

Dendroecología de *Pinus sylvestris* L. en Cataluña

Emilia Gutiérrez

Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, 645. 08071 Barcelona.

Key words: Adaptive strategy, *Pinus sylvestris* L., response functions, tree-ring, water deficit.

Abstract. *Dendroecology of Pinus sylvestris L. in Catalunya.* Tree-ring with series of *Pinus sylvestris* L. have been studied in relation to local climate. Ten chronologies have been established, six of them are located in the Prepyrenees, two in the Montseny mountains and two in Prades. Tree-ring width series and climate relationships have been studied by means of multiple regression after extracting principal components. The results showed that there is a strong influence of water deficits during current season growth in the region, but differences occur among chronologie. The inertia of the growth response to external stimuli is showed by those significative coefficients for some months prior to current growth. The results are discussed by means of the ecophysiological facts of this species and its adaptive strategy as a pioneer species considered.

Resumen. En el presente trabajo se ha llevado a cabo un estudio de las limitaciones climáticas del crecimiento secundario de *Pinus sylvestris* L. en tres zonas de Catalunya. Para ello se han establecido 10 cronologías en otras tantas localidades, de las que 6 corresponden al Prepirineo, 2 al Montseny y 2 a Prades. La metodología utilizada para poner de manifiesto las relaciones clima-crecimiento ha sido el análisis de regresión múltiple en componentes principales, obteniéndose así las funciones respuesta. Los resultados confirmaron la hipótesis de que esta especie, incluso en la zona del Prepirineo, se ve influenciada por el estrés hídrico durante la estación de crecimiento y aunque existe una respuesta similar en las tres zonas de estudio, también se producen diferencias. El efecto de inercia o el retardo con que las especies responden a los estímulos climáticos se ha puesto de manifiesto al presentar, alguno de los factores climáticos, coeficientes significativos en períodos anteriores a la estación actual de crecimiento. Los resultados son comentados desde la ecofisiología de esta especie, comparándolos con los obtenidos por otros autores en el norte de su distribución geográfica. Finalmente se hace referencia a la estrategia adaptativa de *P. sylvestris*, considerada una especie pionera.

Introducción

Las variables del crecimiento de los árboles que se han mostrado más sensibles al efecto de las condiciones ambientales son los brotes y el crecimiento secundario. Considerar el crecimiento secundario tiene una ventaja muy importante con respecto al primero: se puede disponer de un gran número de observaciones debido a la formación de estructuras permanentes, los anillos de crecimiento. Las posibilidades de estudio que ofrecen los anillos de los árboles y de otras especies leñosas, viene dada por las características básicas que pre-

sentan. Los anillos de crecimiento son registros permanentes, periódicos (anuales) y discontinuos. En primer lugar esto significa que se puede disponer de datos para períodos largos, tanto como la duración de vida de la especie. por ser anuales es posible establecer una correspondencia cronológica de edad y datarlos, y al ser discontinuos es posible el reconocimiento individual de cada uno de estos registros o unidades. La causa de estas características son las variaciones climáticas a las cuales los organismos han acoplado sus actividades de crecimiento y las presentan, fundamentalmente, las especies que crecen en las zonas templadas y templado-frías.

Por ser una variable del crecimiento de la especie, cada anillo es resultado de una integración de factores actuales y pasados, y en su expresión (grosor del anillo) se ponderan tanto las variables de tipo metabólico (concentración de hormonas, glúcidos) como la influencia de las variables climáticas modulando éstas el nivel de las primeras. Por todo ello, el estudio de los anillos de crecimiento tiene y ha tenido interés desde muchos aspectos: desde estudios de producción, paleoclimáticos, ecofisiológicos, arqueológicos, o geomorfológicos, ver Fritts (1976), Génova (1987, 1988), Gutiérrez (1987, 1988), Hughes et al. (1982), LaMarche (1974), Serra (1988), Tomás (1982) entre otros.

Los estudios de los anillos de los árboles, cualquiera que sea su objetivo, están basados en la extracción de la información o señal deseada. Separar dicha señal del ruido puede ser difícil e incierto. De acuerdo con Cook (1987) llamaremos señal, en el sentido de hipótesis testable, a la información contenida en los anillos de los árboles que es de interés para el estudio de un problema particular; por el contrario el ruido será aquella información irrelevante para el estudio. De esta manera, queda claro que lo que puede ser la señal en una investigación puede ser ruido en otra. Por lo tanto, es apropiado pensar que una serie de anillos de crecimiento está compuesta de varias señales o tipos de información que serán señal o ruido sólo en el contexto de una aplicación o hipótesis que se desee testar. El problema de la extracción de señales de las series de anillos de los árboles, está relacionada con la descomposición de la serie de crecimiento observada en un número finito de señales que representan la suma de las influencias internas, externas y las restricciones geométricas impuestas por el crecimiento.

Consideramos que una serie observada de anillos, R_t , es una combinación lineal de varias subseries, de tal manera que la podemos expresar mediante un modelo aditivo de la siguiente manera:

$$R_t = A_t + C_t + aD1t + aD2t + E_t \quad (1)$$

donde t es el año de crecimiento t ; A_t es la tendencia debida a la edad; C_t es la señal climática (objetivo de estudio en este trabajo); $D1t$ es la información o señal debida a perturbaciones locales endógenas y $D2t$ la debida a perturbaciones exógenas, la «a» asociada a las dos últimas componentes es un indicador que vale 1 si tales señales existen y 0 si no se han producido perturbaciones; finalmente E_t se refiere a la variabilidad que no se puede atribuir a

ninguna de las señales anteriores mencionadas (Cook 1987). Los términos endógenos y exógenos se refieren, el primero, a los procesos que dependen de los árboles en sí, por ejemplo, la dinámica poblacional debida a la muerte de los árboles (gap-phase) y los exógenos a los que no dependen de los árboles, por ejemplo, deslizamientos, ataques de hongos o insectos, fuego, viento, etc.

En el presente trabajo, estamos interesados en estudiar la variabilidad interanual de los anillos de *Pinus sylvestris* L. en Catalunya. Atribuimos esta variabilidad a las variaciones de los factores climáticos a las que el árbol responde con fluctuaciones en la magnitud del grosor de los anillos de crecimiento. Consideramos que los factores ambientales que las causan no lo hacen con excesiva severidad, de lo contrario, las especies no crecerían donde están, más bien el efecto es «residual» y se manifiesta en los cambios del grosor de los anillos de un año para otro. Sin embargo, es de esperar que las limitaciones climáticas del crecimiento de esta especie en Catalunya (próxima al límite sur de su distribución), sean diferentes de las que se producen en otras zonas de su distribución geográfica. El objetivo del trabajo es el estudio de la componente Ct (expresión 1) de los crecimientos anuales. La pregunta que nos formulamos es: ¿Qué variables climáticas (precipitación y temperatura media mensuales) tienen una mayor influencia sobre el crecimiento de esta especie en Catalunya? Dadas las características mediterráneas del clima del país (precipitaciones bajas y temperaturas altas durante la estación de crecimiento) planteamos como hipótesis que las variables climáticas estivales son las que más influencia tienen sobre el crecimiento de la especie.

Según el diseño de muestreo, se recogieron muestras en diversas localidades del Prepirineo, el Montseny y Prades; el estudio nos permitirá, por otra parte, hacer una comparación entre zonas. En todas las zonas existe un denominador común, la influencia mediterránea del clima, máximas temperaturas y precipitaciones mínimas cuando la tasa del crecimiento de la especie es más alta, pero también existen diferencias entre ellas, en cuanto al número de años de sequía estival y tipos de influencia climática. Cabe decir que los límites de humedad para *P. sylvestris* son muy amplios, ya que es una de las especies de mayor valencia ecológica. Se extiende por las más diversas áreas geográficas, sobre sustratos muy diferentes, ocupando una extensión mayor que la de cualquier otra especie de su género (Szafer 1975). Se desarrolla bien en climas templados y fríos, bajo un régimen de precipitaciones muy variado: climas atlánticos con lluvias abundantes y regulares todo el año, climas continentales con un máximo de precipitaciones en verano y climas mediterráneos con lluvias invernales y sequía estival acusada.

Áreas de estudio y recogida de muestras

Las tres zonas de estudio se localizan en Prades, el Montseny y el Prepirineo. Las localidades muestreadas fueron 10, repartiéndose de la siguiente manera: dos en Prades, dos en el Montseny y seis en el Prepirineo (Fig. 1). En el Prepi-

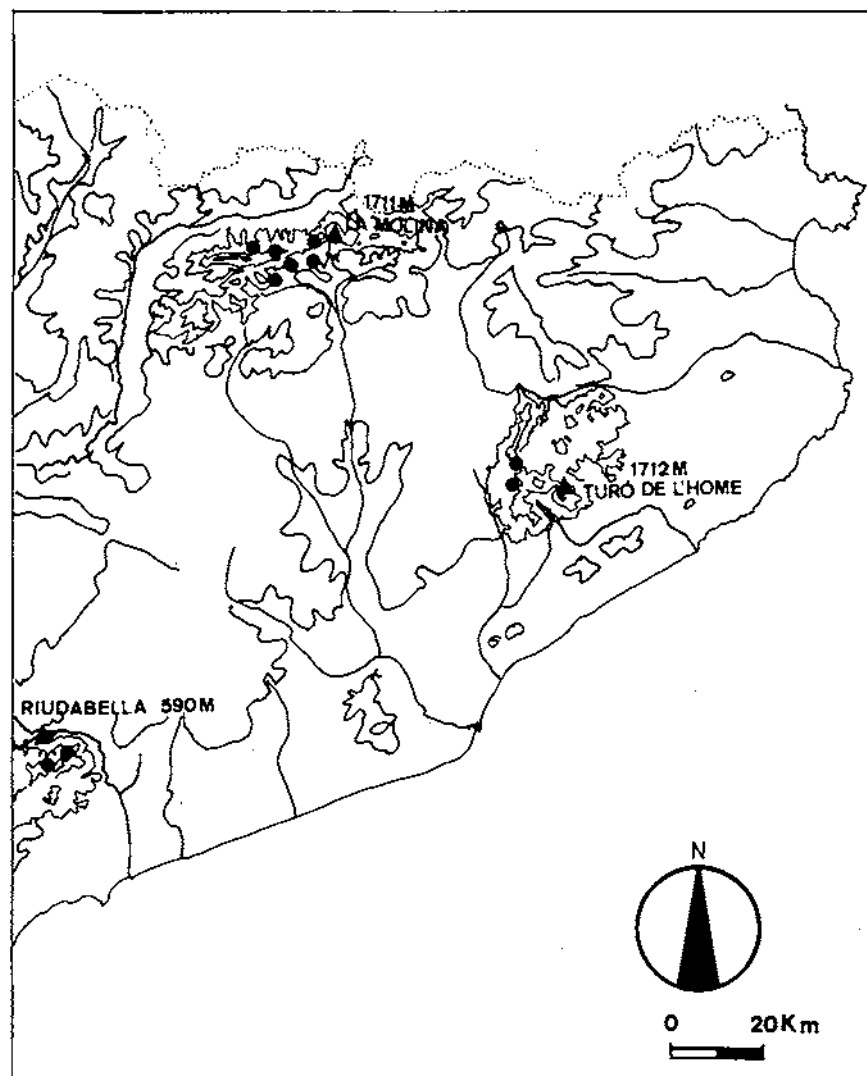


Figura 1. Distribución de las localidades de muestreo (●) y situación de los observatorios meteorológicos (▲) en cada una de las zonas: La Molina, 1711 m s/M, Turó de l'Home 1712 m s/M y Riudabella 590 m s/M.

rineo las localidades muestreadas se sitúan en la vertiente norte y sur del Cadí-Moixeró y son: Moixeró (NMOPS), Vall de l'Inglà (NIIPS), Coll d'Escriu (SESPS) y Coll de Balma donde se muestreó en tres localidades, dos al norte a diferente altitud y pendiente (NCBPS y NBTPS) y una con exposición sur (SCBPS). Las dos localidades muestreadas en el Montseny están situadas en

el pinar de Els Trillons, una con exposición norte (NTIPS) y otra con exposición sur (STIPS). En Prades las localidades de muestreo están próximas al Tossal de la Baltasana en la vertiente norte, NPBPS y NTOPS. En la Tabla 1 se muestran la altitud y pendiente del terreno promedio de cada localidad. Cabe observar que en el Montseny éstas son bajas en comparación con las otras zonas de muestreo y la altitud de este macizo en el cual a cotas superiores a los 1000 m s/M se extienden los bosques de *Fagus sylvatica*.

De acuerdo con el objetivo de este estudio, se buscaron árboles que crecieran en situaciones de estrés, sobre afloramientos rocosos, suelos poco profundos y en lugares donde, aparentemente, no hubieran signos de perturbaciones inducidas por el hombre (talas). Este último aspecto es bastante difícil de obviar dado el alto grado de explotación al que ha estado y está sometida esta especie.

La recogida de muestras se hizo con las técnicas estándar en dendrocronología. Para la extracción de los cilindros o testigos de madera, «cores», se utilizó una barrena Pressler. Los cores se sacaron a una altura de 1.30 m siempre que fue posible. De cada árbol se extrajeron un mínimo de dos cores (uno en dirección a la pendiente y otro en la dirección opuesta) con objeto de promediar las diferencias de crecimiento según la orientación del radio en el tronco del árbol. De cada localidad se muestrearon un mínimo de 10 árboles y un máximo de 22. Los agujeros dejados por su extracción fueron rellenados con masilla.

La lectura de los cores, conteo y medición de los anillos, se hizo con una lupa binocular. No fue necesaria tinción alguna, dado que las diferencias entre la madera tardía y la madera de primavera son muy acusadas en esta especie, tanto en el color como en el tamaño de los vasos. Para facilitar la lectura, los

Tabla 1. Características generales de las cronologías de *Pinus sylvestris* establecidas para las diferentes localidades.

Localidad	N.º	Nombre	N.º árboles	N.º cores	Altitud (m)	Pendiente (º)
Prepirineo	1	NCBPS	13	28	1675	29
	2	NBTPS	9	18	1706	3
	3	SCBPS	7	14	1479	28
	4	NIIPS	7	14	1736	29
	5	NMOPS	12	24	1480	24
	6	SESPS	7	14	1534	26
Prades	7	NPBPS	17	42	1020	19
	8	NTOPS	15	34	1040	34
Montseny	9	NTIPS	6	12	783	11
	10	STIPS	6	11	728	21

cores se montaron en unas guías de madera y con una cuchilla se cortó una pequeña capa superior para visualizar mejor los límites entre anillos.

Tratamiento de los datos

Una vez hecha la lectura de los cores se obtienen las series individuales de crecimiento, que se promedian obteniendo una cronología. Es de esperar que en las series promedio, las diferencias individuales queden minimizadas haciendo representativa la información para una localidad determinada. Para ello, la agrupación de series individuales tiene que ir precedida de un estudio de sus características, es decir: (a) las series tienen que ser comparables en la media y en la varianza, el proceso se denomina estandarización y (b) tienen que estar sincronizadas entre ellas, esto es, que el año de formación de cada anillo sea el mismo en todas las series y que las fluctuaciones, tanto en las altas como en las bajas frecuencias, sean las mismas. Sólo si se cumplen estas características se podrán promediar las series individuales.

Estandarización

La tendencia del crecimiento debida a la edad refleja, en parte, las restricciones geométricas de tener que añadir un volumen de madera. Si ésta es la principal fuente de variación la tendencia de la serie puede ser descrita con una función exponencial decreciente. Esta forma de tendencia es la que presentan árboles que crecen en lugares abiertos, sin competencia por la luz y los nutrientes (Fig. 2A). La componente A_t es, pues, un proceso no estacionario, ni la media ni la varianza del crecimiento son constantes; por lo tanto, si las series presentan estas características no pueden ser promediadas, no son comparables. Así, árboles de edades diferentes o con una componente $D1t$ y/o $D2t$, al promediarlos, introducirán un peso desigual en la cronología. Por lo tanto, la estandarización tiene como objetivo estimar y extraer esta componente de las series, transformándolas en series estacionarias con media y varianza constantes. A esta nueva serie se la denomina serie de índices de crecimiento, I_t , y se obtiene dividiendo los valores observados, por los estimados a través de una función de crecimiento.

Sin embargo y más frecuentemente, por lo que apuntábamos antes, la componente A_t , está muy influenciada por la competencia entre árboles y las perturbaciones (Fig. 2B). Las series representadas en esta figura muestran los efectos sobre el crecimiento, que es mayor, como consecuencia de la liberación de recursos después de una tala. Por lo tanto, la componente A_t debe considerarse como un proceso estocástico, no estacionario que algunas veces puede ser modelado como un proceso determinista (Cook 1987, Fritts et al. 1965, Fritts 1976, Hughes et al. 1982).

La función y metodología que hemos utilizado en este trabajo para la estandarización es la descrita por Warren (1980). La expresión de la función es:

$$At = a t K^{**}(b) e^{**}(ct) Et \quad (2)$$

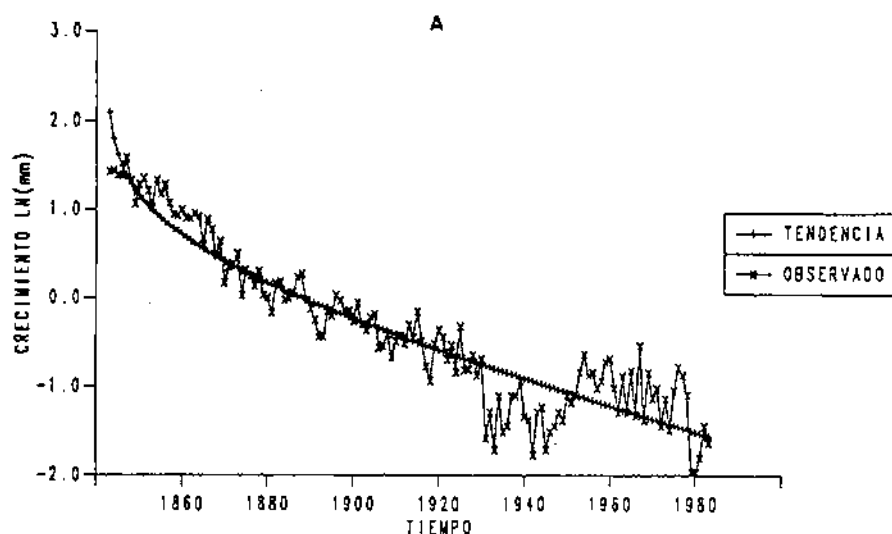
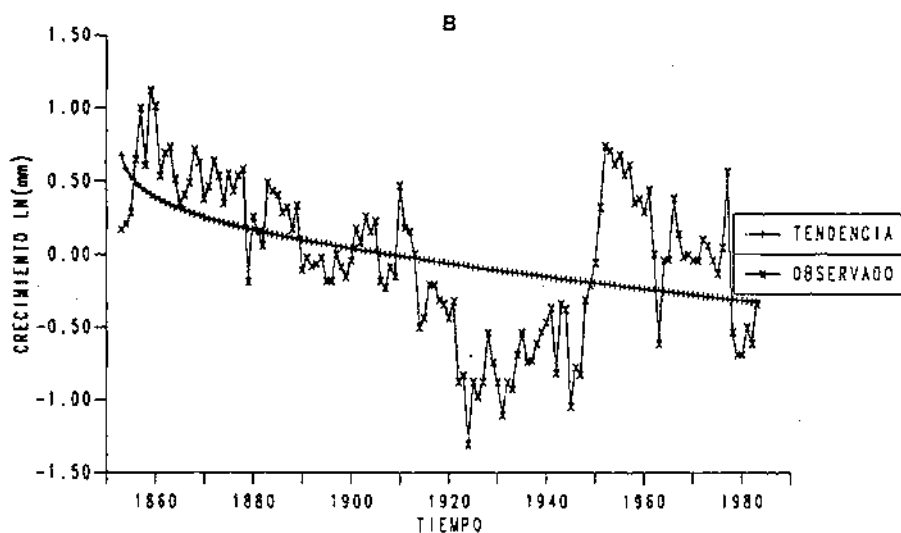
CRECIMIENTOS ANUALES DE *P. sylvestris* (PRADES)SERIE DE CRECIMIENTO DE *P. sylvestris* (PREPIRINEO)

Figura 2. Representación de los incrementos anuales en función de la edad del árbol. Sobrepuesta la función de crecimiento que recoge la tendencia debida a la edad. En (A) serie de un árbol que crece en condiciones abiertas, en (B) se producen oscilaciones que comprenden períodos de tiempo diferentes, debido a talas u otras causas.

Sobre la exponencial, esta función tiene la ventaja de que se adapta a las distintas tendencias presentadas por A_t (Gutiérrez 1987). El cálculo de las series de índices dado por la expresión (3)

$$I_t = R_t / A_t \quad (3)$$

de esta manera se consigue que las series I_t sean series estacionarias en la media y varianza. El paso siguiente es la sincronización de las series individuales.

Sincronización

La datación de las series se refiere al establecimiento correcto de la posición en el tiempo de cada uno de los anillos y la datación cruzada, interdatación o sincronización aseguran, mediante comparaciones sucesivas de las muestras, que la datación realizada es correcta. Llevar a cabo la sincronización es posible gracias a que similares condiciones ambientales han limitado la formación de un anillo o conjunto de anillos en una región determinada. Los anillos de diferentes series mostrarán coincidencia en aquellos años o grupos de años en los que el crecimiento ha estado limitado por unos factores comunes a todos los árboles de la región. La sincronización es en palabras de Fritts (1976) uno de los principios más importantes en dendrocronología y su aplicación provee un tipo de control experimental. Evidencia, asimismo, una influencia climática común y es necesaria para corregir los errores de lectura e identificar los anillos que faltan.

La sincronización empieza con los métodos visuales, comparando muestras y gráficas de series entre sí. Otras herramientas estadísticas utilizadas en este trabajo, son el test de concordancia, no paramétrico, y la correlación cruzada entre series (Baillie 1982, Fritts 1976). Finalmente se estimó la matriz de correlación entre todas las cronologías establecidas, con objeto de analizar el grado de variación común.

Datos climáticos

Para el análisis de la relación crecimiento-clima, se ha dispuesto de los datos de los observatorios de La Molina a 1711 m s/M en el Prepirineo, del Turó de l'Home en el Montseny a 1712 m s/M y los de Riudabella a 590 m s/M, próxima a las montañas de Prades. Las series obtenidas comprenden 28, 42 y 28 años de observaciones de 1954-81, de 1941-82 y 1955-82, respectivamente. Dadas las características climáticas de la zona donde crece *P. sylvestris* en Prades, los datos de Riudabella no son los apropiados. Este observatorio se encuentra en la parte baja de las montañas, en plena región mediterránea, mientras que el clima de las montañas corresponde a un clima mediterráneo montano (Folch & Velasco 1974). El estudio de una serie de pocos años de observaciones de La Pena a 882 m s/M refleja unas precipitaciones anuales de 892.6 mm frente a

los 670.0 mm en Riudabella. Con objeto de tener unos datos más representativos realizamos un promedio entre los registros de Riudabella y el Turó de l'Home previo estudio de las fluctuaciones de los dos observatorios (Gutiérrez 1987). La correlación entre las precipitaciones es de $r = 0.60$ y para las temperaturas de $r = 0.76$, con $N = 28$ datos el nivel de significación es del 99 %.

Con el fin de caracterizar de forma objetiva las condiciones climáticas de cada una de las zonas, se realizó un estudio de la relación entre precipitación y temperatura media, año por año. Así, el porcentaje de años con sequía estival es del 64 % en el Montseny, del 11 % en el Prepirineo y sería casi del 100 % en Prades según los datos de Riudabella, los cuales indican que de la serie de 28 años (1955-82), sólo en un año no se produjo sequía estival. Se pone de manifiesto de esta manera que en todas las zonas existe durante algún año sequía estival, características del clima mediterráneo o al menos con influencia del mismo.

Funciones respuesta

Las funciones respuesta son funciones matemáticas que recogen o expresan la relación entre el grosor de los anillos y determinadas variables climáticas. Si, como es nuestro caso, la señal de interés es la componente climática C_t (expresión 1), todas las demás componentes del modelo expresado en (1), previa extracción de la componente A_t , se consideran ruido, quedando minimizadas las diferencias individuales una vez promediadas las series.

Es muy común el empleo de regresiones múltiples para establecer las relaciones entre el crecimiento y el clima; la función de regresión obtenida es la función respuesta. La metodología utilizada en este trabajo para contrastar nuestra hipótesis, ha sido la regresión múltiple en componentes principales (Pielon 1969, Draper & Smith 1981). Este tipo de análisis es considerado uno de los más adecuados desde que Fritts et al. (1971) lo utilizaran por primera vez, y también como uno de los más potentes al tener en cuenta multicolinealidad de las series climáticas (Cropper 1984), uno de los principales problemas con que tropieza el tratamiento estadístico-matemático de datos como los que se estudian en dendrocronología. Por otro lado, también mantiene su vigencia al comprobarse que los resultados obtenidos por diferentes métodos de análisis multivariante son similares, lo que no quiere decir que no tengan sus limitaciones; no obstante, los resultados difieren marcadamente cuando sólo se utilizan correlaciones simples (Fritts & Xiangding 1986).

El número de variables climáticas utilizadas es de 14 de temperatura y 14 de precipitación desde junio ($t-1$) del año anterior al crecimiento, hasta julio (t) del año actual. Consideramos que este período recoge la actividad del cambium. Según Alfieri & Evert (1968, 1973), en las pináceas, la actividad del cambium comienza en el mes de abril, produciéndose en el mes de junio hasta la 3/4 partes del total xilema anual, el anillo se completa durante el mes de julio. Al considerar variables anteriores a la estación de crecimiento, preten-

demos tener en cuenta el efecto de inercia que tiene el crecimiento, dadas unas condiciones climáticas determinadas en un año de crecimiento t . La elección de estas variables nos permite además comparar nuestros resultados con los obtenidos por otros autores. El número de años climáticos considerados, es decir los casos, ha sido de 28 para las cronologías del Prepirineo y de Prades (según los registros de precipitación y temperatura de los observatorios de La Molina y de Riudabella) y de 41 para las cronologías del Montseny, datos del observatorio del Turó de l'Home.

De esta manera, el crecimiento, C_t (expresión 1) es función de:

$$C_t = c + a_1T_1 + a_2T_2 + \dots + a_nT_n + b_1P_1 + b_2P_2 + \dots + b_nP_n + E_t \quad (4)$$

donde C_t es el grosor del anillo del año t una vez extraída la tendencia, por lo tanto cabe aclarar que estamos trabajando con las series de índices I_t ; c es una constante; t es el tiempo en años desde $t = 1, 2, \dots, N$ y N vendrá limitado por el número de años para los cuales se disponga de registros de las variables climáticas; T_1, T_2, \dots, T_n son las variables de temperatura media mensuales; P_1, P_2, \dots, P_n son las de precipitación; a_1, a_2, \dots, a_n son los coeficientes de regresión que ponderan las temperaturas; b_1, b_2, \dots, b_n son los coeficientes que ponderan las precipitaciones y E_t es el error no explicado por el modelo de regresión.

Para realizar el análisis hemos empleado el programa 4R del paquete de programas estadísticos BMDP (Dixon 1981). Una vez obtenidos, los coeficientes de regresión para cada una de las variables climáticas son estandarizados con el objeto de que los pesos de las precipitaciones y de las temperaturas sean comparables. La estandarización de los coeficientes se consigue como sigue:

$$b_i' = b_i (S_{xi}/S_y) \quad (5)$$

donde b_i' es el valor de coeficiente estandarizado; b_i es el coeficiente obtenido en la regresión; S_{xi} es la desviación estándar de la variable correspondiente y S_y es la desviación estándar de la variable dependiente.

Por otra parte, para calcular los intervalos de confianza de cada coeficiente tenemos que conocer su varianza. La utilización del programa 4R del BMDP tiene la desventaja de que no proporciona las desviaciones estándar de los coeficientes de regresión. El cálculo de las desviaciones, así como el de su intervalo de confianza, difiere de los explicados por Fritts (1976), Hughes et al. (1982). La metodología empleada en este trabajo fue proporcionada por Prat y Valls (1986 comunicación personal); así, una vez estandarizados los coeficientes, el cálculo de su intervalo de confianza se obtiene de la siguiente manera:

$$b_i' = \pm [t(N-p), \alpha/2] SD(b_i) \quad (6)$$

siendo $t(N-p)$ el valor teórico de la t -Student con $N-p$ grados de libertad y $\alpha/2$

el nivel de significación, SD(bi) es la desviación estándar de cada uno de los coeficientes que se obtiene de extraer la raíz cuadrada de la siguiente expresión (Prat & Valls 1986 com. pers):

$$V(b_i) = [(RSS/N-p) / (N-1) V_j] * [SUM(e_{ij})^2 / l_i] \quad (7)$$

siendo RSS la suma residual de cuadrados de la regresión; V_j de la varianza de la variable j ; $N-1$ el número de casos menos uno (grados de libertad); $N-p$ el número de casos menos el número de vectores propios que se han utilizado en la regresión; $(e_{ij})^2$ el cuadrado de los coeficientes del vector propio de la variable considerada y l_i el valor propio del vector que se está considerando.

Resultados y discusión

El número de árboles y el número de cores que han intervenido en cada una de las cronologías se muestran en la Tabla 1 y los parámetros estadísticos comúnmente utilizados para caracterizarlas se muestran en la Tabla 2. Todos los parámetros se han calculado considerando la longitud total de cada cronología. Los resultados del test de concordancia, % C (Tabla 2), entre las series que forman una misma cronología están comprendidos dentro de lo que se consideran valores normales en dendrocronología. Son más altos del 55 %, valor que Polge (1971) considera adecuado y son similares a los obtenidos por otros autores (Génova 1987); el valor medio \bar{x} , se da en logaritmos y como se puede observar es cercano a cero. La longitud de las cronologías viene expre-

Tabla 2. Parámetros estadísticos de las cronologías de *Pinus sylvestris* establecidas para cada una de las localidades. Valor medio de la cronología, \bar{x} , en logaritmos neperianos; desviación estándar, SD; primer coeficiente de autocorrelación, R1; índice de sensibilidad medio, MSx; longitud de la serie más corta que interviene en cada cronología, L. mín.; ídem de la serie más larga, L. máx. y tanto por ciento medio del índice de concordancia %C.

Localidad	N.º	Nombre	\bar{x}	SD	R1	MSx	L. mín.	L. máx.	% C
Prepirineo	1	NCBPS	.038	.24	.64	.17	99	200	69.4
	2	NBTPS	.015	.36	.36	.23	96	151	71.2
	3	SCBPS	.000	.19	.15	.22	62	78	59.6
	4	NIIPS	.047	.24	.42	.23	75	128	58.9
	5	NMPOS	.022	.16	.28	.24	44	117	68.8
	6	SESPS	-.010	.24	.42	.24	32	109	57.7
Prades	7	NPBPS	.003	.28	.35	.30	31	124	75.9
	8	NTOPS	-.034	.27	.48	.31	61	161	74.5
Montseny	9	NTIPS	.025	.33	.32	.25	32	64	81.8
	10	STIPS	-0.015	.33	.43	.26	45	52	78.5

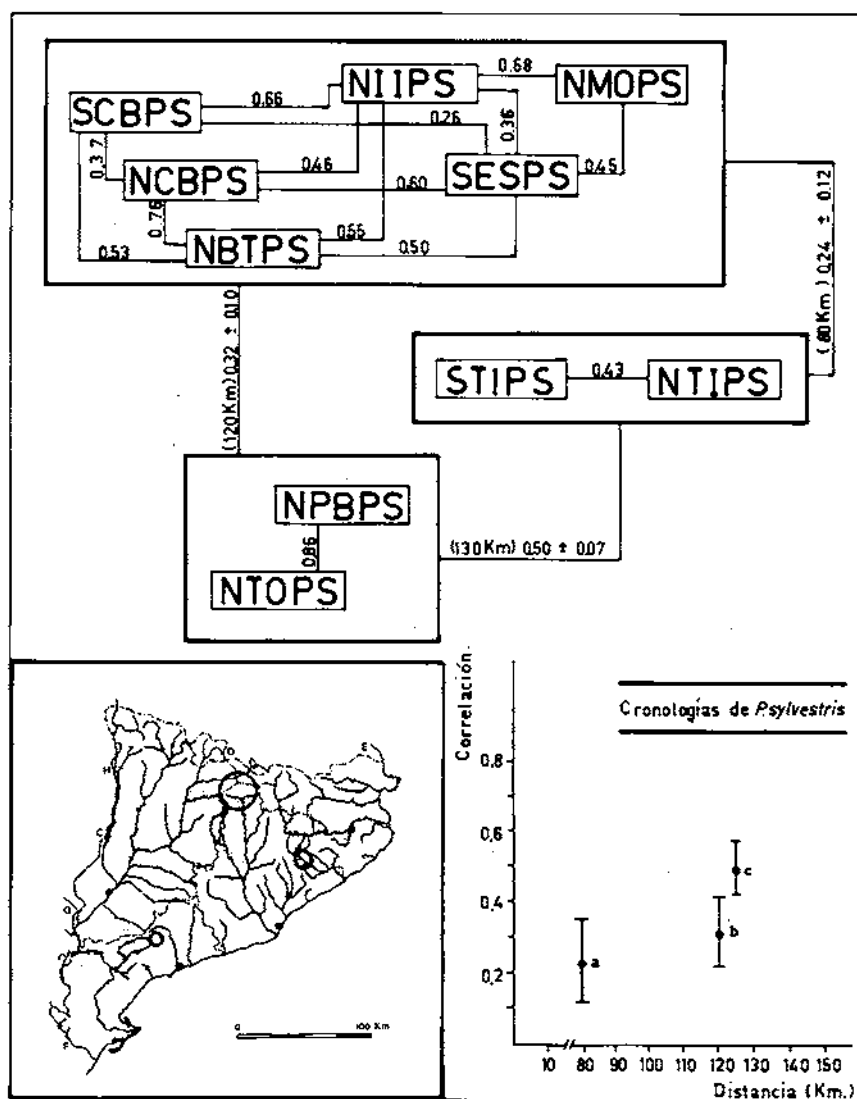


Figura 3. Correlaciones entre cronologías en función de la distancia que las separa. Las letras en el gráfico de abajo, derecha, representan: (a) correlación entre las cronologías del Montseny y el Prepirineo ($P < 0.1$), (b) entre las de Prades y el Prepirineo ($P < 0.05$), y (c) entre las del Prades y el Montseny ($P < 0.05$).

sada por dos valores, la longitud de la serie más corta, L_{\min} , y la longitud de la serie más larga, L_{\max} , de todas las series que han intervenido en cada cronología. R_1 es el valor del primer coeficiente de autocorrelación, este parámetro se considera un indicador de las tendencias que comprenden un número elevado de años (fluctuaciones en las bajas frecuencias) y la desviación estándar

dard, SD, nos indica el grado de variación tanto en las bajas como en las altas frecuencias. Al contrario, el coeficiente de sensibilidad media, MSx, nos indica el grado de variación interanual, es decir de las fluctuaciones de un año con respecto al anterior (fluctuaciones en las altas frecuencias). Cabe destacar, que los índices de sensibilidad media MSx son más altos hacia el sur.

De la matriz de correlaciones entre todas las cronologías, se ha hecho el promedio comparando cada zona de muestreo con las otras dos; los valores pueden observarse en el esquema de la Figura 3. El número de observaciones que han intervenido para su cálculo es el de la longitud de la cronología más corta (Tabla 2). Los resultados (significativos al 95 % y al 90 % para el valor más bajo, que es la correlación entre las cronologías del Prepirineo y el Montseny) se han puesto en función de la distancia que las separa (Fig. 3). El valor de correlación más alto se obtiene entre las cronologías del Montseny y Prades (nivel de significación al 95 %) cuya distancia es mayor que entre cualquier otro par de cronologías. Una explicación puede estar en el hecho de que en estas dos localidades *P. sylvestris* recibe una mayor influencia continental que en el Prepirineo (Bolòs 1983); de acuerdo con los resultados, tendríamos que hablar de una distancia climatológica entre zonas, por lo que respecta a la ecofisiología de esta especie.

En cuanto a las funciones respuesta, el número de vectores propios utilizados en la regresión ha sido de 10 en todos los casos. Los vectores propios o componentes principales son las nuevas variables, ortogonales entre sí, que se introducen en la regresión según el criterio, en este caso, de su mayor correlación con el crecimiento. El tanto por ciento de varianza explicada es superior al 80 % en dos de las cronologías establecidas en la vertiente norte del Prepirineo, siendo el menor de un 41 % para la cronología NCBPS; para el resto de

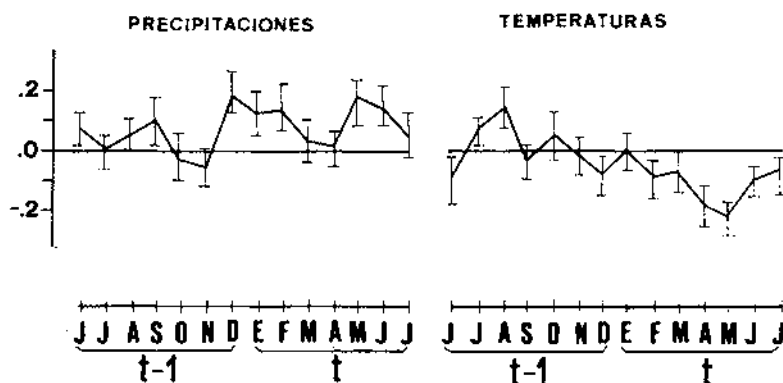


Figura 4. Representación detallada de la función respuesta obtenida para la cronología, NTIPS, de *Pinus sylvestris* en el Montseny. En el eje de ordenadas se han representado los coeficientes estandarizados, en el de las abscisas los meses. (t-1) se refiere a los meses de la estación anterior de crecimiento. Las líneas verticales que acompañan a cada coeficiente delimitan los intervalos de confianza ($P < 0.05$) y son significativos cuando no incluyen el cero.

cronologías la varianza explicada oscila entre el 53 % y el 62 %. Para las cronologías de Prades el resultado fue del 61 % en ambas, y del 57 % y 46 %, en las del Montseny.

Para la interpretación de las funciones respuesta interesa fijarnos en la significación de los coeficientes (si su intervalo de confianza calculado con $P < 0.05$ incluye o no el cero) y también en el signo (positivo o negativo) que presentan. A modo de ejemplo hemos representado la función respuesta de la cronología con exposición norte del Montseny, NTIPS, (Fig. 4). En ella pueden observarse, ya estandarizados, los coeficientes de regresión para la precipitación y la temperatura. También se han dibujado con barras verticales, los intervalos de confianza para cada coeficiente, calculados con un nivel de significación de $p < 0.05$. En la Figura 5 hemos realizado una representación conjunta para todas las cronologías de una misma zona, considerando sólo los coeficientes significativos en tantos por ciento.

Tal y como son interpretadas las funciones respuesta (Fritts 1976) y según los resultados obtenidos (Fig. 4 y 5), el efecto negativo de las temperaturas y el positivo de las precipitaciones durante la estación de crecimiento, nos indican que la especie está sometida a estrés hídrico. El efecto de las altas temperaturas y bajas precipitaciones se produce en las tres zonas de muestreo aunque, según puede observarse, es desigual en cuanto a la duración y meses implicados. Durante la estación de crecimiento, en el Prepirineo (Fig. 5A) la limitación del crecimiento se produce en un 50 % de las cronologías por falta de agua durante los meses de mayo(t) y junio(t) y fundamentalmente por elevadas temperaturas durante el mes de julio(t). Según los resultados, el mes de julio(t) es el más crítico en el Prepirineo, durante este mes, en todas las localidades muestreadas las elevadas temperaturas son limitantes, sólo se produce un efecto conjunto (sinérgico) por falta de agua en dos de las seis localidades del Prepirineo (Fig. 5A). En Prades el estrés hídrico se produce durante el mes de junio(t), ambos factores, precipitación y temperatura, se muestran significativos en las dos localidades, mientras que el efecto limitante atribuible sólo a las elevadas temperaturas, se produce en el mes de julio(t) en una de las dos localidades estudiadas (Fig. 5B). En el Montseny el crecimiento durante el mes de julio(t) está limitado sólo por las elevadas temperaturas en las dos localidades. Sin embargo, para los demás meses de la estación de crecimiento, éste está limitado de forma sinérgica por la falta de agua y las elevadas temperaturas (Fig. 5C). Es decir que, mientras que en los meses de mayo(t) y junio(t) la limitación del crecimiento se debe a una combinación de la precipitación y la temperatura, durante el mes de julio(t) son las elevadas temperaturas el factor más limitante. Por lo tanto, se puede decir que los factores limitantes para *P. sylvestris* durante la estación de crecimiento son el estrés hídrico (efecto positivo de las precipitaciones y negativo de las temperaturas) y los períodos prolongados de sequía atmosférica (efecto positivo de las temperaturas); esta circunstancia parece estar bastante generalizada a la vista de los resultados (Fig. 5 A, B y C). Asimismo, situando el inicio de la actividad

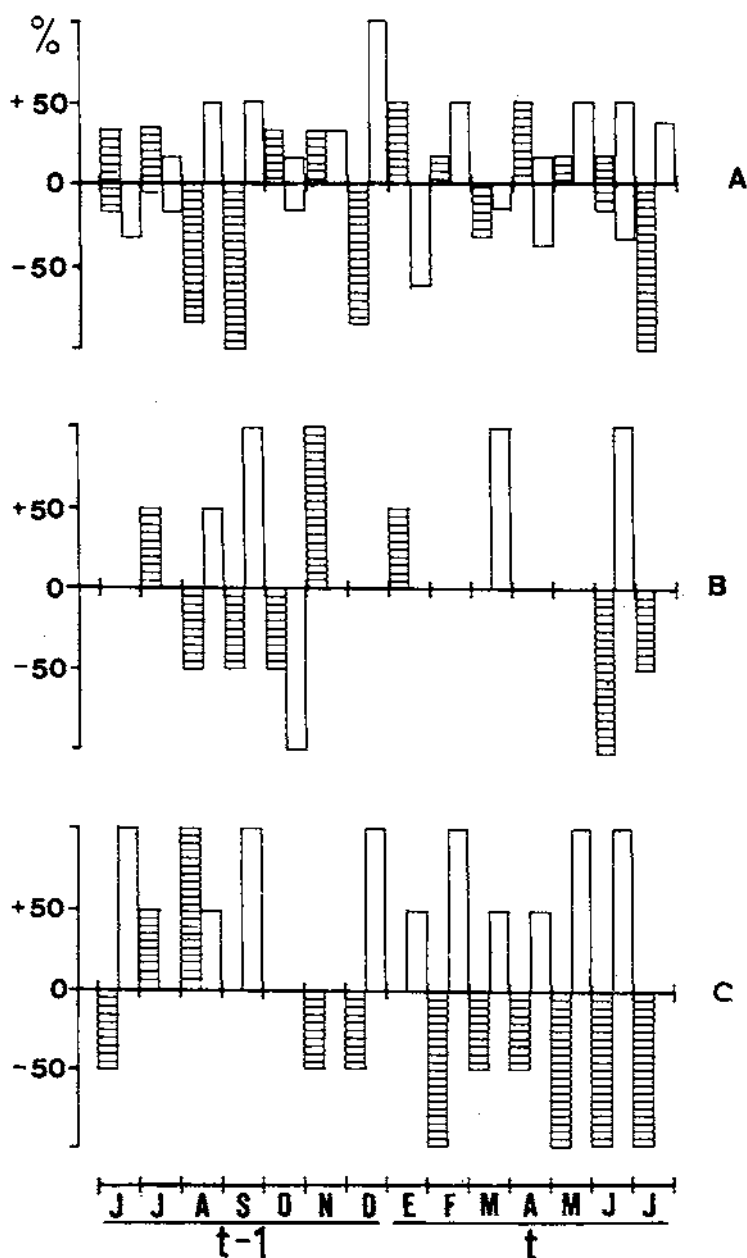


Figura 5. Representación conjunta de las funciones respuesta. En el eje vertical se ha representado el tanto por ciento de coeficientes de precipitación □ y temperatura ■ significativos ($P < 0.05$). Con «+» se señala si los coeficientes son positivos y con «-» si son negativos. En el eje horizontal los meses desde junio ($t-1$) hasta julio (t). A, cronologías del Prepirineo, B de Prades y C del Montseny.

del cambium en los meses de abril y/o mayo, los resultados muestran que en el Prepirineo el crecimiento está controlado en un 50 % de las localidades por las bajas temperaturas (relación positiva con el crecimiento de abril(t)) y por la falta de agua, por no estar disponible (relación negativa en el crecimiento) o por déficit hídrico (relación positiva) en otras localidades. En el Montseny, durante el mes de abril(t) se produce déficit hídrico, lo cual estaría de acuerdo con las condiciones más xéricas de esta zona. Se puede observar que el efecto limitante del clima se vuelve más acusado a medida que avanza la estación de crecimiento. En Prades, el inicio del período activo del cambium podría estar limitado por la falta de agua produciéndose esta situación durante el mes de marzo.

Comparando nuestros resultados con los obtenidos por otros autores (Jonsson & Harlan 1969, cit. en Fritts 1976, y Garfinkel & Brubaker 1980) el efecto de las temperaturas de final de verano es el opuesto al que encontramos aquí. En el norte de Europa son las bajas temperaturas (coeficientes positivos) las que controlan el crecimiento, mientras que en latitudes al sur de su distribución es la falta de agua. El control de las bajas temperaturas se manifiesta también en la dinámica de las poblaciones de la especie. Así, en latitudes superiores, se produce un fenómeno interesante: las semillas germinan sólo en veranos calurosos, evitando así las temperaturas de congelación de los meses fríos, en los cuales se produce una elevada mortalidad de plántulas.

Para el resto de meses considerados, la limitación del crecimiento de *P. sylvestris* no es tan comparable como lo son los meses de la estación de crecimiento. En general, el efecto significativo de la precipitación y de la temperatura durante el verano (t-1) anterior a la estación de crecimiento, se relaciona con el retardo o inercia con que responde el crecimiento a los estímulos externos. La limitación del crecimiento por la falta de agua se produce en todas las zonas, con mayor o menor intensidad, hasta el mes de octubre, y el efecto negativo de las elevadas temperaturas se produce sobre todo durante los meses de agosto (t-1) y septiembre (t-1) en Prades y el Prepirineo. Como otras especies adaptadas a condiciones de estrés hídrico, *P. sylvestris* puede detener su actividad durante la estación de crecimiento y volverlo a reanudar si las condiciones son favorables (Tessier 1986). Esta hipótesis es consistente con el número de anillos múltiples contabilizados y con el número de años en los que se produce sequía estival, según el análisis de los datos climáticos. A juzgar por el número de anillos múltiples: 3.75 %, 3.80 % y del 2.10 % en Prades, en el Montseny y en el Prepirineo respectivamente, es bastante lógico pensar que este mecanismo forma parte de la estrategia adaptativa general de la especie, bajo las condiciones climáticas de las localidades que estamos estudiando. Situadas éstas en el borde meridional de su área de distribución geográfica, además de coincidir las temperaturas más altas con las precipitaciones más bajas cuando la tasa de crecimiento es más elevada, se añade también a estos factores una intermitencia climática a la cual se corresponde otra anatómica, formándose anillos falsos o múltiples. La estrategia adaptativa de esta especie,

considerada una especie pionera, puede conferirle ventajas competitivas en aquellos hábitats caracterizados por sequía estival (Hereter 1986). Al contrario hay, en situaciones y localidades en las que otras especies con otra estrategia, esto es con crecimiento continuado, pueden desplazar a *P. sylvestris*. Este tipo de situaciones son las que nos encontramos en algunas zonas en Catalunya, el hayedo del Montseny y algunos en el Prepirineo, donde *Fagus sylvatica* desplaza las especies de *Pinus sp.* (Gutiérrez 1988). *P. sylvestris* (u otras especies del género) tendrían ventaja frente a *F. sylvatica* en el caso de producirse un aumento de la aridez. Según Bolòs (1983) esta especie está al límite de sus posibilidades en el Montseny.

Durante el otoño (t-1), el efecto significativo de las variables climáticas sobre el crecimiento puede relacionarse con el retardo en el inicio del período de latencia invernal. Parece ser que en otoño, cuando ya se ha completado el crecimiento de un anillo, *P. sylvestris* puede continuar su crecimiento; de hecho el floema continúa activo en otoño (Alfieri & Evert 1968). En estas circunstancias, los productos de la actividad fotosintética, pueden pasar a formar parte de las sustancias de reserva.

La interpretación del efecto de las variables climáticas durante los meses de invierno, podrían relacionarse con un aumento de la respiración, cuando el agua en el suelo no está disponible, si está helada o tiene una elevada viscosidad por efecto de las bajas temperaturas. Éste podría ser el caso del Prepirineo y también del Montseny (mes de diciembre) a juzgar por el efecto que muestran tanto las temperaturas como las precipitaciones. Sin embargo en Prades el efecto de estas variables es opuesto y se produce en el mes de noviembre. Relacionamos este resultado con un retraso en la entrada del período de latencia, a la vista de que en el mes anterior, los efectos de la precipitación y la temperatura son los mismos que se dan en plena estación de crecimiento. Tanto esta situación como la de los meses considerados de otoño son bastantes difíciles de interpretar, porque no se sabe mucho acerca de la ecofisiología de la especie durante el invierno.

Conclusiones

La regulación y limitación del crecimiento secundario de *Pinus sylvestris* en Catalunya, están altamente influenciadas por las condiciones de estrés hídrico durante la estación de crecimiento y por los prolongados períodos de altas temperaturas (sequía atmosférica). Sin embargo, este efecto no es homogéneo en las tres zonas de estudio consideradas (Prepirineo, Montseny y Prades). Como característica de una especie pionera, y dentro de lo que puede considerarse una estrategia general adaptativa a las condiciones de estrés hídrico, *P. sylvestris* puede detener su crecimiento y volver a reanudarlo cuando las condiciones son favorables, durante la misma estación de crecimiento. Este mecanismo le confiere ventajas en hábitats xéricos, pero es desplazada

por otras especies, que son capaces de regular su crecimiento en función de la disponibilidad hídrica, no deteniendo su actividad.

Además de la falta de agua durante la estación de crecimiento, cabe resaltar que en otras épocas del año, finales del verano anterior y algunos meses de invierno, los efectos limitantes de la precipitación y la temperatura, diferentes según la zona, pueden resultar en un aumento de la respiración en el Prepirineo, y en un retraso en el comienzo del período de latencia en Prades.

Finalmente, la importancia de las funciones respuesta estriba en la consideración de tres aspectos: (1) en averiguar qué variables climáticas tienen una mayor influencia sobre el crecimiento, con lo cual, dada la distribución geográfica de una especie, es posible comparar y considerar los factores que más influyen sobre su distribución, (2) esta información puede utilizarse para elaborar una combinación adecuada de las variables climáticas, e introducirla en los modelos utilizados normalmente para la estimación de la producción primaria, modelos que según Leith (1976) se basan en la combinación adecuada de las variables de precipitación y temperatura y (3) sabiendo cuáles son las variables climáticas es posible la reconstrucción paleoclimática de dichas variables a partir de las series de crecimiento.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente subvencionado por la CIRIT. La autora está agradecida a F. Montoya por su colaboración durante el muestreo, a los Drs. A. Prats y M. Valls de la E.T.S.I.I.C. por su ayuda en el tratamiento estadístico de los datos y a los dos revisores anónimos cuyas críticas y comentarios ayudaron a mejorar la versión final del manuscrito.

Bibliografía

- Alfieri, F.J. & Evert, F.F. 1968. Seasonal development in *Pinus*. *Am. Jour. Bot.* 55:518-528.
- Alfieri, F.J. & Evert, F.F. 1973. Structure and seasonal development of the secondary phloem in *Pinaceae*. *Bot. Gaz.* 134:17-25.
- Baillie, M.G.L. 1982. Tree-ring dating and archeology. Croom Helm. London.
- Bolòs, O de. 1983. La vegetación del Montseny. Diputación de Barcelona. Barcelona.
- Cook, E.R. 1987. The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bull.* 47:37-59.
- Cropper, J.P. 1984. Multicollinearity within selected western North American temperature and precipitation data sets. *Tree-Ring Bull.* 44:29-37.
- Dixon, W.J. 1981. BMDP statistical software. University of California. Berkeley.
- Draper, N.R. & Smith, H. 1981. Applied regression analysis. Willey. New York.
- Folch, R. & Velasco, E. 1974. Dades cartogràfiques per a l'estudi de la vegetació de les Muntanyes de Prades. XVIII Assemblea Internacional d'estudiosos. I: 1-29. Casal de l'Espluga de Francolí.
- Fritts, H.C., Smith, D.G., Cardis, J.W. & Budelsky, C.A. 1965. Tree-ring Characteristics along a vegetation gradient in Northern Arizona. *Ecology* 46:393-401.

- Fritts, H.C., Blasing, T.J., Hayden, B.P. & Kutzbach, J.E. 1971. Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationship and for reconstructing anomalies in paleoclimate. *Jour. Appl. Meteor.* 10:845-864.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree-rings and climate*. Academic Press. New York.
- Fritts, H.C. & Xiangding, W. 1986. A comparison between response-function analysis and other regression techniques. *Tree-Ring Bull.* 46:31-46.
- Garfinkel, H.L. & Brubaker, L.B. 1980. Modern climate-tree-growth relationships and climate reconstructions in sub-arctic Alaska. *Nature* 286:872-874.
- Génova, R. 1987. Análisis e interpretación de las series de anillos de *Pinus uncinata* y *Pinus sylvestris* en la Península Ibérica. Tesis de doctorado. Universitat de Barcelona.
- Génova, R. 1988. Comparación de tres series dendrocronológicas del valle de Conangles (Pirineo Central). *Orsis* 3:105-120.
- Gutiérrez, E. 1987. Dendrocronología de *Pinus uncinata*, *Pinus sylvestris* y *Fagus silvatica* en Catalunya. Tesis de doctorado. Universitat de Barcelona.
- Gutiérrez, E. 1988. Dendroecological study of *Fagus silvatica* L. in the Montseny mountains (Spain). *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 9:301-309.
- Hereter, A. 1986. Estudi dels sòls forestals sobre esquistes i pissarres del massís del Montseny. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 53 (Sec. Geol.):59-67.
- Hughes, M.K., Kelly, P.H., Pilcher, J.R. & LaMarche, V.C. (eds.) 1982. *Climate from tree-rings*. Cambridge University Press. Cambridge.
- LaMarche, V.C.Jr. 1974. Paleoclimatic inferences from long tree-ring records. *Science* 183:1043-1048.
- Leith, H. 1976. The use of correlation models to predict primary productivity from precipitation or evapotranspiration. In: O.L. Lange, L. Kappen & E.D. Schulze (eds.). *Water and plant life: problems and modern approaches*. Chapman & Hall. London.
- Pielou, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley. New York.
- Polge, H. 1971. Le "message" des arbres. *La Recherche* 44:331-338.
- Serra, N. 1988. Estudi dendrocronològic dels efectes de la contaminació sobre les pinedes dels ports de Morella i Villarroja. *Orsis* 3:121-131.
- Szafer, W. 1975. *General plant geography*. PWN-Polish Scientific Publishers. Warszawa.
- Tessier, L. 1986. Approche dendroclimatologique de l'écologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd., dans le Sud-Est de la France. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 7:339-355.
- Tomás, C. 1982. Estudi dendromètric de la producció de fag a la vall de Santa Fe del Montseny. Tesis de Llicenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Warren, W.G. 1980. On removing the growth trend from dendrochronological data. *Tree-Ring Bull.* 40:35-44.

Manuscrito recibido en mayo de 1989.