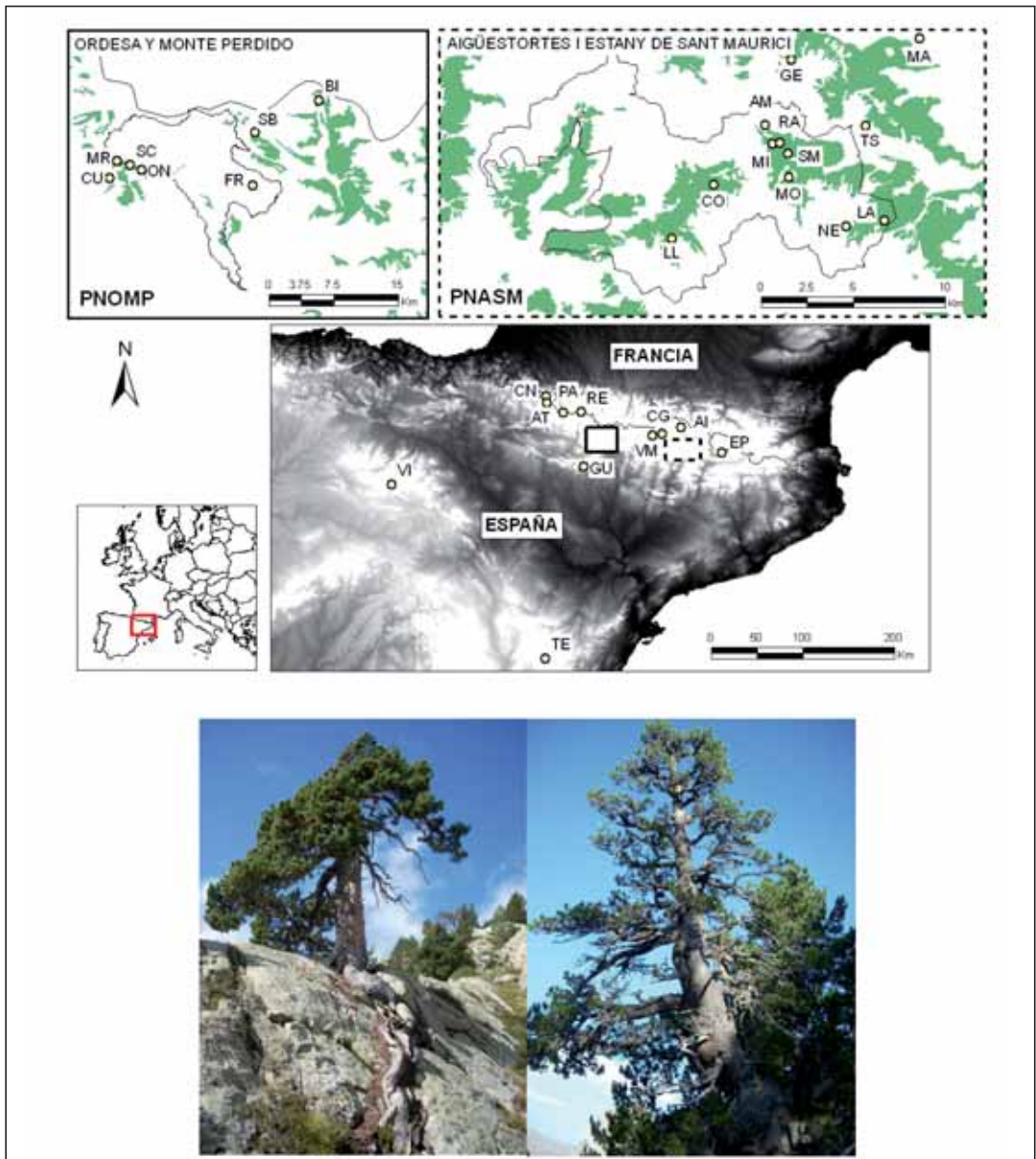


Figura 2. Mapa de los bosques de *Pinus uncinata* muestreados en torno a los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP, área delimitada por línea continua) y de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM, área delimitada por línea discontinua) y bosques adicionales del área de distribución de *P. uncinata*. Los códigos de los sitios se indican en la Tabla 1. Las áreas sombreadas de los mapas superiores corresponden a bosques de *P. uncinata*. Las dos fotografías inferiores muestran dos individuos viejos de *P. uncinata* muestreados en el Estany Negro (PNASM, izquierda) y en la Senda de los Cazadores (PNOMP, derecha).

Figure 2. Map of sampled *Pinus uncinata* forests located near the two Pyrenean National Parks Ordesa y Monte Perdido (PNOMP, area surrounded by a continuous line) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM, area surrounded by a dashed line) and additional sites sampled within the *P. uncinata* distribution area. Sites codes are explained in the Table 1. Shaded areas in the upper maps correspond to *P. uncinata* forests. The lower images correspond to two old *P. uncinata* individuals sampled in the “Estany Negro” (PNASM, left) and “Senda de los Cazadores” sites (PNOMP, right).

(PNASM), respectivamente (Tabla 1). En los bosques del PNOMP, en los prepirenaicos y en aquellos del Sistema Ibérico la especie de estudio coexiste en su límite inferior altitudinal y se hibrida con *Pinus sylvestris* L. (pino albar o silvestre). Sin embargo, en el PNASM es más habitual la formación de bosques mixtos de *P. uncinata* y *Abies alba* Mill. (abeto) sobre todo a altitudes intermedias. En el resto de bosques *P. uncinata* coexistía con *P. sylvestris* a altitudes menores que los sitios muestreados excepto en el límite noroccidental de la especie (Larra) donde *P. uncinata* aparece también mezclado con *Fagus sylvatica* L. (haya). En el PNOMP la mayoría de los sitios se situaron sobre sustratos calizos (BENITO, 2009), aunque en alguna zona encontramos sustratos complejos con presencia de algún suelo ácido (por ejemplo Las Cutas), mientras que en el PNASM la mayoría de los suelos son ácidos y se desarrollan sobre granitos o granodioritas (VENTURA, 1992).

En el caso de los Pirineos ibéricos, el clima regional viene muy marcado por los gradientes E-O y N-S que determinan unas condiciones más cálidas y secas hacia el sur y hacia el este, y también en general al descender en altitud, mientras que las condiciones frías y continentales prevalecen en las zonas de mayor altitud de los Pirineos centrales (DEL BARRIO *et al.* 1990). No obstante, la topografía de las zonas montañosas modifica de forma determinante estos gradientes climáticos (BARRY, 2008) y así existen sitios situados en solanas en el PNOMP (por ejemplo Las Cutas) sometidos a mayor influencia mediterránea que otros localizados más al este en la cadena pirenaica. En los bosques estudiados la temperatura media anual y las precipitaciones totales anuales oscilan entre 2,0 y 4,9 °C y entre 1.200 y 2.000 mm, respectivamente, siendo enero (media de -2,0 °C) y julio (media de 12,5 °C) los meses más frío y cálido (CAMARERO, 1999). Según datos homogeneizados y promediados en una malla de resolución igual a 0,5° (unos 50 km) producidos por la Climate Research Unit (CRU, 2008), las tendencias de las temperaturas y precipitaciones anuales en el área de estudio fueron de +0,01 °C año⁻¹ y +0,02 °C año⁻¹ y de +0,27 mm año⁻¹ y -0,08 mm año⁻¹ para las mitades primera y segunda del pasado siglo XX, respectivamente.

Muestreo de campo

Entre 1994 y 2010 muestreamos 642 árboles vivos de *P. uncinata*. En cada bosque estudiado, seleccionamos al azar entre cinco y 65 individuos dominantes (en promedio se muestrearon 24 árboles por sitio) dentro de un área de unas 10 ha. La distancia entre árboles muestreados siempre superó los 20 m para evitar los posibles efectos locales sobre el crecimiento debidos a la vecindad entre árboles. La posición geográfica de los árboles se registró con un sistema de posicionamiento geográfico (GPS) (precisión ± 5 m). Además recogimos datos topográficos (altitud, pendiente, orientación) y biométricos (diámetro a 1,3 m de altura, altura total, edad) para cada árbol muestreado.

Métodos dendrocronológicos

Se extrajeron testigos radiales de madera en todos los árboles muestreados con barrenas Pressler de 5 mm de diámetro interior y a una altura entre 1 m y 1,5 m (altura media de 1,3 m). Se tomaron entre dos y tres testigos por árbol lo que resultó en un total de 1.296 muestras y un promedio de 47 muestras por bosque estudiado (49 y 51 muestras por sitio en los bosques de PNOMP y PNASM, respectivamente) (Tabla 2). Cada muestra se montó y pegó en un soporte de madera y se lijó con papeles de lija sucesivamente más finos hasta distinguirse perfectamente los límites de los anillos de crecimiento (STOKES & SMILEY, 1968). Después, las muestras se dataron visualmente asignando un año de calendario a cada anillo y detectando anillos falsos o perdidos mediante la comparación de muestras o de árboles muestreados en el mismo sitio. Las muestras datadas fueron medidas con una precisión de 0,01 mm usando un medidor semi-automático LINTAB (Rinntech, Heidelberg, Alemania). La datación o sincronización visual fue evaluada usando el programa COFECHA, que calcula correlaciones (por defecto para intervalos de 50 años) entre las series de anchuras de anillos de los radios medidos y una serie promedio o maestra obtenida promediando las series individuales (HOLMES, 1983).

Sitio	Número de árboles / radios	Periodo de las cronologías	Longitud media de las series (años)	Anchura del anillo (mm)
EP	20 / 39	1586-1997	198	0,91
MA	10 / 20	1668-1997	175	0,64
LA	36 / 74	1390-2009	315	0,54
AI	16 / 31	1651-1996	194	0,90
TS	10 / 17	1537-1995	252	0,87
NE	46 / 86	1393-2009	242	0,78
GE	41 / 79	1270-2010	278	0,56
AM	25 / 56	1592-2009	229	0,77
MI	33 / 85	1390-2009	254	0,62
RA	5 / 13	1818-2009	102	1,05
SM	20 / 40	1811-1996	164	0,57
MO	30 / 76	1481-2009	246	0,95
CO	25 / 43	1509-1995	266	0,63
LL	17 / 17	1338-1997	277	0,67
CG	25 / 54	1510-1995	254	0,63
VM	12 / 23	1476-1995	234	0,73
BI	11 / 20	1707-1996	196	0,54
SB	53 / 95	1512-2009	308	0,62
FR1	12 / 25	1438-1947	305	–
ON	14 / 27	1531-1998	234	0,68
SC	65 / 119	1421-2010	262	0,68
MR	17 / 34	1795-1998	156	0,64
CU	10 / 20	1871-1997	98	1,66
GU	27 / 42	1800-2011	122	1,75
RE	20 / 47	1572-2010	202	0,80
PA	8 / 16	1755-1995	118	0,81
TE	35 / 68	1730-2008	157	1,07
AT	15 / 33	1397-2010	339	0,51
CN	25 / 57	1364-2010	252	0,44
VI	24 / 42	1561-2010	244	0,83

¹ En el sitio FR sólo tres árboles vivos cubrían el periodo 1900-1995 por lo que no se presentan los datos correspondientes a la anchura del anillo.

Tabla 2. Número de árboles y radios muestreados por bosque y datos de longitud y de anchura medias del anillo anual de crecimiento. Esta última variable se calculó para el periodo común 1900-1995.

Table 2. Number of sampled trees and cores in each site and related data (mean length of series and mean annual tree-ring width). The last variable was calculated for the common period 1900-1995.

Para estimar la edad del árbol a 1,3 m de altura se hicieron correcciones de los anillos ausentes hasta la médula teórica en aquellas muestras que no presentaban médula. Estas estimas se realizan mediante métodos geométricos (NORTON *et al.* 1987) asumiendo un crecimiento concéntrico y transformando la distancia hasta el centro teórico en número de anillos perdidos (véanse los detalles en GALVÁN *et al.* 2012).

Una vez las series han sido correctamente dadas y medidas se procedió a su estandarización y a la eliminación de la autocorrelación temporal y de las tendencias de la anchura del anillo debidas al aumento de la edad y del tamaño del árbol (COOK & KAIRIUSKIS, 1990). En general los anillos más próximos a la médula tienden a ser más anchos que aquellos más próximos a la corteza independientemente de las condiciones climáticas en las que se hayan formado dichos anillos. Las series de anchura de cada radio fueron estandarizadas y sometidas a una eliminación doble de tendencias mediante el ajuste de funciones exponenciales negativas y de polinomios flexibles o «splines» de longitud igual a 20 años (COOK & PETERS, 1981). El objetivo de usar una longitud tan corta de dichos polinomios fue eliminar tendencias de crecimiento que predominan en periodos superiores a las décadas y retener la variabilidad de alta frecuencia del crecimiento (anual a decenal) cuya respuesta al clima pretendemos analizar. Una vez eliminada la tendencia las series resultantes de índices adimensionales de crecimiento son procesadas mediante modelos autorregresivos para modelar y eliminar la autocorrelación temporal, que suele ser mayoritariamente de primer orden. Este último proceso es imprescindible para realizar ciertos análisis estadísticos paramétricos con dichas series tales como correlaciones de Pearson con variables ambientales y climáticas. Finalmente, obtuvimos y utilizamos series residuales, es decir sin autocorrelación temporal, de crecimiento que promediamos, en orden ascendente de escala espacial, a nivel de árbol, sitio (cronología) y parque nacional. El proceso de construcción de series de crecimiento o cronologías a los tres niveles espaciales antes indicados se realizó con el programa ARSTAN (COOK 1985).

Análisis estadísticos

Utilizamos un análisis de componentes principales basado en la matriz de covarianzas de las cronologías residuales de crecimiento de los 30 sitios muestreados considerando el período común a todas ellas (1900-1995) para resumir la variabilidad en el crecimiento entre sitios de estudio en unos pocos componentes principales.

Los índices residuales de crecimiento obtenidos para cada árbol y para cada sitio, así como el primer componente principal considerando todos los sitios, se compararon con datos climáticos mensuales (TMMax., temperatura media de las máximas; TMMin., temperatura media de las mínimas; Prec, precipitación) procedentes de la base de datos CRU TS 3.1 (período 1901-2009) de la Climate Research Unit y correspondientes a la cuadrícula de 0,5° que incluyera el sitio de estudio de dichos árboles (CRU, 2008). Este mismo análisis se realizó para los dos primeros componentes principales de las series de crecimiento de todos los sitios de estudio. En el caso de áreas regionales como los dos parques nacionales estudiados o en el caso de los Pirineos se estandarizaron y después se promediaron los datos climáticos correspondientes a distintas cuadrículas de 0,5°. Los datos climáticos se obtuvieron utilizando la página web Climate Explorer del Real Servicio Meteorológico de los Países Bajos (<http://cli.mexp.knmi.nl>). Los índices de crecimiento se compararon con los datos climáticos para el período común de 1901-1995 mediante correlaciones de Pearson y considerando la ventana temporal desde octubre previo hasta septiembre del año de formación del anillo. Esta ventana se seleccionó atendiendo a resultados previos y a datos existentes tanto sobre la formación del anillo de la especie de estudio (CAMARERO *et al.* 1998) como sobre las relaciones crecimiento-clima (TARDIF *et al.* 2003).

Primero, se estudiaron las relaciones individuales entre características a nivel de árbol (altitud, edad, tamaño, etcétera) y las respuestas al clima cuantificadas mediante correlaciones de Pearson entre los índices de crecimiento de cada árbol y las variables climáticas más importantes identificadas a nivel de parque nacional y de sitio.

Después, para detectar las principales variables climáticas que explican el crecimiento a nivel de sitio y de individuo utilizamos modelos lineales mixtos considerando como variable de respuesta el índice de crecimiento de cada árbol para el periodo 1901-1995 y como predictores una serie de variables climáticas mensuales y sus combinaciones (factores fijos) (véase por ejemplo ETTINGER *et al.* 2011). Estos análisis se realizaron a nivel de los dos parques nacionales, considerando los sitios como factores aleatorios anidados dentro de cada una de las zonas, y a nivel de sitio considerando los árboles de cada bosque como factor aleatorio. Para determinar las combinaciones de variables climáticas que mejor explicaban el crecimiento a nivel de sitio y de árbol ajustamos 32 modelos por parque nacional y sitio que incluyeran todas aquellas variables relevantes para el crecimiento y con sentido biológico basándonos en estudios previos (GUTIÉRREZ, 1991; CAMARERO, 1999; TARDIF *et al.* 2003). Todos los modelos ajustados incluyeron las siguientes variables climáticas mensuales que fueron previamente estandarizadas (restando a cada valor la media y dividiéndolo por la desviación estándar): temperatura media de las máximas de noviembre del año previo (abreviada como pTMx11); temperatura media de las mínimas de mayo (abreviada como TMi5); precipitación del diciembre previo (abreviada como pP12); temperatura media de las mínimas de marzo (abreviada como TMi3) y precipitación de junio (abreviada como P6). Dichas variables no presentaron relaciones fuertes entre ellas lo que constituye un problema para los modelos debido a la colinealidad entre variables explicativas del crecimiento. Los modelos se estimaron mediante métodos de máxima verosimilitud y uno de ellos fue un modelo nulo basado en un intercepto y que no incluyó variables climáticas. Se ordenaron y seleccionaron los modelos obtenidos según el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), que penaliza modelos complejos (un valor menor de AIC suele corresponder a modelos más parsimoniosos y sencillos), y la diferencia de dicho valor para cada modelo respecto al modelo mejor (Δ_i) (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Mediante un proceso recursivo de ajuste se busca un modelo «óptimo» que minimice el valor de AIC.

También se obtuvo la probabilidad relativa de que el modelo seleccionado sea el mejor para los datos observados (W_i) y el porcentaje de variabilidad de la serie media de cada parque nacional o bosque explicado por los modelos ajustados (R^2). Para cada parque nacional se presentan los cinco mejores modelos seleccionados mientras que para cada sitio se muestra el mejor modelo seleccionado y los parámetros asociados al intercepto y a las variables climáticas evaluadas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012) y los modelos lineales mixtos se ejecutaron usando la rutina *nlme* de dicho programa (PINHEIRO *et al.* 2012).

Reconstrucciones dendroclimáticas

Para ilustrar la potencialidad de la reconstrucción dendroclimática en los sitios estudiados se emplearon datos de densidad máxima de la madera procedente de ocho árboles viejos cuyas series habían sido sincronizadas y comprendían el periodo 1700-2008. Para obtener los datos de densidad de la madera se extrajo un testigo de madera adicional en cada árbol con una barrena Pressler de 12 mm de diámetro interior y tomando dicha muestra a 1,3 m de altura y perpendicular al tronco. Las muestras fueron almacenadas y sometidas a un proceso de extracción de resina y se cortó una lámina fina de cada una para obtener imágenes radiográficas de alta resolución en las que se midió la densidad máxima de cada anillo mediante un scanner Itrax WoodScanner (Cox Analytical Systems, Suecia) (véanse más detalles en GRUDD, 2008). Las imágenes obtenidas son analizadas usando el programa WinDendro (Regent Instruments, Canada) y estimando la densidad como distintos niveles de intensidad de grises.

Se obtuvo así una serie media residual de densidad máxima usando el programa ARSTAN (COOK, 1985) tal y como se ha explicado anteriormente con las series de anchura del anillo. Dicha serie se comparó con variables climáticas mensuales (derivadas de la base de datos CRU TS 3.1) y se obtuvo la máxima correlación ($r = 0,46$; $P < 0,001$) entre las temperaturas medias má-

ximas de mayo y la densidad máxima de la madera. Por tanto se decidió usar dicha variable climática como variable objeto de reconstrucción usando como predictor («proxy») la densidad máxima de los anillos de crecimiento.

Las reconstrucciones dendroclimáticas se basan en la función de transferencia, un modelo de regresión lineal basado en la relación entre la variable dendrocronológica empleada como predictor (la densidad máxima en este caso) y los datos instrumentales climáticos (predictandos) (FRITTS, 1976). En este caso la función de transferencia de la temperatura máxima de mayo (TMMay) con respecto a la densidad máxima (DMax), para el periodo completo de calibración 1940-1995, fue la siguiente:

$$\text{TMMay} = 12,281 * \text{DMax} + 5,148$$

Aun cuando la relación entre el «proxy» y la variable climática sea estadísticamente significativa como en este caso, debe comprobarse que dicha relación es estable a lo largo del tiempo. Para ello se dividió el periodo completo de calibración en dos sub-periodos (1940-1967 y 1968-1995), sobre cada uno de los cuales se ajustó de nuevo un modelo de calibración entre la variable climática y los índices de densidad. En el siguiente paso, denominado verificación, se estimó la temperatura máxima de mayo de un subperiodo a partir de los parámetros obtenidos con el modelo del otro subperiodo. Se suelen emplear diversos estadísticos de verificación para comprobar si los valores predichos por el modelo de calibración encajan con los valores observados en el periodo de verificación. En nuestro caso hemos empleado el coeficiente de determinación (R^2) y la reducción del error (RE) cuyos valores deben ser altos y positivos, respectivamente, en el caso de que la reconstrucción sea robusta (FRITTS 1976; BRIFFA *et al.* 1996). Para mejorar la estabilidad temporal de la relación entre la variable climática y el «proxy» se ha llevado a cabo una calibración-verificación cruzada. Es decir, el proceso anterior se ha repetido considerando al subperiodo inicial de verificación como el nuevo subperiodo de calibración, y al subperiodo inicial de calibración como el nuevo subperiodo de verificación.

Direcciones futuras: factores climáticos que controlan la regeneración y la mortalidad

En el proyecto recientemente concedido *Reconstruyendo la historia de los bosques pirenaicos para mejorar su gestión y predecir su respuesta al cambio climático* (referencia 387/2011) pretendemos extender nuestros hallazgos para entender qué factores climáticos controlan los patrones demográficos (reclutamiento, mortalidad) de los bosques pirenaicos de *P. uncinata*. Este planteamiento asume que condiciones climáticas favorables o desfavorables serán factores importantes a la hora de controlar los episodios de reclutamiento y de mortalidad de las especies de árboles (véase por ejemplo VILLALBA & VEBLEN 1997, 1998; BROWN & WU 2005), aparte de considerar la historia de uso y gestión que ha sido muy intensa y ha afectado a gran parte de los bosques pirenaicos como por ejemplo los abetares (CAMARERO *et al.* 2011).

En este trabajo presentamos algunos resultados preliminares relacionados con dicho proyecto para ilustrar las direcciones futuras de nuestra investigación. Partiendo de los muestreos realizados en ambos parques nacionales hemos estimado la frecuencia de mortalidad reciente y la hemos relacionado con los niveles de sequía a nivel regional, como posible factor explicativo de la mortalidad, basados en el índice de Palmer (datos para cuadrículas de 0,5° obtenidos a través de la página web Climate Explorer). Se ha considerado mortalidad reciente aquella referida a fechas de muerte en series de crecimiento perfectamente sincronizadas y correspondientes a árboles con corteza, lo que asegura que los últimos anillos formados corresponden a la fecha de muerte, dada la rapidez en que la albura y la corteza pueden descomponerse y desaparecer tras la muerte del árbol (MARGOLIS *et al.* 2007). Se han calculado dos grados de incertidumbre en la fecha estimada de muerte considerada cuando los árboles dejaron de crecer al menos dos años antes del año de muestreo: (1) baja cuando los dos testigos del árbol muestran el último anillo el mismo año y (2) alta cuando sólo un testigo del árbol muestra el último anillo. El porcentaje de muertos fue corregido por el número anual de árboles muestreados siguiendo el método propuesto por OSBORN *et al.* (1997).

RESULTADOS

Características de las series de crecimiento radial

Las series de crecimiento más largas y que alcanzaron periodos más antiguos fueron las obtenidas en dos sitios situados en la zona del PNASM, concretamente en tono al Estany Gerber (sitio GE, periodo 1270-2010, 741 años) y en el Barranc de Llacs (sitio LL, periodo 1338-1997, 660 años) seguidas por el bosque situado en Larra-La Contienda (sitio CN, periodo 1364-2010, 647 años) (Tabla 2). En el entorno de PNOMP las series más largas con individuos vivos se obtuvieron en la Senda de los Cazadores (sitio SC, periodo 1421-2010, 590 años) y en el monte Sobrestivo (sitio SB, periodo 1512-2009, 498 años) ya que la mayoría de los árboles de Foratarruego (sitio FR, periodo 1438-1947, 510 años) estaban muertos. La longitud media de las series de crecimiento fue de 222 años (223 y 233 años en los bosques de PNOMP y PNASM, respectivamente) (Tabla 2), lo que implica que se midieron en torno a 288.000 anillos anuales de crecimiento.

El anillo anual de crecimiento medio formado en el periodo común 1900-1995 tenía una anchura de 0,79 mm, siendo ligeramente superior en los bosques de PNOMP (0,80 mm) que en los de PNASM (0,72 mm) (Tabla 2). El crecimiento radial medio estaba influido por múltiples factores, que además estaban a menudo relacionados entre sí, como la altitud y la edad del árbol (por ejemplo los sitios LA, NE, GE y AM estaban dominados por árboles viejos situados a elevada altitud o, por el contrario, el sitio CU dominado por árboles jóvenes) o la competencia entre árboles más o menos coetáneos en condiciones de elevada densidad (por ejemplo en los sitios SM y MR). En general, se observó que la anchura media del anillo durante el periodo 1901-1995 estaba relacionada de forma negativa con la longitud media de las series de cada sitio ($r = -0,65$; $P < 0,001$), y por tanto la edad media de los árboles fue el principal determinante a nivel de sitio de los patrones recientes de crecimiento radial. Esta asociación disminuía pero seguía siendo significativa ($r = -0,52$; $P = 0,004$) al excluir los dos bos-

ques más jóvenes situados en Las Cutas (sitio CU, PNOMP) y Guara (sitio GU).

Crecimiento y respuesta al clima a escala de toda el área de distribución

El análisis de componentes principales detectó que gran parte de la variabilidad del crecimiento se concentraba en el primer componente principal (54,11%) mientras que el segundo componente recogía un porcentaje mucho menor (7,14%) (Figura 3). Estos resultados eran similares si repetíamos el análisis considerando sólo aquellas cronologías de bosques situados en la cadena pirenaica obteniéndose porcentajes de 54,10% y 9,39% de la varianza para los componentes primero y segundo, respectivamente (resultados no mostrados). Las cronologías medias de crecimiento de los sitios de PNASM se agruparon juntas en el diagrama definido por los dos componentes principales, indicando una elevada coherencia en cuanto a su crecimiento, con la excepción de bosques jóvenes de baja altitud (SM) o de bosques mixtos de pino y abeto situados a altitudes intermedias (caso de la Mata de València, sitio MA). Sin embargo, las cronologías de PNOMP aparecieron muy dispersas indicando una gran heterogeneidad en sus series de crecimiento que mostraron similitudes con poblaciones de los Pirineos centrales y occidentales (sitios CU-CN, sitios SB-SC-AT). En posiciones extremas del diagrama aparecieron los bosques del Sistema Ibérico situados en límite de distribución de la especie (sitios TE y VI) y bosques jóvenes de PNOMP (sitios MR y CU). El primer componente principal estaba relacionado con la longitud media de las series ($r = 0,66$; $P < 0,001$) y con su altitud ($r = 0,64$; $P < 0,001$), mientras que el segundo componente está relacionado de manera negativa con la longitud ($r = -0,81$; $P < 0,001$), es decir correspondía a un gradiente E-O. Este último resultado era muy patente considerando sólo las cronologías de bosques pirenaicos (Figura 3).

Con respecto a la variabilidad temporal a lo largo del s. XX, el primer componente principal calculado para todos los sitios mostró una mayor variabilidad interanual en la segunda

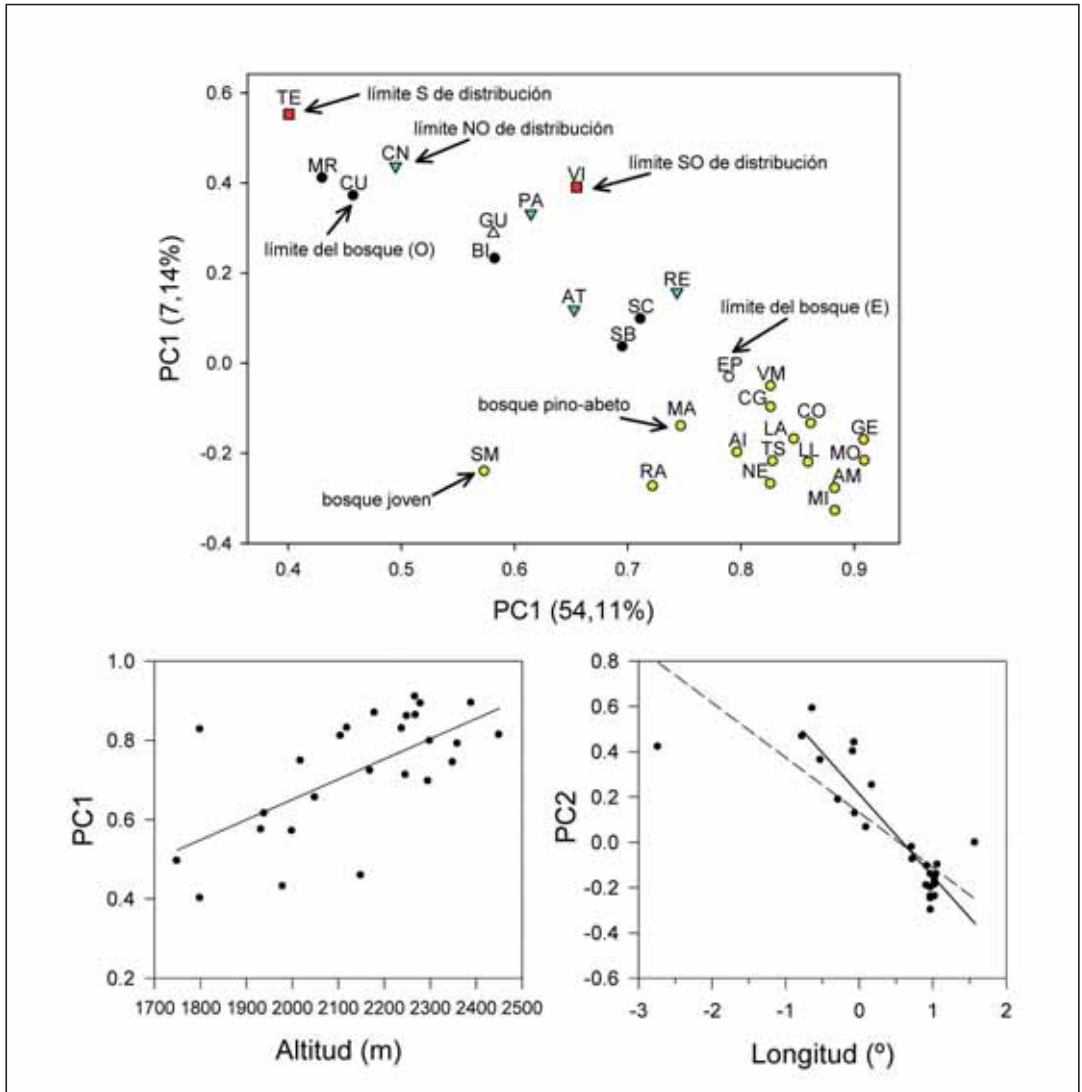


Figura 3. Diagrama representando las posiciones de las cronologías medias de crecimiento de cada sitio en los dos primeros componentes principales (códigos de los sitios como en la Tabla 1) y relaciones principales entre los valores de dichos componentes (PC1, primer componente; PC2, segundo componente) y variables ambientales (gráficos inferiores –se ajustaron dos regresiones lineales a la relación entre la longitud y el PC2 considerando o sin considerar el límite SO de la especie, sitio VI en Figura 2). En el gráfico superior se indican bosques con características peculiares o situados en el límite de distribución y se muestran con distintos símbolos los bosques según su localización geográfica (PNOMP, círculos negros; PNASM, círculos claros; bosques del Pirineo occidental y central, triángulos boca abajo; bosques del Sistema Ibérico, cuadrados; bosque del Pirineo oriental, círculo vacío; bosque pre-pirenaico, triángulo boca arriba).

Figure 3. Diagram showing the scores of the site chronologies for the first two principal components (sites codes are as in Table 1) and main relationships of those components with environmental variables (PC1, first component; PC2, second component) (lower figures –two linear regressions were fitted to the relationship between longitude and the PC2 considering or not considering the SW limit of distribution of the species, site VI in Figure 2). In the upper graph particular stands or those located near the distribution limit of the species are indicated and different symbols correspond to sites from different geographical areas (PNOMP, black circles; PNASM, gray-filled circles; forests from the western and central Pyrenees, downward triangles; forests from the Iberian System, squares; stand from the eastern Pyrenees, empty circle; pre-Pyrenean forest, upward triangle).

que en la primera mitad del s. XX (Figura 4). Dicho resultado era patente considerando el mismo análisis pero sólo con los bosques de PNASM aunque este aumento en la variabilidad no era tan evidente considerando los bosques de PNOMP.

Al relacionar el primer componente principal de todos los sitios con variables climáticas mensuales encontramos que el crecimiento de *P. uncinata* aumentaba en respuesta a noviembre previos

más cálidos así como a temperaturas medias mínimas elevadas en mayo del año de formación del anillo de crecimiento (Figura 5). En cuanto a las precipitaciones, un verano húmedo favorecía el crecimiento aunque dicha relación no era significativa ($P > 0,05$). El segundo componente principal mostró relaciones significativas y negativas con la temperatura media mínima del diciembre previo y también, aunque no fueron significativas, con las precipitaciones del invierno previo (diciembre, enero).

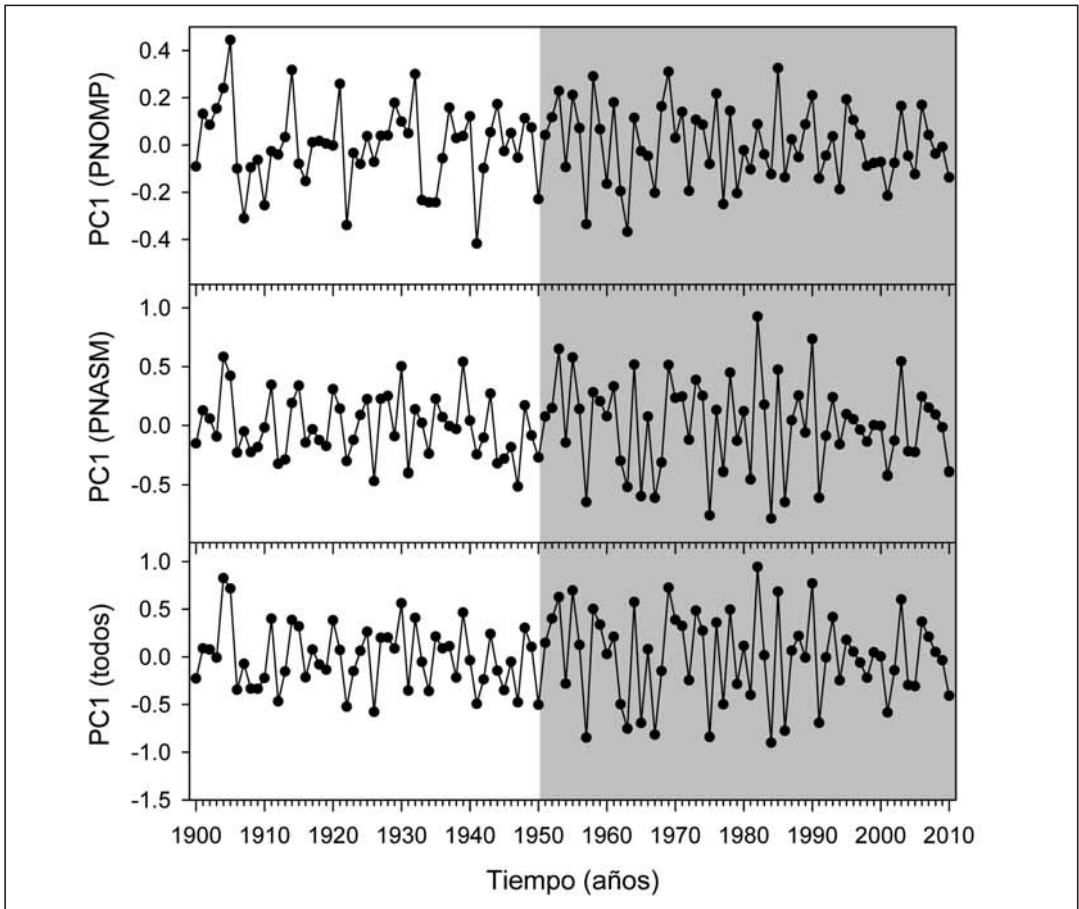


Figura 4. Variabilidad temporal del crecimiento a lo largo del siglo XX según el primer componente principal de un análisis de componentes principales considerando los sitios de los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP), Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) y todos los sitios (gráfico inferior). En gris se enfatiza la segunda mitad del s. XX cuando se observa un aumento de la variabilidad interanual considerando todos los sitios muestreados.

Figure 4. Temporal variability in growth observed throughout the 20th century considering the first component of a principal component analysis based on sites sampled in the Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Parks or based on all sites (lower graph). The gray area highlight the second half of the 20th century when there was an increase in the interannual variability of growth considering all sampled sites.

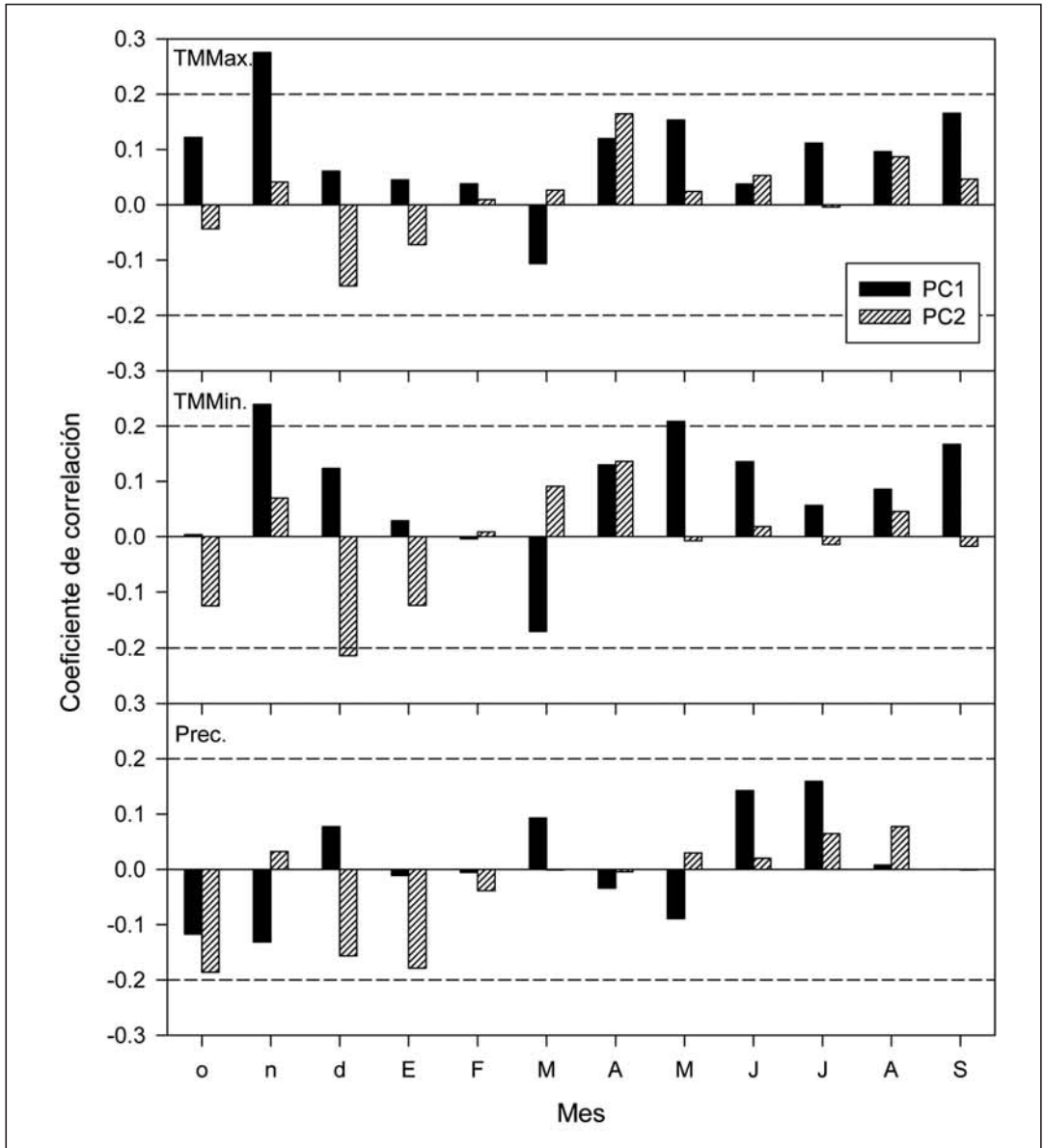


Figura 5. Correlaciones entre los dos primeros componentes principales (PC1, PC2) considerando las series de crecimiento de todos los sitios y variables climáticas mensuales (TMMax., temperatura media de las máximas; TMMin., temperatura media de las mínimas; Prec, precipitación total). Se calcularon coeficientes de correlación de Pearson comparando las variables para meses previos al año de formación del anillo (abreviados con minúsculas) y meses del año de formación (abreviados con mayúsculas) desde el octubre previo hasta septiembre. Las líneas discontinuas horizontales corresponden al nivel de probabilidad de $P=0,05$.

Figure 5. Correlations calculated between the first two principal components (PC1, PC2) considering the growth series of all sampled sites and monthly climatic variables (TMMax., mean maximum temperatures; TMMin., mean minimum temperatures; Prec, total precipitation). We calculated Pearson correlation coefficients comparing the variables for months previous to the year of tree-ring formation (months abbreviated with lowercase letters) and months of the year of tree-ring formation (months abbreviated with uppercase letters) from previous October up to current September. The horizontal dashed lines correspond to the $P = 0.05$ probability level.

Crecimiento y respuesta al clima a escala de bosque

La coherencia y similitud en el crecimiento entre series medias de cada sitio situadas en cada parque nacional fue alta y significativa, particularmente en PNASM (Figura 6). Sólo destacó dentro

del PNOMP el sitio BI por su baja similitud con el resto de bosques próximos, comparable, aunque a otra escala, con las diferencias entre el bosque situado en el límite meridional de la especie (TE) respecto al resto de sitios (véase la Figura 3). En cuanto a la variabilidad a frecuencias temporales próximas a las décadas las series medias de

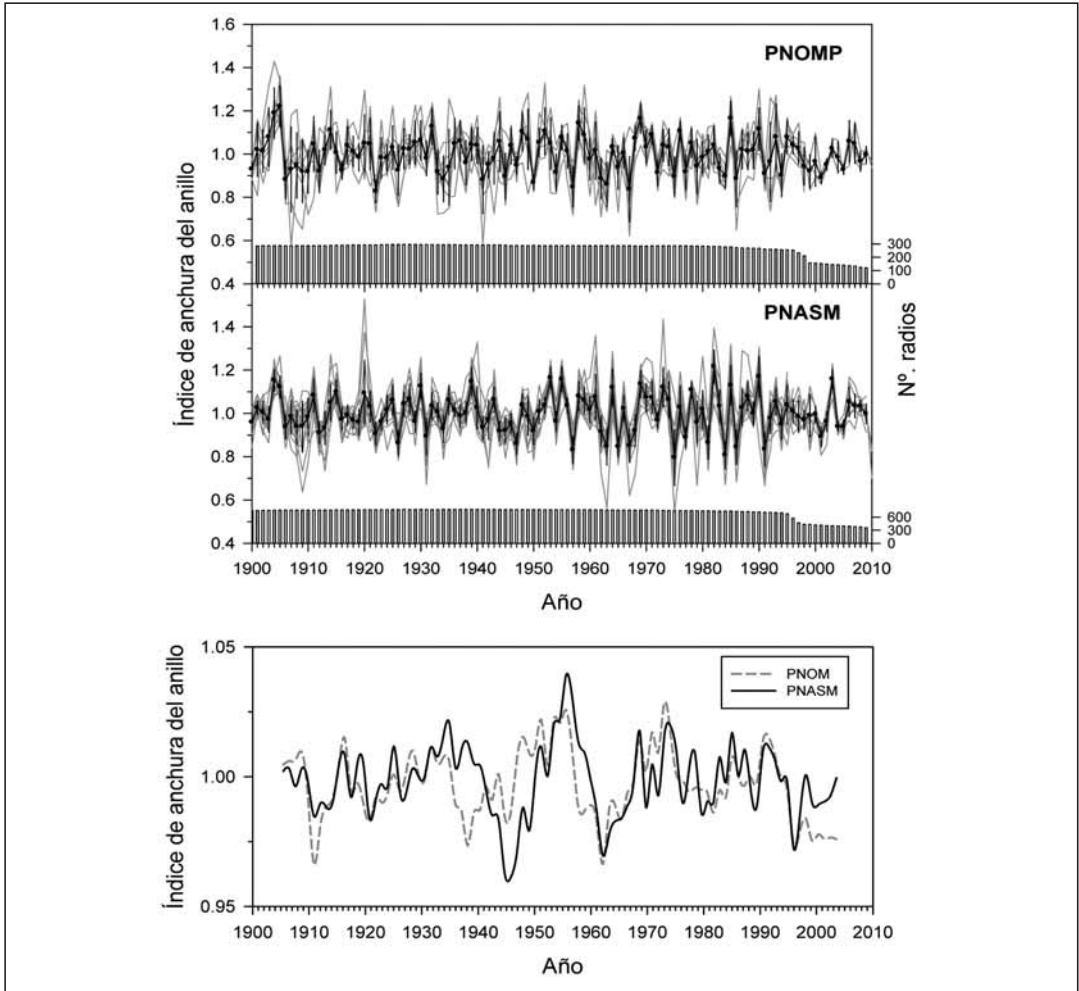


Figura 6. Patrón temporal de las series medias de crecimiento (índices residuales) de los sitios (líneas finas) muestreados en los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) y series medias para cada Parque (líneas negras gruesas). La escala a la derecha muestra el número anual de radios considerados (columnas). El gráfico inferior muestra las series medias de cada Parque Nacional suavizadas (suavizado local tipo “loess”, proporción 0,1, polinomio de grado 3) para destacar sus similitudes.

Figure 6. Temporal patterns of mean growth series (residual indices, thin lines) for sites sampled in the Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Parks and mean series (thick black lines) for each Park. The right-axis scale showed the annual number of measured radii (bars). The low graph shows the smoothed mean series for each National Park (“loess” local smoother, sampling proportion 0.1, polynomial degree 3) to emphasize their similarities.

ambos parques nacionales mostraron gran similitud indicando una respuesta común al clima regional pirenaico. Por ejemplo, detectamos episodios de elevado crecimiento entre 1950 y 1955 así como a comienzos de las décadas de 1930-1939 y 1970-1979, mientras que los descensos de crecimiento fueron notables a mediados de

las décadas de 1940-1949, 1960-1969, 1970-1979, 1980-1979 y 1990-1999.

A nivel de sitio, en los bosques de PNOMP la principal respuesta de crecimiento fue a las temperaturas medias de las máximas y de las mínimas del noviembre previo así como a las

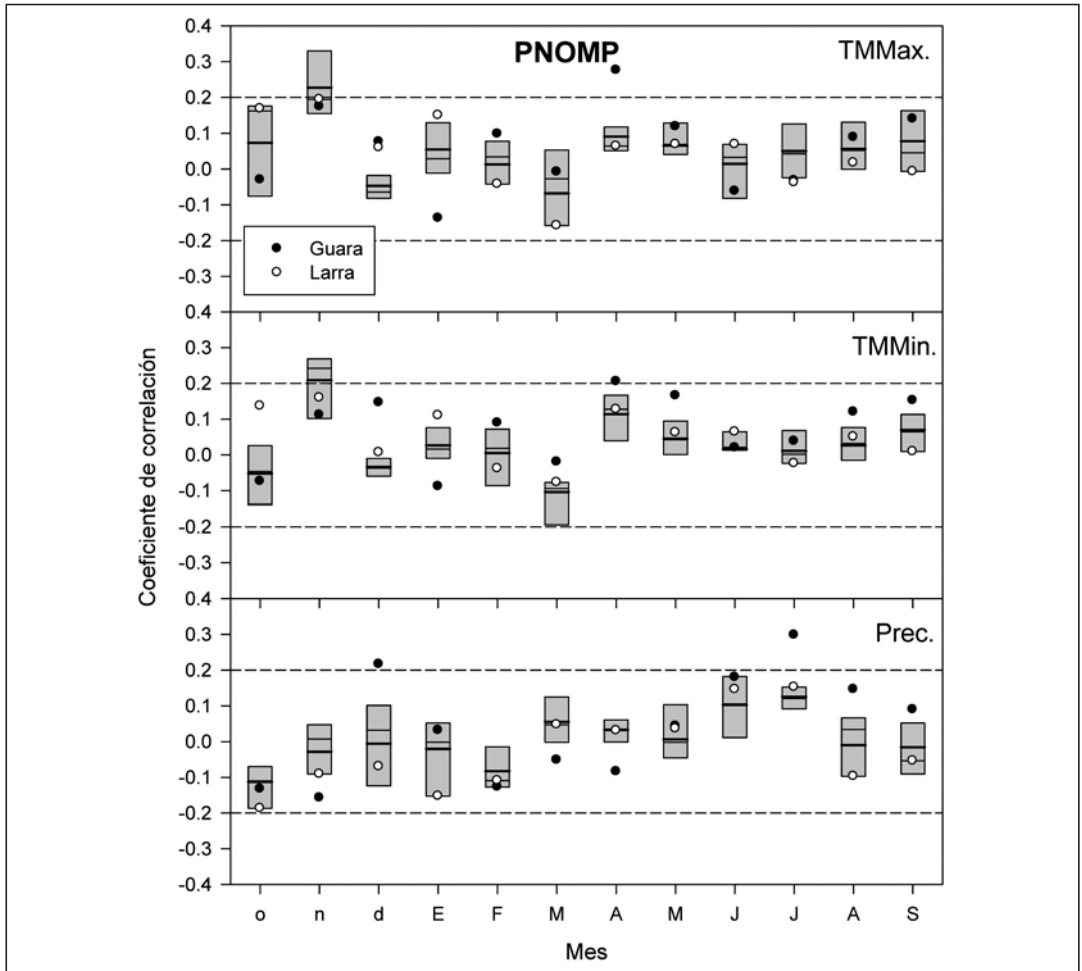


Figura 7. Gráficos de cajas mostrando las correlaciones entre las series medias de crecimiento de cada sitio del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) respecto a variables climáticas mensuales (símbolos y abreviaturas como en la Figura 5). Los gráficos de cajas incluyen los percentiles del 25th (límite inferior de la caja) y del 75th (límite superior de la caja) de las correlaciones y muestran la correlación media (línea gruesa) y la mediana (línea fina). Las correlaciones se comparan con las obtenidas para un sitio prepirenaico (Guara, símbolos negros) y otro de los Pirineos occidentales (Larra, círculos vacíos).

Figure 7. Box plots showing the correlations between growth series from Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) National Park and monthly climatic variables (symbols and abbreviations are as in Figure 5). The box plots include the 25th and 75th percentiles of correlations (lower and upper edges of boxes respectively) and show the mean (thick line) and median (thin line) values of growth-climate correlations. The correlations for PNOMP sites are compared with those obtained for a pre-Pyrenean site (Guara, black circles) and a site from the Western Pyrenees (Larra, empty circles).

temperaturas medias de las mínimas de abril y a las precipitaciones de junio y julio del año de crecimiento (Figura 7). La respuesta a las precipitaciones fue algo similar a la observada en un sitio prepirenaico (Guara, sitio GU) bajo condiciones submediterráneas mientras que la respuesta a la temperatura de noviembre fue similar a la observada en ese sitio y en otro bosque occidental pirenaico (Larra, sitio CN). Sólo elevadas temperaturas medias de las mínimas

de marzo estuvieron relacionadas con la producción de anillos estrechos. En los sitios de PNASM, las respuestas del crecimiento al clima fueron similares a las antes comentadas siendo mayor la influencia negativa de las mínimas de marzo sobre el crecimiento y apareciendo una influencia positiva sobre el crecimiento de mayos cálidos, particularmente en lo referido a las temperaturas mínimas que suelen ser las nocturnas (Figura 8).

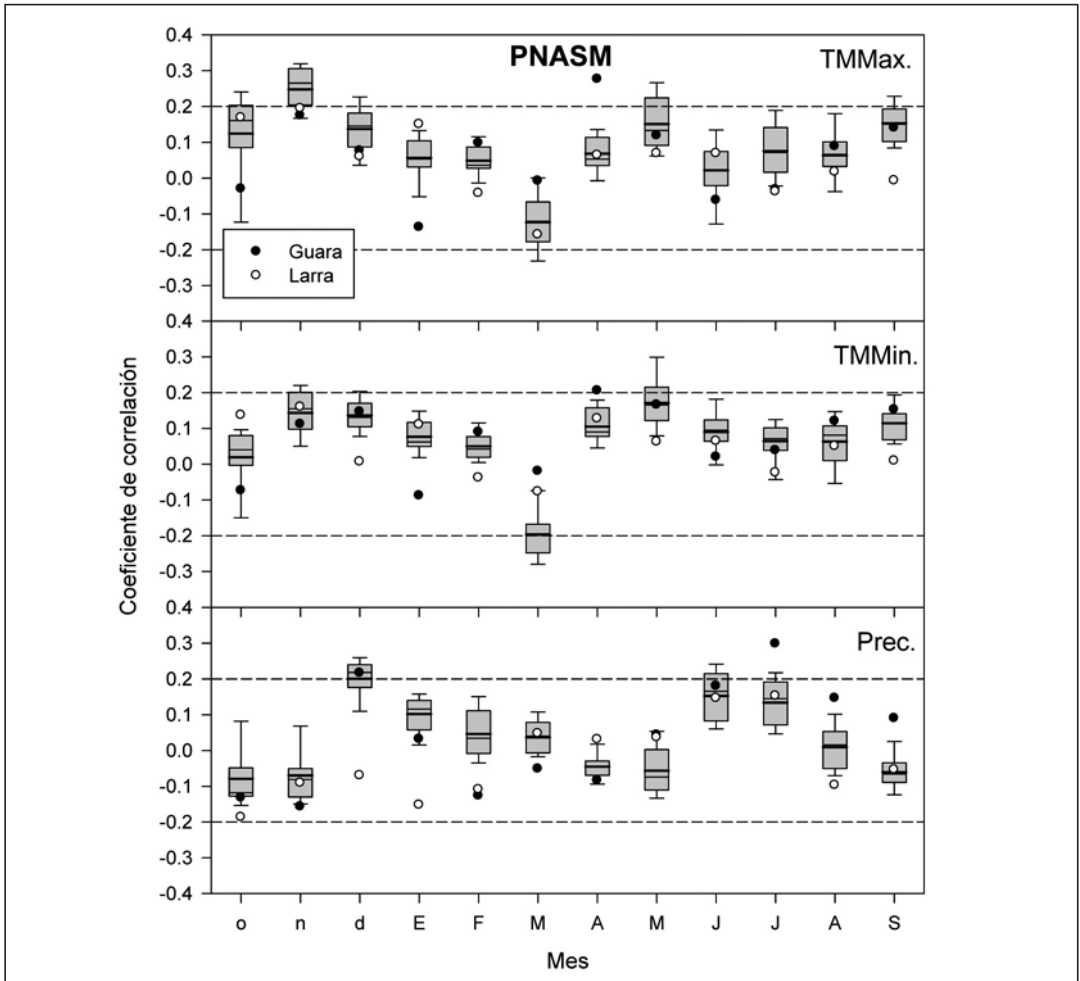


Figura 8. Gráficos de cajas mostrando las correlaciones entre las series medias de crecimiento de cada sitio del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) respecto a variables climáticas mensuales (símbolos y abreviaturas como en las Figuras 5 y 7). Las barras de error inferior y superior muestran los percentiles del 5% y 95%.

Figure 8. Box plots showing the correlations between growth series from Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Park and monthly climatic variables (symbols and abbreviations are as in Figures 5 and 7). The lower and upper error bars correspond to the 5th and 95th percentiles, respectively.

Crecimiento y respuesta al clima a escala de árbol

A nivel de árbol, en el PNOMP el crecimiento respondió de forma positiva en la mayoría de los árboles a un noviembre previo cálido (Figura 9). En el PNASM, la mayoría de los árboles también respondieron aumentando su crecimiento en respuesta a noviembre previos cálidos, particularmente en respuesta a temperaturas máxi-

mas elevadas, así como a diciembres previos húmedos y mayo con elevadas temperaturas mínimas (Figura 10). Comparativamente, los árboles del límite noroccidental de distribución en Larra mostraron un menor crecimiento en respuesta a marzo cálidos mientras que los árboles del límite meridional prepirenaico en Guara mostraron respuestas positivas a elevadas temperaturas en abril y a precipitaciones altas en junio y julio (Figura 11).

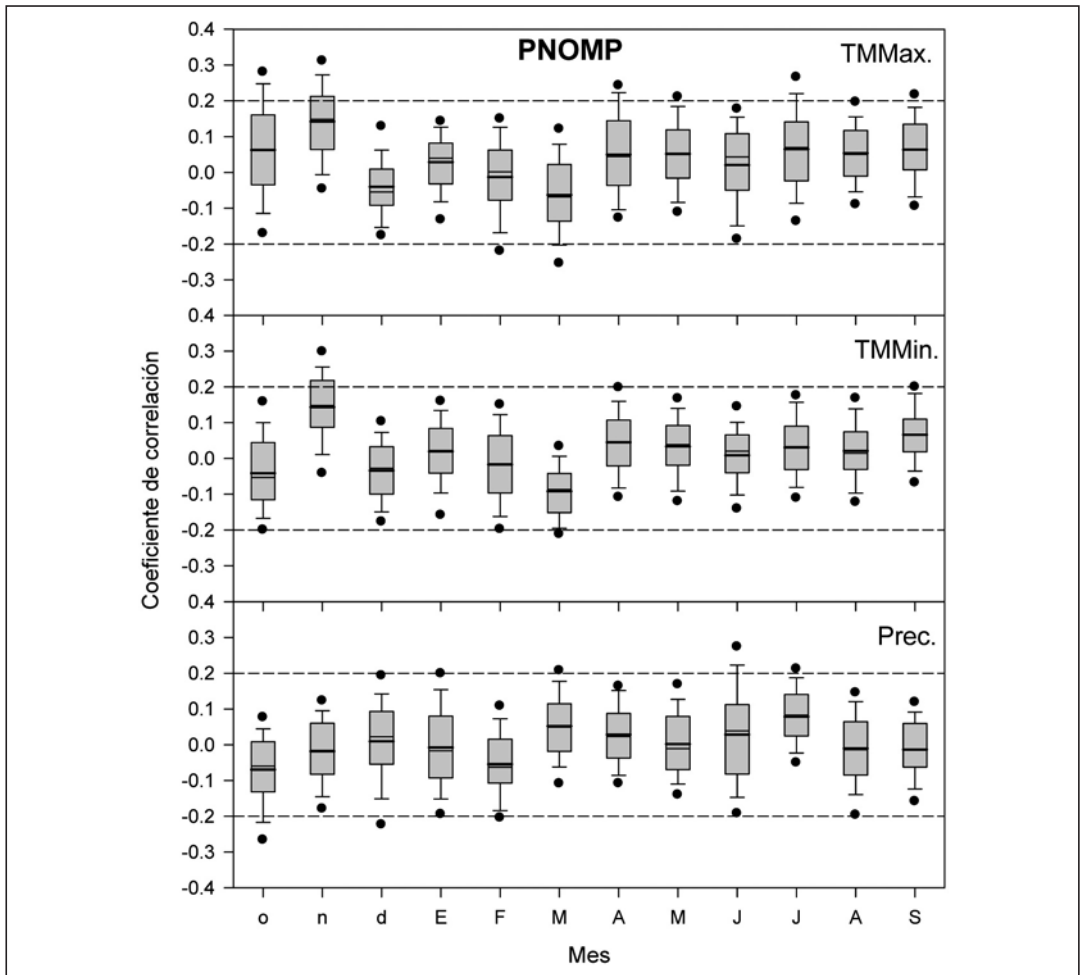


Figura 9. Gráficos de cajas mostrando las correlaciones entre las series medias de crecimiento de cada árbol de los sitios del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) respecto a variables climáticas mensuales (símbolos y abreviaturas como en las Figuras 5, 7 y 8). Se muestran los valores extremos inferiores o superiores a los percentiles del 5^o y 95^o.

Figure 9. Box plots showing the correlations between growth series from trees sampled in sites of the Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) National Park and monthly climatic variables (symbols and abbreviations are as in Figures 5, 7 and 8). The outliers located below and above the 5th and 95th percentiles are also displayed.

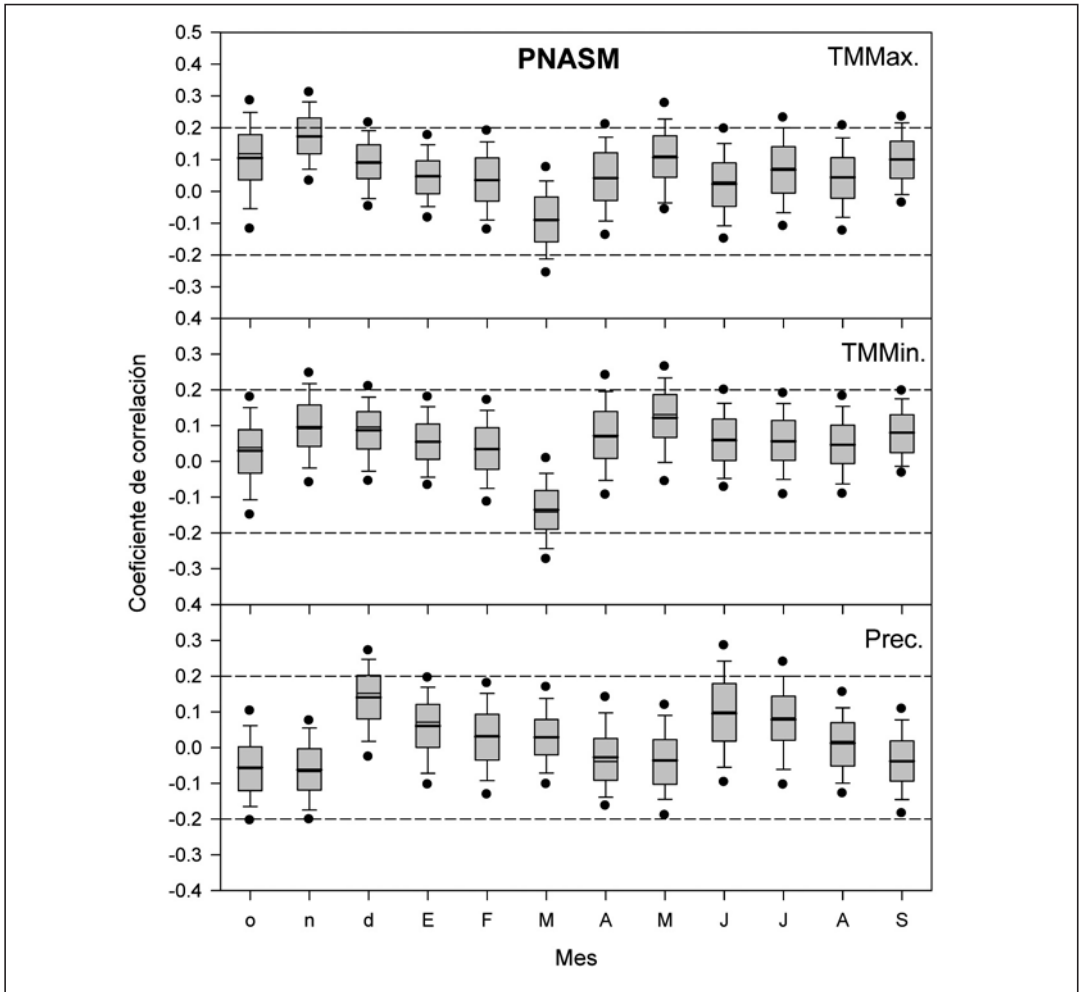


Figura 10. Gráficos de cajas mostrando las correlaciones entre las series medias de crecimiento de cada árbol de los sitios del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici respecto a variables climáticas mensuales (símbolos y abreviaturas como en las Figuras 5, 7 y 8). Se muestran los valores extremos inferiores o superiores a los percentiles del 5% y 95%.

Figure 10. Box plots showing the correlations between growth series from trees sampled in sites of the Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Park and monthly climatic variables (symbols and abbreviations as in Figures 5, 7 and 8). The outliers located below and above the 5th and 95th percentiles are also displayed.

Factores que condicionan la respuesta individual de los árboles al clima

Los principales factores que condicionan la respuesta individual de los árboles al clima fueron la altitud y la edad del árbol (Figura 12). En los sitios de PNOMP la edad del árbol estaba relacionada de forma positiva y significativa con el coeficiente de correlación entre los índices de crecimiento y la

precipitación de diciembre previo, un factor que puede favorecer el crecimiento de algunos sitios (Figura 7) y árboles (Figura 9) de PNOMP. También en PNOMP observamos que la edad aumentaba al hacerlo la pendiente, es decir que en sitios de mayor pendiente es más probable encontrar árboles más longevos que muestren a su vez una mayor sensibilidad en su crecimiento a la precipitación invernal. Por otro lado, la edad estaba ne-

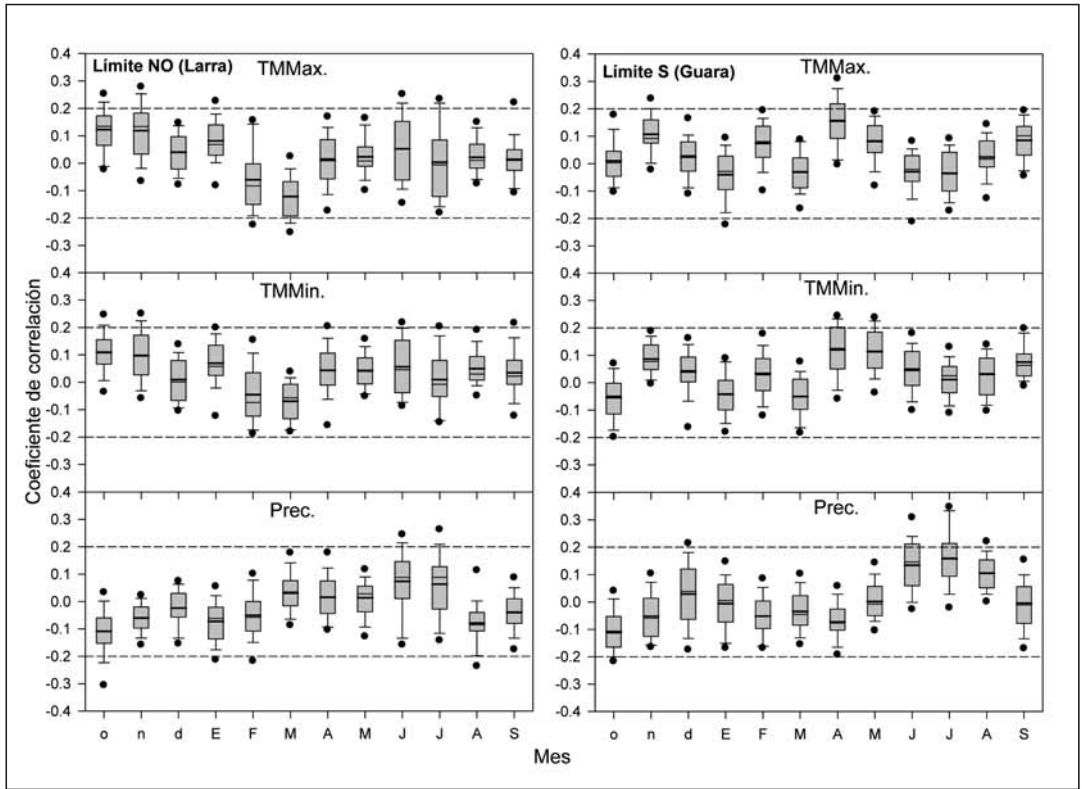


Figura 11. Gráficos de cajas mostrando las correlaciones entre las series medias de crecimiento de cada árbol de los sitios próximos a los límites nor-occidental (Larra, sitio CN) y meridional pre-pirenaico (Guara, sitio GU) de distribución de *P. uncinata* respecto a variables climáticas mensuales (símbolos y abreviaturas como en las Figuras 5, 7 y 8). Se muestran los valores extremos inferiores o superiores a los percentiles del 5% y 95%.

Figure 11. Box plots showing the correlations between growth series from trees sampled in sites located near the north-western (Larra, site CN) and southern pre-Pyrenean (Guara, site GU) limits of distribution of *P. uncinata* and monthly climatic variables (symbols and abbreviations are as in Figures 5, 7 and 8). The outliers located below and above the 5th and 95th percentiles are also displayed.

gativamente asociada con el coeficiente de correlación entre el crecimiento y la temperatura media de las máximas de marzo, un factor climático que al aumentar suele estar asociado a menores tasas de crecimiento en PNOMP a nivel de sitio (Figura 7) y de árbol (Figura 9). Es decir, los árboles longevos eran los más sensibles al efecto negativo de esta última variable climática sobre el crecimiento.

En los árboles de PNASM encontramos relaciones negativas entre la edad y la altitud del árbol y, respectivamente, los coeficientes de correlación entre el crecimiento y las temperaturas medias de las mínimas de marzo y de noviembre previo (Figura

12). Temperaturas elevadas de las mínimas de marzo y de noviembre previo afectan de forma negativa y positiva, respectivamente, al crecimiento en PNASM tanto a nivel de sitio (Figura 8) como de árbol (Figura 10). Por lo tanto, nuestros resultados indican que los árboles más longevos serán los más sensibles a los efectos negativos de marzos cálidos sobre el crecimiento de *P. uncinata* en PNASM. Además, los árboles situados en localidades a mayor altitud serán aquellos cuyo crecimiento responda positivamente menos a noviembrés cálidos en el año previo al de formación del anillo, siendo esta variable una de las más importantes para el crecimiento de *P. uncinata* en

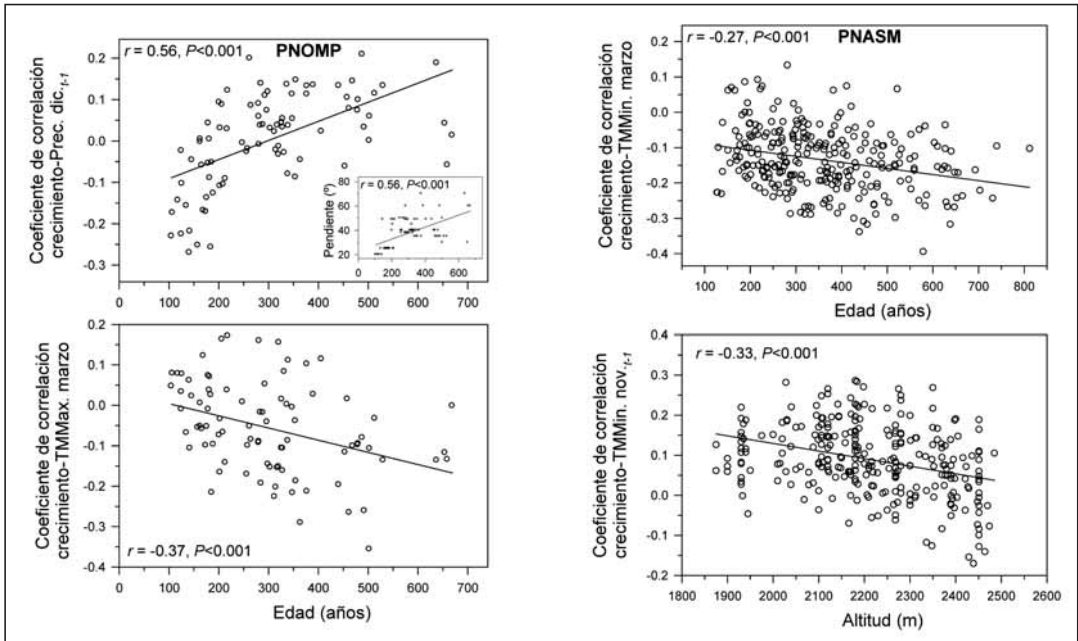


Figura 12. Relaciones a nivel de árbol y estadísticos relacionados (r , P) entre variables topográficas (altitud, pendiente) y la edad frente a la respuesta del crecimiento al clima en los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP, gráficos superiores) y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM, gráficos inferiores). En el caso de los árboles de PNOMP se muestran las relaciones entre la edad del árbol y los coeficientes de correlación entre el crecimiento (series residuales de anchura del anillo) y la precipitación del diciembre previo o la temperatura media de las máximas de marzo (el gráfico pequeño muestra la relación positiva entre pendiente y edad del árbol). En el caso de los árboles de PNASM se muestran las relaciones entre la edad y la altitud del árbol frente a las correlaciones del crecimiento con las temperaturas medias de las mínimas de marzo y del noviembre previo, respectivamente.

Figure 12. Relationships at tree level and related statistics (r , P) between topographic variables (elevation, slope) and age against the growth response to climate in the Ordesa y Monte Perdido (PNOMP, upper graphs) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM, lower graphs) National Parks. In the case of trees from PNOMP we show the relationships between tree age and the correlation coefficients obtained between growth (residual series of tree-ring width) and the previous December precipitation or the March mean maximum temperature (the inset graph shows the positive relationship between slope and tree age in PNOMP). In the case of trees from PNASM we show the relationships between tree age and elevation against the correlation coefficients obtained between growth and the mean minimum temperatures of March and the previous November, respectively.

PNASM. Este último resultado puede estar condicionado por la alta edad de los árboles situados a mayor altitud o por la existencia de respuestas no lineales ya que la máxima respuesta del crecimiento a las temperaturas de noviembre parece observarse a altitudes intermedias, concretamente entre 2.100 y 2.400 m (Figura 12).

Modelos lineales mixtos del crecimiento en función del clima a escalas de bosque y árbol

A nivel de parque nacional los modelos lineales mixtos recogieron buena parte de la variabilidad

del crecimiento aunque los modelos no fueron capaces de ajustar bien los datos de crecimiento extremo más frecuentes, como ya se ha comentado, en la segunda que en la primera mitad del siglo XX (Figura 13). Las relaciones entre los índices de crecimiento ajustados respecto a los observados a nivel de parque nacional fueron muy significativas ($P < 0,001$) en ambos parques (PNOMP, $r^2 = 0,13$; PNASM, $r^2 = 0,29$), considerando que el modelo ganador en PNASM mostró mejor ajuste que el de PNOMP. Respecto a las variables climáticas de los mejores modelos en ambos parques nacionales el crecimiento respondió positivamente y más intensamente a tem-

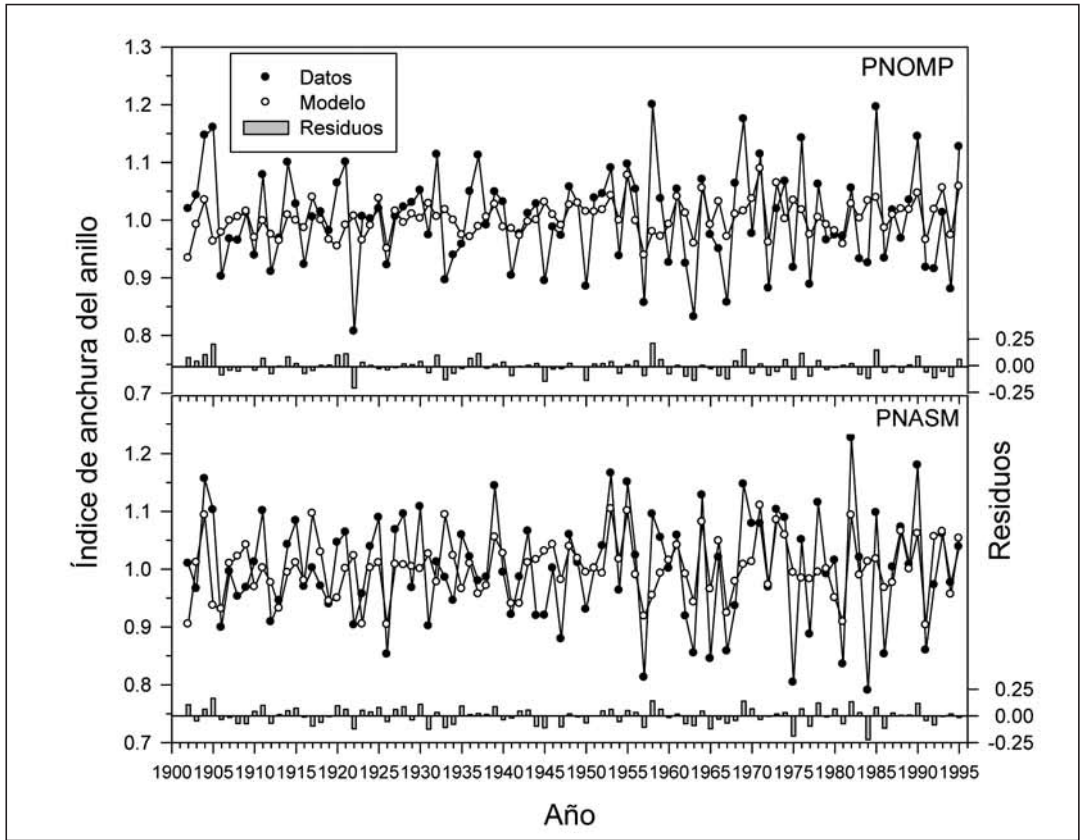


Figura 13. Modelos lineales mixtos ajustados al crecimiento (índices residuales) medio calculado para los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM). Se muestran los datos observados (círculos negros) y los ajustados por el modelo (círculos blancos) así como los residuos (barras, diferencia entre valores observados y ajustados). Para más detalles ver Tabla 3.

Figure 13. Linear mixed models fitted to mean growth (residual indices) series of Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Parks. The observed (filled symbols) and fitted (empty symbols) growth data are displayed and compared with residuals, i.e. the difference between observed and fitted data (bars). See Table 3 for more details.

peraturas elevadas de las mínimas de noviembre previo y de mayo (Tabla 3). En PNOM el efecto negativo de las temperaturas elevadas de las mínimas de marzo fue el segundo factor climático más importante, mientras que en PNASM los efectos de las precipitaciones del diciembre previo y de junio ocuparon posiciones secundarias como predictores del crecimiento.

A nivel de árbol y para cada sitio muestreado en ambos parques nacionales detectamos una gran variabilidad en cuanto al porcentaje de varianza

de crecimiento explicada por los distintos modelos seleccionados (Figura 14 y Tabla 4). En general, se observó una tendencia hacia residuos más negativos hacia finales del s. XX como consecuencia del aumento de variabilidad del crecimiento y la sucesión de frecuentes años de escaso crecimiento entre 1970 y finales del siglo pasado. Este efecto no fue consecuencia de los métodos de eliminación de tendencias de los datos brutos de anchura del anillo ya que este mismo resultado se mantuvo eliminando los índices de los años inicial (1901) y final (1995) de cada serie.

Parque Nacional, código (Nº árboles)	Modelo	Δi	W_i
Ordesa y Monte Perdido, PNOMP (n = 100)	pTMx11-TMi3+TMi5	0,00	0,90
	pP12+TMi3+TMi5+pTMx11	4,86	0,08
	P6+TMi3+TMi5+pTMx11	7,96	0,02
	TMi3+pTMx11	10,76	0,01
	TMi3+TMi5+pTMx11+P6+pP12	12,24	0,01
Aigüestortes i Estany de St. Maurici, PNASM (n = 301)	pTMx11+TMi5+pP12-TMi3+P6	0,00	0,99
	pP12+TMi3+TMi5+pTMx11	167,49	0,02
	TMi3*TMi5*pTMx11	349,80	0,01
	TMi5+pTMx11+P6+pP12	418,01	0,01
	P6+TMi3+TMi5+pTMx11	515,60	0,01

Tabla 3. Parámetros estadísticos de los cinco mejores modelos lineales mixtos seleccionados para cada parque nacional estudiado considerando índices residuales de crecimiento radial y variables climáticas mensuales para el periodo 1902-1995. En el modelo ganador (en negrita) el orden de las variables climáticas corresponde a su orden de mayor a menor importancia según los parámetros estimados para cada una de ellas en términos absolutos. Abreviaturas de las variables: Δi , diferencia del Criterio de Información de Akaike (AIC) respecto al modelo mejor; W_i , probabilidad relativa de que el modelo seleccionado sea el mejor para los datos observados. Variables climáticas: pTMx11, temperatura media de las máximas de noviembre del año previo; TMi5, temperatura media de las mínimas de mayo; pP12, precipitación del diciembre previo; TMi3, temperatura media de las mínimas de marzo; P6, precipitación de junio.

Table 3. Statistical parameters of the five best linear mixed-effects models fitted to residual ring-width indices for each studied National Park and considering as predictors monthly climatic variables for the period 1902-1995. In the best fitted model (in bold characters) the order of the climatic variables corresponds to their ranking from the more (left) to the less (right) important one based on the parameters (in absolute terms) fitted to each variable. Variables abbreviations: Δi , difference in the Akaike Information Criterion (AIC) with respect to the best fitted model; W_i , relative probability that the selected model is the best one. Abbreviations of climatic variables: pTMx11, mean maximum temperatures of the previous November; TMi5, mean minimum temperatures of May; pP12, precipitation of the previous December; TMi3, mean minimum temperatures of March; P6, June precipitation.

Con respecto a los parámetros climáticos de los modelos seleccionados a nivel de árbol de nuevo la temperatura mínima del noviembre previo fue la que más influyó de forma positiva sobre el crecimiento (Tabla 4). Esto se observó en tres de los cinco sitios evaluados en PNOMP y en seis de los 11 sitios evaluados en PNASM. En PNOMP la temperatura mínima de mayo fue la más importante para el crecimiento, afectándolo positivamente, en el sitio SB mientras que la precipitación del diciembre previo lo fue en el sitio MR (y secundariamente en el sitio CU –ambos fueron los bosques situados a menor altitud de todos los evaluados–), ejerciendo una influencia negativa sobre el crecimiento. En PNASM hubo dos factores climáticos secundarios que afectaron positivamente al crecimiento: la temperatura media de las mínimas de mayo en los bosques situados a mayor altitud (NE, AM) y la precipitación del diciembre previo en los bosques situados a menor altitud (MA, SM).

Reconstrucciones de la temperatura máxima de mayo

Obtuvimos estadísticos aceptables para la reconstrucción de la temperatura media de las mínimas de mayo en función de la densidad máxima de la madera en el sitio GE del PNASM (Figura 15). La RE fue de 0,26 y 0,13 para los periodos de calibración 1968-1995 y 1940-1967 respectivamente, y los R^2 obtenidos entre los valores observados y los predichos fueron de 0,56 y 0,38, respectivamente, siendo estos dos últimos valores estadísticamente significativos ($P = 0,002$ y $P = 0,044$ respectivamente). No obstante, debemos buscar relaciones crecimiento-clima aún más robustas para mejorar los valores de los estadísticos mencionados. La reconstrucción de temperaturas de mayo mostró primaveras frías a comienzos del s. XIX y en la década de 1970-1979 y primaveras cálidas a finales del s. XVIII y en algunas décadas del s. XX (1950-1959, 1990-1999).

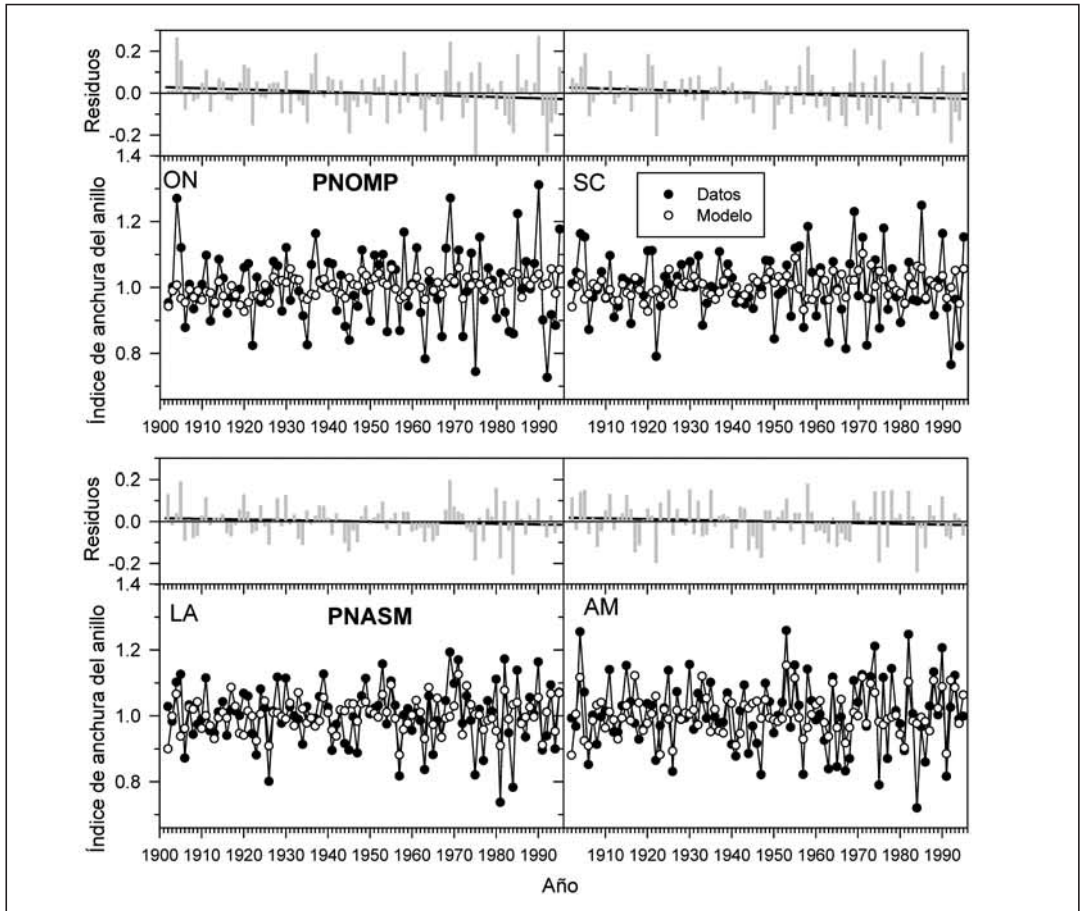


Figura 14. Modelos lineales mixtos ajustados al crecimiento (índices residuales) de dos sitios de los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP, sitios ON y SC) y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM, sitios LA y AM). En el caso de los residuos se ajustaron regresiones lineales. El resto de símbolos es como en la Figura 13. Para más detalles véase la Tabla 4.

Figure 14. Linear mixed models fitted to mean growth (residual indices) series of two sites (ON, SC) from Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) and two sites (LA, AM) from Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Parks. In the case of residuals linear regressions are displayed. The rest of symbols are as in the Figure 13. See Table 4 for more details.

Direcciones futuras: efectos del clima sobre la demografía

Observamos que la mortalidad reciente de *P. uncinata* en ambos parques nacionales puede responder de manera positiva, aunque con un desfase temporal de entre uno y dos años, a episodios de sequías severas a nivel regional en los Pirineos como los observados entre 1985 y 1987, en 1990-1991, en 1994-1995 y entre el 2003 y el 2005 (Figura 16). Considerando los años con

datos de mortalidad (10 años en total) obtuvimos unos valores medios de mortalidad anual de 0,14% (PNOMP) y 0,71% (PNASM). Las tasas anuales de mortalidad reciente mostradas para ambos parques nacionales son similares a las obtenidas por BOSCH & GUTIÉRREZ (1999) para bosques subalpinos que oscilaron entre 0,14% y 0,62%. No obstante estos resultados son preliminares y el tamaño muestral debe aumentarse mucho, especialmente en PNOMP, incluyendo distintos tipos de árboles y de bosques.

Parque Nacional	Sitio	Nº árboles	Coeficientes						Wi	R2 (%)
			Intercepto	pTMx11	TMi5	TMi3	pP12	P6		
PNOMP	SB	26	1,0049	0,0139	0,0167	-0,0170			0,93	8,49
	SC	38	1,0035	0,0292		-0,0186			0,99	12,46
	ON	11	1,0011	0,0304					0,95	7,41
	CU	8	1,0019	0,0486			-0,0419		0,94	18,15
	MR	17	1,0018	0,0185			-0,0212	0,0170	0,47	5,98
PNASM	NE	42	1,0033	0,0239	0,0313	-0,0256	0,0270		0,99	27,19
	AM	24	1,0048	0,0236	0,0364	-0,0183	0,0241	0,0194	0,99	29,46
	MO	28	1,0052	0,0308	0,0214	-0,0244	0,0164	0,0139	0,99	27,05
	CO	19	1,0030	0,0281	0,0133	-0,0244	0,0194		0,62	24,42
	GE	39	0,9998	0,0279	0,0221	-0,0169	0,0240	0,0153	0,99	26,80
	LL	45	1,0016	0,0253	0,0112	-0,0171	0,0171		0,98	23,81
	TS	10	1,0005	0,0248	0,0162	-0,0189			0,52	14,73
	MI	31	1,0025	0,0280	0,0272	-0,0226	0,0283	0,0214	0,99	32,61
	LA	21	1,0021	0,0284	0,0186	-0,0255	0,0164		0,98	27,46
	MA	8	1,0024	0,0373	0,0258			0,0390	0,55	14,70
	SM	20	0,9960	0,0198			0,0242	0,0323	0,64	10,97

Tabla 4. Parámetros estadísticos de los mejores modelos lineales mixtos seleccionados para cada bosque (ordenados de mayor a menor altitud) en los dos Parques Nacionales estudiados (PNOMP; Ordesa y Monte Perdido; PNASM, Aigüestortes i Estany de Sant Maurici). Los modelos se ajustaron considerando índices residuales de crecimiento radial y variables climáticas mensuales para el periodo 1902-1995. Variables climáticas: pTMx11, temperatura media de las máximas de noviembre del año previo; TMi5, temperatura media de las mínimas de mayo; pP12, precipitación del diciembre previo; TMi3, temperatura media de las mínimas de marzo; P6, precipitación de junio. Estadísticos: Wi, probabilidad relativa del que el modelo seleccionado sea el mejor para los datos observados; R², porcentaje de varianza de la serie media del sitio de índices de crecimiento explicada por la serie media de índices modelados. Para cada modelo se muestra la variable climática más importante en negrita.

Table 4. Statistical parameters of the best linear mixed-effects models fitted to residual ring-width indices for each studied forest with the two studied National Parks (PNOMP, Ordesa y Monte Perdido; PNASM, Aigüestortes i Estany de Sant Maurici). Sites are arranged in decreasing order of elevation within each National Park. Predictors were monthly climatic variables for the period 1902-1995 abbreviated as follows: pTMx11, mean maximum temperatures of the previous November; TMi5, mean minimum temperatures of May; pP12, precipitation of the previous December; TMi3, mean minimum temperatures of March; P6, June precipitation. Statistics: Wi, relative probability that the selected model is the best one; R², percentage of variance of the site mean growth series (residual indices) explained by the fitted model. The most important climatic variable for each site is indicated in bold characters.

DISCUSIÓN

Determinantes climáticos del crecimiento de *P. uncinata* en su área de distribución y en los parques nacionales pirenaicos

En este estudio hemos evaluado a distintas escalas espaciales (parque nacional, bosque, árbol) la respuesta del crecimiento radial al clima durante el s. XX. Hemos puesto particular empeño en

desentrañar los factores que controlan la respuesta de los árboles al clima usando una red dendrocronológica extensa (30 bosques, 642 árboles) que abarca casi todas las situaciones ecológicas, climáticas y biogeográficas a las que se enfrenta *P. uncinata* en la península Ibérica. Consideramos este objetivo fundamental para poder conocer la respuesta de los árboles de bosques de alta montaña al calentamiento climático y para establecer reconstrucciones dendroclimáticas es-

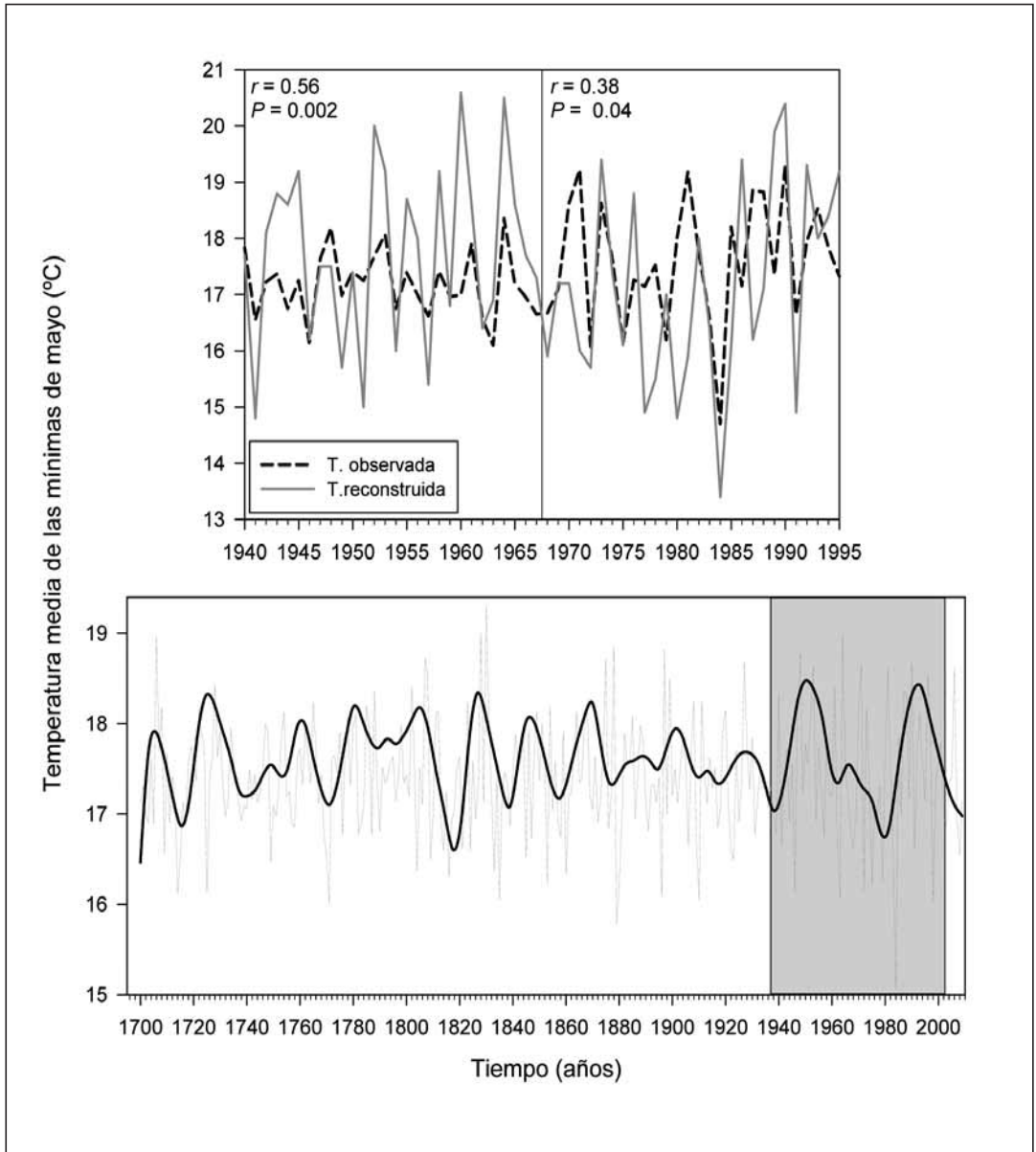


Figura 15. Periodos utilizados para realizar la calibración y verificación de la reconstrucción de la temperatura máxima de mayo basada en datos de densidad máxima de la madera *P. uncinata* del sitio GE (Estany Gerber) y reconstrucción para el periodo 1700-2009 (gráfica inferior; la línea suavizada es una media móvil de 10 años y se muestra en gris el periodo usado para la calibración-verificación del s. XX). En el gráfico superior se muestran también los estadísticos correspondientes que comparan los datos climáticos instrumentales y los reconstruidos.

Figure 15. Periods used to perform the calibration and verification of the reconstruction of the May maximum temperature based on data of maximum wood density of *P. uncinata* in site GE (Estany Gerber) and reconstruction for the period 1700-2009 (lower figure; the smoothed line corresponds to 10-year moving average and the period used for calibration and verification during the 20th century is shown as a gray area). In the upper graphs the corresponding statistics are also displayed based on the comparisons between instrumental and reconstructed climatic data.

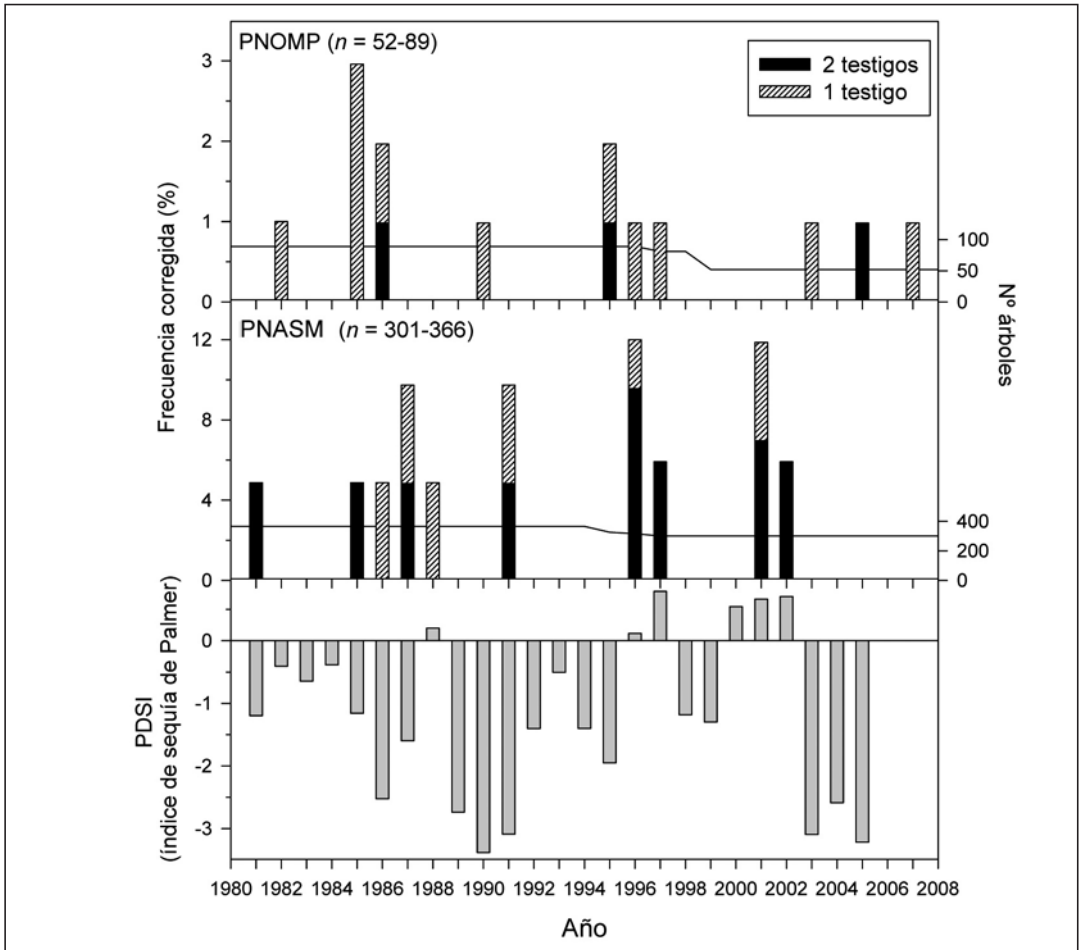


Figura 16. Frecuencia de mortalidad reciente (porcentaje) en los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) en función de la sequía a nivel regional (índice de Palmer de sequía, gráfica inferior). Se muestran dos grados de incertidumbre en la fecha estimada de muerte considerada cuando los árboles dejaron de crecer al menos dos años antes del año de muestreo: baja (los dos testigos del árbol muestran el último anillo el mismo año, barras negras) y alta (sólo un testigo del árbol muestra el último anillo, barras claras). El porcentaje de muertos fue corregido por el número anual de árboles muestreados (escala a la derecha, líneas horizontales). Valores menores del índice de Palmer indican mayor intensidad de la sequía.

Figure 16. Frequency of recent mortality (percentage) in Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) and Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (PNASM) National Parks as a function of regional drought intensity (Palmer drought index, lower graph). We show two levels of uncertainty in the estimates of the year of death based on trees stopping growth at least two years before the year of sampling: low (two cores showing the same last ring, black bars) and high (only one core shows the last ring, hatched bars). The percentage of dead trees was corrected by taking into account the annual number of sampled trees (right scale, horizontal lines). Lower values of the Palmer index correspond to more intense droughts.

tadísticamente válidas pero sobre todo biológicamente robustas.

A nivel de bosque y en el contexto del área de distribución ibérica hemos encontrado que los patrones de crecimiento de poblaciones en los lí-

mites geográficos de distribución, potenciales límites climáticos de distribución como el caso de los meridionales, responden de manera distinta al resto de bosques (Figura 3). Este es el caso de los bosques más secos del Sistema Ibérico en Tuel o de sierras exteriores prepirenaicas en

Guara o incluso, en el extremo opuesto de precipitaciones, el caso del bosque de Larra en los Pirineos occidentales. Este resultado de evidente interés biogeográfico ya se ha observado en otras redes dendrocronológicas de distintas coníferas que abarcan gradientes climáticos desde condiciones frías y continentales en localidades situadas a gran altitud hasta situaciones más secas en áreas transicionales hacia condiciones mediterráneas con sequía estival más marcada como los casos de *A. alba* (MACIAS *et al.*, 2006) en los Pirineos y en Italia (CARRER *et al.* 2010), *Pinus cembra* en los Alpes (CARRER *et al.* 2007) o *Juniperus thurifera* en la península Ibérica (DE SOTO *et al.*, 2011). En Norteamérica CHEN *et al.* (2010) sugieren que las poblaciones más meridionales de *Pseudotsuga menziesii* son las mejor adaptadas al déficit hídrico y representarían excelentes reservorios genéticos de semillas para reforestar zonas más elevadas o situadas a mayor altitud en un contexto climático futuro más cálido y seco. Estos hallazgos muestran la gran plasticidad que muestran las especies de árboles en sus respuestas a largo plazo del crecimiento radial al clima, incluso las coníferas consideradas mucho menos plásticas en su crecimiento que las frondosas. Además, indican la importancia de estudiar y conservar las poblaciones en los límites geográficos de distribución ya que muestran respuestas al clima peculiares y claramente diferenciadas del resto de bosques del área «central» de distribución. Estas respuestas diferenciadas podrían responder a patrones distintos de xilogénesis como indica la influencia positiva de las temperaturas de abril y de las precipitaciones de julio sobre el crecimiento de *P. uncinata* en Guara lo que sugiere que la formación del anillo puede comenzar antes allí que en bosques pirenaicos situados a similar altitud (véanse las Figuras 7 y 8).

A nivel de especie hemos detectado que las temperaturas del otoño previo (noviembre) y de la primavera (mayo) del año de formación del anillo son las que más influyen sobre el crecimiento radial de *P. uncinata* (Figura 5), tal y como ya se había descrito en redes dendrocronológicas en los Pirineos centrales analizadas por TARDIF *et al.* (2003). A nivel de parque nacional estas variables aparecen de nuevo como las más relevantes pero también una elevada precipitación en junio

y julio favorece la formación de madera, particularmente en PNASM (Figura 8). Estas relaciones ya han sido discutidas previamente (TARDIF *et al.* 2003) pero en todo caso indican que el crecimiento radial de *P. uncinata* se ve favorecido por otoños previos cálidos, que posiblemente estimulan la síntesis de carbohidratos usados después para formar la madera temprana en la primavera siguiente, y por primaveras cálidas y comienzos de verano húmedos que probablemente favorezcan la formación de más traqueidas en la madera temprana (CAMARERO *et al.* 1998). Hay que destacar la respuesta negativa del segundo componente principal de las cronologías a condiciones frías y húmedas en invierno (diciembre, enero) lo que, unido a la fuerte relación entre este eje y la longitud de los bosques estudiados, indica una respuesta a condiciones climáticas caracterizadas por flujos húmedos invernales que varían a lo largo de gradientes longitudinales. Esto sugiere que dicho componente principal puede discriminar condiciones climáticas que cambien mucho entre las poblaciones occidentales y orientales como las relacionadas con la oscilación del atlántico norte. Finalmente, el aumento de la variabilidad interanual del crecimiento en la segunda mitad del s. XX respecto a la primera ya ha sido observado y discutido por otros autores en el caso de *P. uncinata* (TARDIF *et al.* 2003) y relacionado con el aumento en la variabilidad climática en el caso de todas las especies ibéricas de pinos (ANDREU *et al.* 2007).

Factores a nivel de árbol que determinan la respuesta de *Pinus uncinata* al clima

A nivel de árbol las respuestas del crecimiento al clima se atenuaron mucho respecto a los análisis a nivel de parque nacional o de especie, aunque se mantuvieron como más importantes las temperaturas de noviembre y de mayo (Figuras 9 y 10), siendo esta última importante sólo en PNASM. Este mismo resultado se repite para las poblaciones de los límites noroccidental (Larra) y meridional (Guara) de distribución de la especie en el área pirenaica y prepirenaica (Figura 11). No parece sorprendente el hecho de que aumente la variabilidad en las relaciones crecimiento-clima al considerar la respuesta individualizada

de todos los árboles de un bosque respecto al análisis clásico en dendroclimatología que intenta extraer una señal común climática basada en una serie media del bosque para así reconstruir el clima mediante funciones de transferencia tal y como CARRER (2011) ha puesto claramente de manifiesto. Este autor recomienda modificar la selección de individuos a muestrear considerando un espectro más amplio de sitios, tamaños y edades que el típicamente usado en dendrocronología para así adoptar una visión de las relaciones crecimiento-clima en un contexto individual de árbol, no de serie promedio. Se trata de considerar a los árboles como organismos que crecen y se adaptan al clima a lo largo de sus vidas y no como simples estaciones meteorológicas que registran parte de una señal climática regional. Este trabajo adopta esta recomendación y propone además el uso de herramientas estadísticas centradas en la variabilidad individual en el crecimiento y en la respuesta al clima como los modelos lineales mixtos. Esta nueva perspectiva enfatiza la variabilidad espacial y temporal en las respuestas al clima ya que factores de sitio (altitud, pendiente) o de árbol (tamaño, edad, vigor) pueden modificar y condicionar en gran medida la respuesta de los árboles al clima (GALVÁN *et al.* 2012).

Nuestros resultados basados en los modelos lineales mixtos ajustados a datos de crecimiento individual de árboles a escala de parque nacional y de sitio indican de nuevo que la temperatura mínima de noviembre previo es la más importante para explicar el crecimiento de *P. uncinata* pero además señalan que las temperaturas de mayo y las precipitaciones son factores también relevantes para el crecimiento de árboles creciendo en sitios de mayor o menor altitud, respectivamente (Tablas 3 y 4). Nuestros resultados indican que los árboles más viejos son más sensibles a la precipitación de diciembre que los más jóvenes en PNOMP, aunque este efecto puede estar condicionado porque los árboles más viejos suelen estar en zonas de mayor pendiente y por tanto menor retención de agua en el suelo (Figura 12). En ambos parques nacionales la edad también condiciona la respuesta negativa del crecimiento a las temperaturas bajas en marzo que pueden conllevar un retraso en el inicio del cre-

cimiento y de la etapa activa del cámbium en primavera. Es decir que el efecto negativo de marzo fríos sobre el crecimiento, y quizás sobre el inicio de la xilogénesis, es más intenso en árboles viejos. Esto puede deberse a que la edad condiciona la dinámica de formación de la madera, ya sea a través de limitaciones hidráulicas (conductividad) o meristemáticas (cámbium) relacionadas con el tamaño del árbol y con su tasa de crecimiento, especialmente en los individuos más longevos. Estos resultados parecen estar sustentados por las observaciones de que la ventana temporal de producción del anillo de crecimiento, y por tanto el periodo de respuesta directa al clima, se acorta a medida que el árbol envejece en coníferas de bosques subalpinos (ROSSI *et al.* 2008). En general nuestros datos no plantean la paradoja de considerar que los árboles prioritariamente seleccionados y muestreados para las reconstrucciones dendroclimáticas, tales como individuos viejos y aislados viviendo en condiciones limitantes, no sean los más sensibles a la variabilidad climática reciente.

Estos resultados señalan vías de progreso para investigar los factores a nivel de árbol, como la edad y la altitud, que condicionan la respuesta individual de los árboles. Cabría también profundizar en la obtención de mejores registros climáticos, para caracterizar mejor las condiciones climáticas locales, procedentes de estaciones locales próximas a los bosques estudiados pero este objetivo es difícil de alcanzar en zonas montañosas con escasas estaciones meteorológicas a menudo con registros cortos, heterogéneos o interrumpidos.

La perspectiva de individuo en el estudio de las relaciones crecimiento-clima se está extendiendo entre la comunidad dendrocronológica y parte de la base de que factores no climáticos afectan mucho al crecimiento de los árboles, incluso en áreas consideradas muy sensibles a variables climáticas como el caso de los bosques subalpinos sometidos a una variación en las temperaturas durante la estación de crecimiento. Factores tales como la topografía (BUNN *et al.* 2005), la altitud (TARDIF *et al.* 2003, CASE & PETERSON 2005), la disponibilidad local de agua (HOLMAN & PETERSON 2006, NAKAWATASE & PETERSON 2006, LITTELL *et al.* 2008), adaptaciones locales al

clima (CHEN *et al.* 2010) o la tasa de crecimiento y de producción de albura (GALVÁN *et al.* 2012), condicionan mucho el crecimiento de los bosques subalpinos de coníferas. Otros factores locales de la respuesta del crecimiento al clima como las interacciones bióticas, tales como la competencia (LINARES *et al.* 2010) o la facilitación, también pueden determinar la respuesta del crecimiento al clima.

Nuestros datos y los análisis presentados por ET-TINGER *et al.* (2011) muestran que la respuesta del crecimiento al clima puede ser muy uniforme entre individuos en ciertas situaciones. En nuestro caso estas situaciones en las que el crecimiento de la mayoría de los individuos responde principalmente al clima serían los bosques o masas poco densas situadas a mayor altitud y dominados por individuos longevos y relativamente aislados. Serían estos árboles los que habría que priorizar a la hora de muestrear individuos climáticamente sensibles que aporten información dendrocronológica susceptible de ser usada como una variable capaz de ser transformada en información climática («proxy»). Sin embargo, se ha de avanzar más para cuantificar y relacionar todos los factores que controlan el crecimiento y su respuesta al clima a distintas escalas (región, bosque, individuo) si queremos entender las respuestas a largo plazo de los bosques subalpinos al calentamiento climático actual. Una pregunta pendiente es determinar si existe un desacoplamiento en la respuesta del crecimiento

al aumento de temperaturas a nivel de árbol en los bosques subalpinos, tal y como se ha descrito para bosques boreales en los que también existe una estación de crecimiento breve.

AGRADECIMIENTOS

El trabajo aquí presentado fue posible gracias al proyecto *Efectos del cambio climático en el crecimiento y el funcionamiento de los bosques pirenaicos inferidos mediante reconstrucciones dendroecológicas* (ref. 12/2008) financiado por el Organismo Autónomo Parques Nacionales. Expresamos nuestro sincero agradecimiento al personal del O.A.P.N. que nos ha ayudado así como a las direcciones y al personal vinculado con la gestión e investigación en los parques nacionales de Ordesa y Monte Perdido y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici por facilitar en todo momento nuestro trabajo, particularmente M. Aniz, E. Villagrasa, R. Antor y L. Marquina. Agradecemos además a todas las personas, administraciones y entidades que han facilitado el muestreo de bosques en otras localidades pirenaicas o en otros sistemas montañosos (Sistema Ibérico, Sierra de Guara). Gracias también a todos los colegas que nos han acompañado y ayudado a muestrear bosques viejos de pino negro y que enumeramos a continuación (sin duda de forma parcial por los olvidos de la memoria): S. Beguería, J. M. García Ruiz, E. Muntán, M. A. Ortega, M. Ribas, P. Shepard, J. Tardif y muchas otras personas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDREU, L., GUTIÉRREZ, E., MACIAS, M., RIBAS, M., BOSCH, O. & CAMARERO, J.J. 2007. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology* 13: 804-815.
- BARRY, R.G. 2008. *Mountain Weather and Climate*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BENITO, J.L. 2009. Catálogo Florístico del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Pirineo aragonés). Monografías de Botánica Ibérica, Soria.
- BOSCH, O. & GUTIÉRREZ, E. 1999. La sucesión en los bosques de *Pinus uncinata* del Pirineo: De los anillos de crecimiento a la historia del bosque. *Ecología* 13: 133-172.
- BRIFFA, K.R., JONES, P.D., SCHWEINGRUBER, F.H., KARLEN, W. & SHIYATOV, S.G. 1996. Tree-ring variables as proxy-climate indicators: problems with low-frequency signals. En: Jones, P.D., Bradley, R.S. & Jouzel, J (eds.) *Climatic Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years*. Pp. 9-41. Springer-Verlag, Berlin.

- BROWN, P.M. & WU, R. 2005. Climate and disturbance forcing of episodic tree recruitment in a southwestern ponderosa pine landscape. *Ecology* 86: 3030-3038.
- BUNN, A.G., WAGGONER, L.A. & GRAUMLICH, L.J. 2005. Topographic mediation of growth in high elevation foxtail pine (*Pinus balfouriana* Grev. et Balf.) forests in the Sierra Nevada, USA. *Global Ecology and Biogeography* 14: 103-114.
- BÜNTGEN, U., FRANK, D., TROUET, V. & ESPER, J. 2010. Diverse climate sensitivity of Mediterranean tree-ring width and density. *Trees, Structure and Function* 24: 261-273.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- CAMARERO, J.J. 1999. Dinámica del límite altitudinal del bosque en los Pirineos y su relación con el cambio climático. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona
- CAMARERO, J.J., GUERRERO-CAMPO, J. & GUTIÉRREZ, E. 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. *Arctic and Alpine Research* 30: 1-10.
- CAMARERO, J.J., BIGLER, C., LINARES, J.C. & GIL-PELEGRÍN, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759-769.
- CARRER, M. 2011. Individualistic and time-varying tree-ring growth to climate sensitivity. *PLoS ONE* 6: e22813. doi:10.1371/journal.pone.0022813
- CARRER, M., NOLA, P., EDOUARD, J.L., MOTTA, R. & URBINATI, C. 2007. Regional variability of climate-growth relationships in *Pinus cembra* high elevation forests in the Alps. *Journal of Ecology* 95: 1072-1083.
- CARRER, M., NOLA, P., MOTTA, R. & URBINATI, C. 2010. Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos* 119: 1515-1525.
- CASE, M.J. & PETERSON, D.L. 2005. Fine-scale variability in growth-climate relationships of Douglas-fir, North Cascade Range, Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2743-2755.
- CEBALLOS, L. & RUIZ DE LA TORRE, J. 1979. Árboles y arbustos de la España Peninsular. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid.
- CHEN, P., WELSH, C. & HAMANN, A. 2010. Geographic variation in growth response of Douglas-fir to inter-annual climate variability and projected climate change. *Global Change Biology* 16: 3374-3385.
- COOK, E.R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization. PhD Dissertation. University of Arizona. Tucson.
- COOK, E.R. & KAIRIUKSTIS, L.A. 1990. Methods of Dendrochronology –Applications in the Environmental Sciences. Kluwer-IIASA, Dordrecht.
- 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.
- CRU 2008. University of East Anglia Climate Research Unit (CRU). CRU Datasets, [Internet]. British Atmospheric Data Centre, 2008, 29 December 2009. Available from <http://badc.nerc.ac.uk/data/cru>.
- DEL BARRIO, G., CREUS, J. & PUIGDEFÁBREGAS, J. 1990. Thermal seasonality of the high mountain belts of the Pyrenees. *Mountain Research and Development* 10: 227-233.
- DE SOTO, L., CAMARERO, J.J., OLANO, J.M. & ROZAS, V. 2011. Geographically structured and temporally unstable growth responses of *Juniperus thurifera* to recent climate variability in the Iberian Peninsula. *European Journal of Forest Research*. doi 10.1007/s10342-011-0564-7.
- DIAZ, H.F. & BRADLEY, R.S. 1997. Temperature variations during the last century at high elevation. *Climatic Change* 36: 254-279.
- ETTINGER, A.K., FORD, K.R. & HILLERISLAMBERS, J. 2011. Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers. *Ecology* 92: 1323-1331.
- FRITTS, H.C. 1974. Relationships of ring widths in arid-site conifers to variations in monthly temperature and precipitation. *Ecological Monographs* 44: 411-440.

- FRITTS, H.C. 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press, London.
- GALVÁN, J.D., CAMARERO, J.J., SANGÜESA-BARREDA G., ALLA, A.Q. & GUTIÉRREZ, E. 2012. Sapwood area drives growth in mountain conifer forests. *Journal of Ecology* (en prensa).
- GRUDD, H. 2008. Torneträsk tree-ring width and density AD 500–2004: a test of climatic sensitivity and a new 1500-year reconstruction of north Fennoscandian summers. *Climate Dynamics* 31: 843–857.
- GUTIÉRREZ, E. 1991. Climate tree-growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Pre-Pyrenees. *Acta Oecologica* 12: 213–225.
- HOLMAN, J.M., & PETERSON, D.L. 2006. Spatial and temporal variability in forest growth in the Olympic mountains, WA: sensitivity to climatic variability. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 92–104.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 6878.
- HUGHES, M.K. 2011. Dendroclimatology in high-resolution paleoclimatology. En: M.K. Hughes *et al.* (eds.) *Dendroclimatology, Progress and Prospects*. Pp. 17–34. Springer, Berlin.
- LINARES J.C., CAMARERO, J.J. & CARREIRA, J.A. 2010. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 185: 471–480.
- LITTELL, J.S., PETERSON, D.L. & TJOELKER, M. 2008. Douglas-fir growth in mountain ecosystems: water limits tree growth from stand to region. *Ecological Monographs* 78: 349–368.
- MACIAS, M., ANDREU, L., BOSCH, O., CAMARERO, J.J. & GUTIÉRREZ, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 79: 289–313
- MARGOLIS, E.Q., SWETNAM, T.W. & ALLEN, C.D. 2007. A stand-replacing fire history in upper montane forests of the southern Rocky Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 2227–2241.
- NAKAWATASE, J.M., & PETERSON, D.L. 2006. Spatial variability in forest growth –climate relationships in the Olympic Mountains, Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 77–91.
- NORTON, D.A., PALMER, J.G. & OGDEN, J. 1987. Dendroecological studies in New Zealand 1. An evaluation of tree estimates based on increment cores. *New Zealand Journal of Botany* 25: 373–383.
- OSBORN, T.J., BRIFFA, K.R. & JONES, P.D. 1997. Adjusting variance for sample-size in tree-ring chronologies and other regional-mean timeseries. *Dendrochronologia* 15: 89–99.
- PINHEIRO P., BATES D., DEBROY S., SARKAR D. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-103.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., ANFODILLO, T. & CARRER, M. 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist* 177: 199–208.
- STOKES, M.A. & SMILEY, T.L. 1968. An Introduction to Tree-ring Dating. The University of Chicago Press, Chicago.
- TARDIF, J., CAMARERO, J. J., RIBAS, M. & GUTIÉRREZ, E. 2003. Spatiotemporal variability in tree ring growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241–257.
- VENTURA, J. 1992. Geomorfologia glacial de les valls de la Bonaigua, Son i els sectors occidentals de la cubeta d’Esterrí d’Àneu. En: *La investigació al Parc Nacional d’Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. II Jornades sobre Recerca*. Pp. 23–41, Lleida.
- VILLALBA, R. & VELEN, T.T. 1997. Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology* 85: 113–124.
- VILLALBA, R. & VELEN, T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624–2640.