



---

**Universidad de Valladolid**  
**Campus de Palencia**

**ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍAS AGRARIAS**

Máster en Investigación en Ingeniería para la Conservación y Uso  
Sostenible de Sistemas Forestales

Análisis dendroecológico de las tendencias de  
crecimiento de árboles muertos y su aplicabilidad  
para la detección del declive de masas forestales  
como respuesta al cambio global

por Bárbara Viguera Moreno

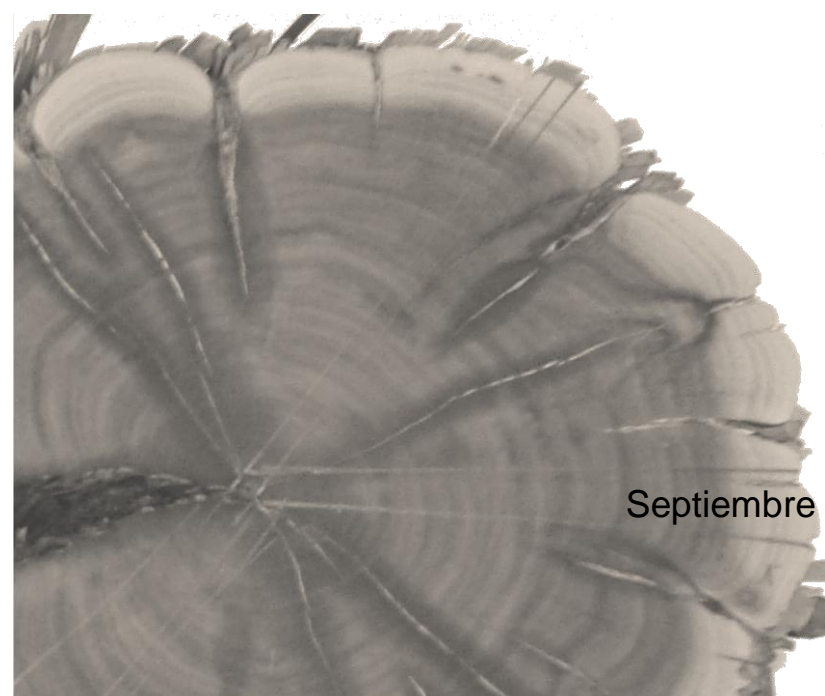
Tutores:

Isabel Cañellas Rey de Viñas

Guillermo Gea Izquierdo

Vº Bº

Septiembre de 2012



## *Agradecimientos*

*Mi agradecimiento más sincero a Guillermo por enseñarme todo lo que sé de dendrocronología, por su ayuda imprescindible en los momentos de desesperación, por su contagiosa ilusión e interés por los anillos que me anima a seguir y a esforzarme aun más y porque de verdad espero que estés satisfecho con lo que hemos conseguido.*

*A Isabel por confiar en mí y darme la maravillosa oportunidad que supone estar donde he estado, con los grandes; por interesarse, preocuparse y buscar soluciones a los inconvenientes que por ser míos también eran suyos. Por su cordura, profesionalidad y experiencia, Muchas Gracias.*

*Gracias a Ángel por su buen hacer, sus ganas y alegría en el trabajo de campo y al resto de gente que ha colaborado para obtener frutos de unos cores. A mis compañeros del INIA por hacer que me sintiese en familia. Gracias Cristina, Víctor, Javi, Marcelo, Fernando, Mariajo, Laura H. y compañía por vuestra cariñosa acogida, por la amistad y por todas las horas compartidas.*

*Gracias a toda la gente que hace posible el proyecto R y especialmente a aquellos que dedica parte de su tiempo en facilitar los primeros pasos de los usuarios nóveles en esta aventura (en ocasiones desventura) que supone R.*

*A mi bici, por darme alas en Madrid.*

*A los compañeros del máster, porque fue divertido y enriquecedor compartir con vosotros y a los amigos dispersos por el mundo, porque os siento cerca.*

*A Minerva, por todo lo que le debo y lo que me queda por aprender, me encanta verte tan feliz. Por eso, y por hacerme correr alrededor de la mesa (con todo lo que ello conlleva), prometo compartir más tiempo contigo.*

*La comprensión, paciencia y ánimo se tornan vitales, no solo en los malos momentos sino en la vida y por ello merece el más especial de los agradecimientos. Tengo la suerte de haber recibido el apoyo infinito e impagable de Marco y el regalo diario de su sonrisa.*

*A mis padres más que un agradecimiento que obviamente a estas alturas de la vida requeriría más espacio que los folios que componen este trabajo, una disculpa. Siento no estar allí tanto como quisierais, ni siquiera tanto como yo misma quisiera; espero que esto cambie y que podáis comprender un poco mejor mis motivaciones e intereses... Recuerdo a un papá más joven ilusionado porque sus niñas iban a descubrir un elemento químico y una especie nueva (respectivamente), lo rememoro y pienso, aún es posible descubrir cosas nuevas... ¡va por vosotros!*

## Contenido

Resumen .....	4
Abstract .....	4
Introducción .....	6
Objetivos.....	7
Material y Métodos.....	8
Sitio de estudio .....	8
Diseño de muestreo.....	9
Procesado y análisis de las muestras .....	12
Construcción de series de crecimiento: métodos dendrocronológicos.....	13
Análisis estadístico .....	14
Resultados.....	15
Descripción de las cronologías de crecimiento.....	15
Evolución de las tendencias climáticas .....	16
Tendencias de crecimiento .....	17
Relación crecimiento-clima .....	19
Variación temporal de la respuesta al clima .....	21
Discusión .....	23
Tendencias de crecimiento .....	23
Correlación y respuesta al clima .....	27
Variación temporal de la respuesta .....	29
Conclusiones .....	30
Bibliografía.....	31
Anexo I. Gráficos estadísticos complementarios.....	36
Anexo 2. Anexo fotográfico .....	40

## Índice de tablas

Tabla 1. Caracterización de los sitios de muestreo .....	10
Tabla 2. Cronologías maestras y características dendrométricas .....	13
Tabla 3. Estadísticos descriptivos de las cronologías maestras .....	16

## Índice de figuras

Figura 1. Mapa de situación.....	9
Figura 2. Variables climáticas anuales.....	17
Figura 3. Cronologías medias de Incremento de Área Basimétrica.....	18
Figura 4. Análisis de correlación y respuesta al clima. ....	20
Figura 5. Evolución de la respuesta del crecimiento a variables climática.....	22
Figura 6 . Hipótesis de los cambios en el área ocupada por especies leñosas en el límite de su rango bajo un escenario de cambio global. ....	26
Figura 7. Cronologías medias e intervalos de confianza. ....	36
Figura 8. Análisis de respuestas mediante correlaciones móviles.....	37
Figura 9. Evolución de la respuesta del crecimiento a variables climáticas.....	39

## Índice de imágenes

Imagen 1. Sitios de muestreo. ....	40
Imagen 2: Estados sanitarios de <i>P. sylvestris</i> .....	41
Imagen 3. Barrenando individuos de <i>P. sylvestris</i> .....	41
Imagen 4: Estados sanitarios de <i>Q. pyrenaica</i> .....	42
Imagen 5. Barrenando individuos pareados .....	42
Imagen 6. Matorral acompañante .....	43
Imagen 7: Proceso.....	43
Imagen 8. Testigos de crecimiento .....	44

## Resumen

Como consecuencia del estrés hídrico creciente y el impacto de otros cambios globales, las masas mediterráneas se ven sometidas a condiciones que amenazan su sostenibilidad y ponen en entredicho su capacidad de adaptación, en mayor medida aquellas especies en el límite de su distribución. El decaimiento del crecimiento es un indicador de la pérdida de vigor de las masas que permite anticiparse a eventos de mortalidad inducidos por el cambio climático y la variación de otros factores ambientales. Con el fin de determinar la existencia de este decaimiento en masas de dos especies de importancia en la Península Ibérica, *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica*, y de caracterizar su relación con el clima actual y pasado, se ha realizado un muestreo en masas forestales naturales de Valsaín (Sistema Central), extrayendo testigos de crecimiento de árboles sanos, debilitados y muertos del estrato dominante, siguiendo un gradiente altitudinal. Se tomaron medidas dendrométricas de los árboles muestreados y se realizó la caracterización de los rodales con el fin de definir otros factores influyentes no climáticos como la competencia y la historia de aprovechamientos. El análisis de las tendencias de crecimiento a medio y largo plazo permitió detectar la disminución del crecimiento de ciertos individuos previo a su muerte en función de la altitud y especie. Mediante un análisis de correlaciones se determinó la influencia de variables climáticas mensuales sobre el crecimiento, concretamente la influencia negativa de la temperatura estival, la influencia positiva en primavera y otoño, por la prolongación de la estación de crecimiento y la influencia positiva de la precipitación en estas zonas condicionadas por el estrés hídrico. Finalmente, el análisis de respuestas mediante ventanas móviles permitió detectar un incremento en la sensibilidad al clima de ambas especies y las tendencias adoptadas frente a los cambios en los patrones climáticos.

**Palabras clave:** Dendroecología, Decaimiento, Mortalidad, Patrones de crecimiento, *Pinus sylvestris*, *Quercus pyrenaica*.

## Abstract

Mediterranean forests are exposed to conditions that threaten their sustainability and challenge their adaptability as a result of increasing water stress and negative influence of other global changes, to a greater extent those species at the edge of their distribution. Tree growth decline as indicator of tree vigor loss could help us to anticipate mortality events induced by climate change and other environmental

variation. In order to establish the existence of any decay in forest stands of two important tree species in the Iberian Peninsula, *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*, and characterize the relationship between current and past climate, a sampling was performed in Valsaín forest (Central Range). Increment cores samples were extracted from healthy, weakened, and standing dead trees, all of them from the dominant layer, along an altitudinal gradient. Dendrometric variables were measured in sample trees and the forest stands were characterized in order to identify other non-climatic factors that could influence tree growth such as competition and historical management. Analyses of both medium and long-term growth trends revealed a decline in tree growth prior to death in certain individuals in function of altitude and species. Correlation and response analysis exposed the influence of monthly climate variables on tree growth, specifically a negative influence of summer temperature, a positive influence in spring and autumn (probably due to a extended growing season) and a positive influence of precipitation in these areas conditioned by water stress. Finally, response function analysis by moving intervals allowed us to detect an increase in the climate sensitivity of both species, as well as the trends followed in response to changes in climate patterns.

**Keywords:** Dendroecology, forest decline, tree mortality, growth patterns, Scots Pine, Pyrenean oak.

## Introducción

En la actualidad existe una tendencia generalizada de incremento de la temperatura, acompañada en algunas zonas de disminución o redistribución de la precipitación (IPCC, 2007), que provoca un aumento del déficit hídrico. Los impactos potenciales del clima en los bosques varían de acuerdo a la región geográfica, topografía local y usos del suelo pero se espera una afección generalizada y direccional del cambio climático sobre las condiciones actuales de los bosques, con efectos que van desde el incremento de las tasas de crecimiento en ciertas áreas hasta el compromiso de la supervivencia de comunidades forestales en otras (FAO, 2012), pudiendo alterar la composición, estructura y biogeografía de los bosques en muchas regiones (Allen *et al.* 2010). Estos efectos son especialmente preocupantes en el ámbito Mediterráneo (Lindner *et al.* 2010), donde las masas forestales se desarrollan tradicionalmente en condiciones de estrés hídrico, y serán más aparentes en los límites de distribución de las especies, donde estas tienen su límite de tolerancia y por tanto, mayor vulnerabilidad a estos cambios (Matías y Jump, 2012).

Entre otros efectos asociados al cambio climático se espera un incremento de la frecuencia, duración y severidad de las sequías en el centro y sur de Europa (Michelot, *et al.*, 2012), que puede derivar en descenso de la productividad de los bosques y al potencial incremento de la mortalidad asociada al estrés fisiológico y a su interacción con otros factores influidos directa o indirectamente por el clima (Allen *et al.*, 2010). Las sequías severas han sido asociadas a mortalidad forestal en todo el mundo, el cambio climático y el incremento de los fenómenos extremos podría agravar los episodios regionales de mortalidad (McDowell *et al.* 2008).

La mortalidad de los árboles es un proceso poco comprendido ecológicamente por la alta variabilidad espacial y temporal del proceso y por la longevidad de los árboles (Bigler y Bugmann, 2004); la influencia directa de esta variabilidad en la mortalidad diferencial tiene el potencial de desencadenar cambios a gran escala en los bosques (Bigler *et al.*, 2007). Manion (2003) destaca el papel fundamental que adquiere la concatenación de factores de predisposición, incitación y contribuyentes sobre el decaimiento de las masas y la retroalimentación del clima con factores bióticos y abióticos que puede comprometer la sostenibilidad de los ecosistemas.

Cuando la muerte es gradual, los efectos pueden tener un retraso respecto a la incidencia de los factores causantes que se observan en el decaimiento de las masas (Amoroso *et al.*, 2012). El decaimiento, entendido como pérdida de vigor, disminución

de la productividad e incremento de la susceptibilidad, es un fenómeno que está siendo ampliamente estudiado (Bigler *et al.*, 2006; Piovesan *et al.*, 2008; Fish *et al.*, 2010) y está despertando la alarma en el sector forestal de ámbito mediterráneo, donde se atribuye a la incidencia del calentamiento antes descrito, favorecido por factores de gestión histórica, incidencia de incendios u otros factores de importancia en masas tradicionalmente antropizadas y transformadas como las Mediterráneas (Martínez-Vilalta y Piñol, 2002; Oliva y Colinas, 2007; Lindner *et al.*, 2010).

La vitalidad de los árboles se considera el indicador más importante de la condición del bosque y puede estimarse indirectamente a partir del crecimiento o la transparencia de copas (Dobbertin 2005). En este aspecto, el uso de la dendrocronología está ampliamente extendido para la evaluación de la relación clima-crecimiento mediante el análisis retrospectivo del grosor de anillos de crecimiento anual que permite trabajar con registros climáticos largos (Speer, 2010).

Una de las especies más estudiadas a nivel europeo es *Pinus sylvestris* L., que presenta la mayor distribución de la especie de su género gracias a su amplia valencia ecológica (Gutiérrez, 1990) y a su importancia económica y ecológica tanto en Europa como en España (MAGRAMA, 2009), sin embargo presenta gran vulnerabilidad a las sequías y su retracción parece inevitable en sus áreas de distribución meridionales por reducción de las condiciones aptas para su desarrollo, favoreciendo la expansión de especies de frondosas, más tolerantes a la sequía (Matías y Jump, 2012). En este sentido se ha observado un decaimiento masivo en bosques semiáridos provocado por condiciones de sequía, que contribuye a cambios ecotonales a lo largo de gradientes de humedad y acelera la invasión de matorral (Suarez *et al.*, 2004).

Investigar la respuesta del crecimiento frente a variaciones climáticas puede permitir anticiparse a la vulnerabilidad de las especies a los cambios (Michelot *et al.* 2012), así como la detección temprana del decaimiento de las masas favorecerá la aplicación de las estrategias de gestión más adecuadas (Matías y Jump, 2012).

## **Objetivos**

El objetivo principal de este trabajo consiste en determinar la sensibilidad de masas naturales de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* Willd. y su capacidad de aclimatación frente a los cambios globales mediante el estudio dendroecológico de las tendencias de crecimiento a largo plazo de individuos vivos y muertos de ambas



especies y analizar la influencia de los factores climáticos, bióticos, topográficos y de gestión como posibles causantes de la mortalidad observada a escala local.

De forma específica se pretende:

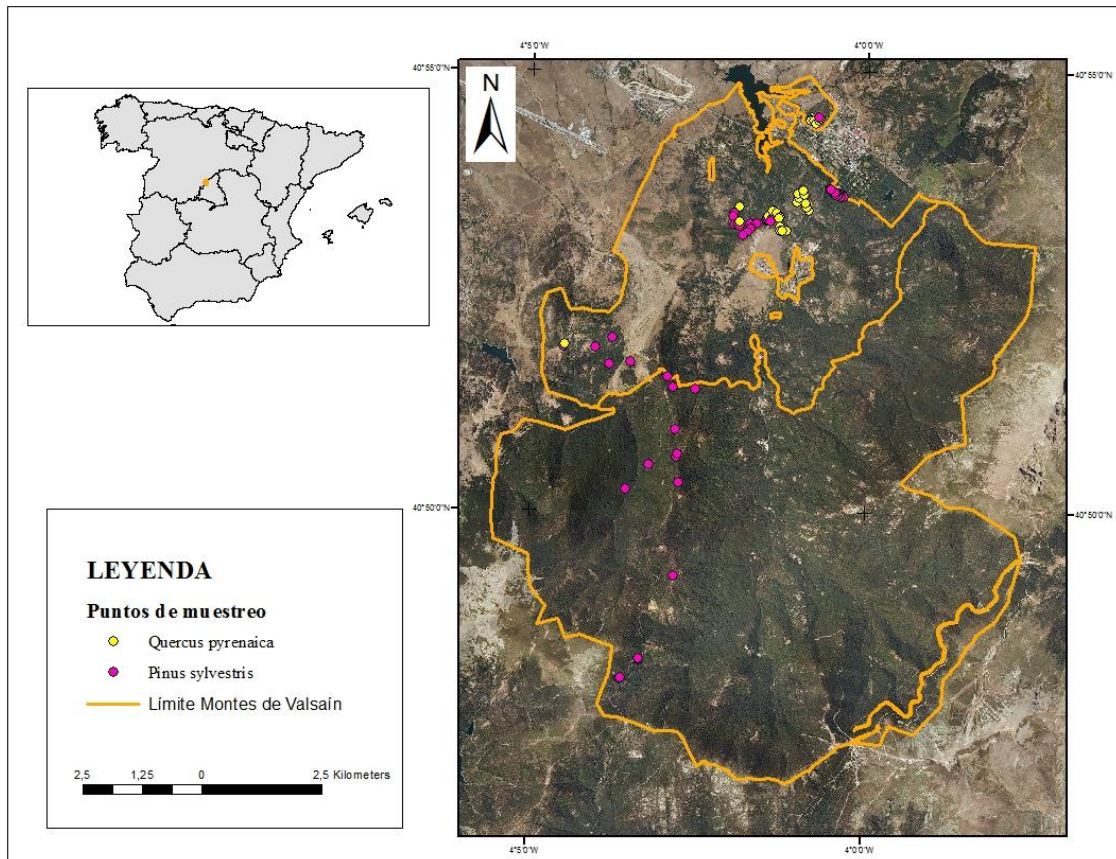
- Caracterizar las tendencias de crecimiento previas a la muerte y la influencia que los distintos factores abióticos desencadenantes pueden tener sobre dicho proceso.
- Definir qué tendencias de crecimiento a largo plazo son producto de las variaciones climáticas y cómo afectan a las distintas especies estudiadas en función de sus características funcionales y ecológicas.
- Determinar si existen diferencias en la respuesta a variables climáticas de los árboles con distinto grado de vitalidad y cómo evoluciona la relación con el clima en el tiempo.
- Evaluar la ocurrencia de estos cambios a lo largo del gradiente altitudinal que permita identificar el inicio de cambios en los límites altitudinales de distribución de las especies y su área de ocupación en esta zona como resultado de la incidencia de los factores ya comentados.

## Material y Métodos

### Sitio de estudio

El estudio se realizó en los montes de Valsaín, pertenecientes al Municipio de San Ildefonso-La Granja, en la provincia de Segovia. Ambos montes pertenecen al Espacio Natural “Sierra de Guadarrama”, encontrándose en la vertiente norte del mismo. Tienen una extensión total de 10668 ha distribuidas en un rango altitudinal de 900 a 2125 m s.n.m., sobre suelos de gneis y granito. Estos montes han sido históricamente gestionados para el aprovechamiento de leñas y pasto en las cotas más bajas y de madera en pinares de zonas más altas, si bien en la actualidad también se contemplan usos protectores y recreativos. El clima es supramediterráneo con influencia oromediterránea en las cumbres, con valores de precipitación anual de 494 a 1393 mm y temperatura media de 12 a 7º C, acordes al gradiente altitudinal.

El monte Matas se extiende en 3046 ha de 900 a 1525 m s.n.m., tiene gran influencia antrópica por su proximidad al municipio y su variedad de aprovechamientos. Florísticamente está compuesto por amplias zonas de pastizal dedicadas al pastoreo, masas adehesadas de *Quercus pyrenaica*, rebollares jóvenes con individuos aislados



**Figura 1. Mapa de situación.** Montes de Valsain y localización de los puntos de muestreo

de pino silvestre, zonas de ecotono en las que el pino silvestre (*P. sylvestris*) y el rebollo (*Q. pyrenaica*) se mezclan de forma más o menos homogénea y en menor medida otras formaciones boscosas como encinares de *Quercus ilex* en las zonas de solana de las cotas más bajas. El monte Pinar (7622 ha) se extiende hasta el límite altitudinal del bosque y comprende cuarteles productivos, protectores y recreativos. Se gestiona por método de tramo móvil, con regeneración por aclareo sucesivo por bosquetes en turnos de 120-140 años. Las masas son monoespecíficas de *P. sylvestris* con presencia testimonial de especies acompañantes.

### Diseño de muestreo

Se realizó un muestreo sobre individuos de pino silvestre y rebollo de forma estratificada siguiendo el gradiente altitudinal. De esta forma se definieron 4 zonas de muestreo en función de su distribución altitudinal que permiten estudiar los principales tipos de masa existentes en Valsain (Tabla 1): masas maduras de *Q. pyrenaica* (sitio 0), individuos aislados de *P. sylvestris* con subpiso de rebollo (sitio 1), el ecotono donde se fusionan ambas especies (sitio 2) y masas productivas de pino albar (*P. sylvestris*) en alta densidad (sitio 3). En la práctica, las características de sitio de las

zonas 0 y 1 son similares pero se ha preferido diferenciar su nomenclatura por el tipo de masa y la especie principal muestreada en cada una.

**Tabla 1. Caracterización de los sitios de muestreo.** La composición relativa se refiere a todos los árboles de la parcela y los asteriscos indican la especie muestreada en cada caso. El estado sanitario se refiere únicamente a los pies barrenados. Códigos: AB=área basimétrica; Dd=densidad; Pte= Pendiente; E.S.= Estado sanitario; Ps= *P. sylvestris*; Qp= *Q. pyrenaica*; S= sanos; D= debilitados; M=muestrados.

Sitio	Altitud (m)	Coordenadas		Pte (°)	AB (m <sup>2</sup> /ha)	Dd (n/ha)	Sp. (%)		E. S. (%)		
		N	O				Ps	Qp	S	D	M
0	1090	40° 54´	4° 1´	0-15	0.67	347	5	95*	36.2	36.2	27.6
1	1100	40° 53´	4° 3´	15-25	0.55	234	33*	77	28.6	47.6	23.8
2	1200	40° 51´	4° 4´	0-5	0.86	310	46*	54	45.7	14.3	40
3	1650	40° 50´	4° 3´	0-45	1.19	838	100*	0	48.5	0	51.5

El muestreo se realizó sobre árboles del estrato dominante o codominante, para minimizar el efecto de competencia simétrica (por luz) sobre el crecimiento de estos pies seleccionados (Schwinning y Weiner, 1998). Además se seleccionaron árboles de tres estados sanitarios de la masa, para lo cual se tomaron muestras pareadas de árboles sanos, debilitados y muertos, extrayendo 2 (excepcionalmente 3) testigos de crecimiento (o cores) por individuo a la altura del pecho con barrena Pressler y tomando medidas dendrométricas (diámetros normales y alturas) de los árboles barrenados. Se barrenó un total de 139 árboles, 48 rebollos y 91 pinos, en 77 puntos de muestreo. Debido a la enorme excentricidad y gran diámetro de algunos árboles, no todos los cores alcanzaron la médula, por lo que la edad real tuvo que estimarse posteriormente: asumiendo incremento de BAI constante en el tiempo se obtuvo el número de anillos ausentes dividiendo el radio perdido (distancia al centro geométrico del árbol menos longitud del core) entre el incremento basal medio de los 5 anillos adyacentes, o de 20 anillos en cores parciales sin arcos de anillos interiores (Rozas, 2003). Este método permite obtener una aproximación a la edad real del árbol a la altura de muestreo, por lo que resulta más preciso en especies intolerantes (en este caso, en *P. sylvestris*) que presentan crecimiento rápido en su juventud que en especies de carácter tolerante (*Q. pyrenaica*) que pueden permanecer suprimidas varios años.

Para estudiar la competencia asimétrica por recursos edáficos se replantearon parcelas tomando como centro los árboles muestreados, dentro de las cuales se midieron diámetros y distancias de los 10 árboles más cercanos dentro de un radio de 10 metros (Gea-izquierdo y Cañellas, 2009) para estimar, en función del radio

considerado, el área basimétrica y densidad que pudiese afectar directamente a cada individuo muestreado. Para considerar el papel del matorral en la competencia asimétrica en la zona baja dominada por rebollo se tomaron 12 rodajas basales de jara (*Cistus laurifolius* L.) en las parcelas con cobertura de esta especie >75% para medir su edad y posible efecto sobre la masa. Caracterizando la distribución de edad de esta especie se perseguía estudiar la historia de la masa y el tiempo desde el abandono o reducción de la actividad pastoral en la zona en estudio.

La determinación en clases del estado sanitario de cada individuo se realizó de forma visual a partir de unas pautas determinadas a priori. En el caso de los rebollos la clasificación se realizó en función del grado de puntisechado de las ramas y de la presencia o no de chancros en las zonas bajas del tronco, con exudaciones y agrietamiento de la corteza. Se consideraron debilitados aquellos con abundancia de ramas muertas, ramillos secos o afectados por chancros en la parte baja del tronco, sanos aquellos individuos con > 75% de la copa en buen estado y muertos los pies con el 100% de las ramas muertas. La categorización de los pinos se realizó a partir de la densidad y decoloración del follaje, de la mortalidad apical y la presencia de muérdago (*Viscum album* L.), una planta hemiparásita relativamente frecuente en esta especie y que aparece asociada a condiciones de estrés (Sangüesa-Barreda *et al.*, 2012). Los individuos asintomáticos se consideraron sanos, los debilitados presentaban escasa densidad de follaje, acículas amarillentas, ápice truncado y muérdago y los muertos presentaban distintos estados de degradación (acículas marrones, pérdida total de acículas e incluso ausencia de corteza) pero no se realizó distinción en este sentido; se detectaron signos de barrenillos, ophiostomatales y otros organismos asociados a la madera debilitada o muerta, que no se identificaron como agentes causantes de mortalidad directa.

Se excluyeron del muestreo pies con causas obvias de debilitamiento y muerte como heridas basales provocadas por maquinaria, afección de plagas o enfermedades, etc. para escoger individuos aparentemente afectados por condiciones climáticas o concatenación de factores de predisposición, incitantes y contribuyentes al decaimiento y muerte. En este aspecto, el Servicio de Sanidad Forestal y Equilibrios Biológicos (SSF, 2011) considera que actualmente las masas de Valsaín no presentan daños relevantes y determina que la principal causa de mortalidad a nivel nacional (excluyendo los pies cortados) son los factores abióticos, con un 22% de incidencia. En cuanto a los daños, el 35% son provocados por causas abióticas (82.5 % debidos a sequía), un 28% a insectos (60% defoliadores, 24% perforadores) y un 10% a hongos.

## Procesado y análisis de las muestras

El procesado de las muestras se realizó siguiendo métodos dendrocronológicos estándar (Cook y Kairiukstis, 1989); los cores se secaron al aire y se montaron sobre soportes de madera, fijándolos con las fibras perpendiculares a la superficie de lectura para facilitar la observación de los anillos y posteriormente se lijaron con lijas de grano progresivamente más fino 220, 320, 440 y 600 granos para las muestras de pino y roble, hasta 1200 granos para las jaras (Speer, 2010).

A continuación se procedió a medir el ancho de los anillos con LINTAB, un dispositivo de medición con precisión de 0,01 mm equipado con un estéreo microscopio de alta resolución asociado a la plataforma TSAP-Win (ambos dispositivos de Rinntech, Heidelberg, Alemania) para el análisis y contraste de series de anillos. En primer lugar las series se sincronizaron visualmente y se dataron estadísticamente en base a los valores de Gleichläufigkeit (Glk), t-valor e índice de datación cruzada (CDI). Se sincronizó cada par de testigos de un mismo individuo entre sí y posteriormente se construyeron las cronologías de los individuos sanos de los 4 grupos establecidos en base a los procedimientos de la datación cruzada y contrastando con cronologías maestras de pino silvestre desarrolladas para el Sistema Central, disponibles en ITRDB (International Tree-Ring Data Bank, <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/treering.html>). El procedimiento se repitió con las series debilitadas y muertas, tomando como referencia la cronología sana obtenida para cada especie y zona.

Finalmente se ajustaron 11 cronologías maestras a partir de 276 testigos (Tabla 3), una por estado sanitario y zona, exceptuando en la zona 3 de pinares maduros en alta densidad en la que no se encontraron individuos debilitados y por lo tanto solo se conformaron cronologías de sanos y muertos. No se eliminaron aquellas muestras que por pudriciones o roturas no pudieron leerse hasta la médula si aportaban información relevante de las últimas décadas de crecimiento. Solo testigos datados sin ningún anillo exterior erosionado fueron considerados en los análisis.

A continuación se evaluó la calidad de la datación cruzada y la precisión en la medición de las series de anillos con el programa COFECHA (Grissino-Mayer, 2001) que calcula la intercorrelación entre series mediante segmentos solapados, detectando posibles errores y asegurando que la señal se maximice. Se calcularon estadísticos de las cronologías ajustadas: la sensibilidad media (MS) como medida de la variación intranual promedio de los valores absolutos de sensibilidad individual de cada serie

calculada como diferencia relativa entre anillos consecutivos respecto a la variación interanual (entre 0 y 1, de complacientes a sensibles, la intercorrelación entre series (ISC) como medida de la interdependencia entre series a partir de coeficientes de correlación que representa el nivel de señal reflejado, la autocorrelación (AR) de primer orden (previa al detrending) como estimación de la influencia del año previo (t-1) en el crecimiento del año actual (t) y la señal expresada por la población (EPS) como indicador de la concordancia entre la varianza de cada cronología con la población teórica (Speer, 2010).

**Tabla 2. Cronologías maestras (CM) ajustadas para cada especie, sitio y estado sanitario, con sus características dendrométricas.** En DBH (diámetro a 1,30 m), H (altura total) y edad se muestran las medias y las desviaciones estándar entre paréntesis. Las letras <sup>a</sup> y <sup>b</sup> indican diferencias significativas entre grupos ( $p < 0.05$ ). QPS, QPD y QPM=cronologías de *Q. pyrenaica*, de sanos, debilitados y muertos. PS1,PD1,PM1= cronologías de *P. sylvestris*, S,D y M indican el estado sanitario y 1, 2 y 3 la zona según el gradiente altitudinal.

CM	Sp.	Sitio	Estado sanitario	DBH (cm)	H (m)	Edad (años)
QPS	Qp	0	sano	57,0 (15,0) <sup>a</sup>	15,5 (2,8) <sup>a</sup>	142 (26)
QPD	Qp	0	debilitado	45,4 (13,6) <sup>b</sup>	13,8 (3,7) <sup>b</sup>	127 (28)
QPM	Qp	0	muerto	44,4 (12,9) <sup>b</sup>	11,6 (3,1) <sup>b</sup>	129 (21)
PS1	Ps	1	sano	67,4 (22,8) <sup>a</sup>	20,7 (2,8) <sup>a</sup>	137 (26)
PD1	Ps	1	debilitado	62,2 (6,7) <sup>a</sup>	15,2 (2,1) <sup>b</sup>	128 (14)
PM1	Ps	1	muerto	71,8 (27,9) <sup>a</sup>	16,0 (4,4) <sup>b</sup>	139 (13)
PS2	Ps	2	sano	78,0 (24,5) <sup>a</sup>	19,0 (1,8) <sup>a</sup>	93 (9)
PD2	Ps	2	debilitado	57,8 (6,3) <sup>b</sup>	18,7 (2,8) <sup>a</sup>	96 (7)
PM2	Ps	2	muerto	59,0 (17,8) <sup>b</sup>	18,1 (4,5) <sup>a</sup>	98 (11)
PS3	Ps	3	sano	54,2 (10,3) <sup>a</sup>	24,1 (8,1) <sup>a</sup>	197 (36)
PM3	Ps	3	muerto	51,4 (12,4) <sup>a</sup>	21,4 (3,1) <sup>a</sup>	188 (40)

### Construcción de series de crecimiento: métodos dendrocronológicos

Una vez obtenidas las mediciones de ancho de anillo (RW) se transformaron en incremento anual de área basimétrica (BAI) y se trabajó con ellas en sucesivos análisis. En estos estudios se prefiere la utilización de BAI en vez de RW ya que proporciona una cuantificación más precisa de la producción de madera al considerar el incremento continuo de diámetro de árboles en crecimiento (Michelot *et al.* 2012).

En el estudio de las tendencias a largo plazo se usaron cronologías medias ponderadas de BAI. Para estudiar la respuesta al clima a corto plazo se eliminaron las tendencias no climáticas asociadas a la tendencia biológica de crecimiento del árbol estandarizando las series de BAI con un spline suavizado para eliminar la variabilidad

de alta frecuencia ocasionada por cambios abruptos biológicos o debidos al manejo (podas, claras); la rigidez del spline se ajustó en cada zona en función de la longitud de las cronologías, 150 años para las series de roble y las de pino de la zona 1, 100 años para la zona 2 y 200 para la zona 3. Se eliminó la autocorrelación de las series y se calcularon índices de crecimiento residuales (GI) mediante ratios a partir de estandarización, que transforma los incrementos de área basimétrica no estacionarios en series estacionarias de índices relativos de área basimétrica en torno a su media definida de 1,0 y una varianza constante y relativa (Suarez et al; 2004); la estandarización preserva la tendencia de crecimiento a largo plazo y el ratio de crecimiento relativo permite realizar comparaciones directas entre árboles de distinto tamaño. Estos procesos se llevaron a cabo en el programa estadístico R (<http://www.R-project.org/>) con la librería dplR para aplicaciones dendrocronológicas (Bunn, 2008).

### Análisis estadístico

A partir de los índices relativos de incremento de área basimétrica se estudió la relación entre crecimiento y clima en todas las clases definidas usando análisis de correlación y función respuesta y se analizó el grado de estacionaridad y consistencia de dichas relaciones como medida de la capacidad de respuesta de los árboles a factores ambientales mediante las correlaciones obtenidas en ventanas móviles de 40 años con DENDROCLIM2002 (Biondi y Waikul, 2004). Este programa utiliza valores de temperatura (Tmax y Tmin) y precipitación mensual (P) como variables predictoras en un análisis de regresión simple (Fritts, 1976) y las cronologías residuales (sin tendencia ni autocorrelación) para calcular los coeficientes de la función respuesta (regresiones de componentes principales) y su significación estadística con 1000 replicas de cada dato. Los resultados de la función respuesta son muy dependientes del periodo meteorológico seleccionado (Tessier *et al.*, 1997) pero la metodología *bootstrap* utilizada (consistente en aleatorización muestral) lo soluciona parcialmente (Guiot, 1991).

Se realizó un análisis exploratorio de las respuestas de las 11 cronologías por separado a las tres variables climáticas consideradas y se estudió las variables que se consideraron de mayor relevancia en el crecimiento de ambas especies para determinar la existencia de cambios relevantes a lo largo del gradiente, utilizando para ello solamente las cronologías de individuos sanos y muertos.



Para el análisis se utilizaron series de temperatura máxima, temperatura mínima, precipitación e Índice de Severidad de Sequía de Palmer (PDSI) del periodo 1901 – 2009, obtenidos por interpolación de las estaciones climáticas más cercanas al lugar del muestreo con el fin de obtener una serie temporal más larga (Climate Explorer, <http://climexp.knmi.nl>). En el análisis se incluyeron datos climáticos desde marzo del año previo (t-1) hasta octubre del año de crecimiento (t).

## Resultados

### Descripción de las cronologías de crecimiento

Las series de *Q. pyrenaica* no mostraron anillos anómalos lo cual facilitó su datación, si bien algunas deformaciones de la madera durante su crecimiento complicaron el proceso en algunos fragmentos. Por el contrario, las muestras de *P. sylvestris* presentaron numerosas anomalías, anillos ausentes en los árboles de la zona alta (2-3%), falsos anillos, fluctuaciones intranuales de la densidad resultando en anillos múltiples coincidentes en varias muestras y anillos parciales o ausentes en los últimos años de crecimiento de individuos debilitados o muertos que requerirían un análisis a nivel celular para concretar si se trata de anillos completamente ausentes o de ausencia de madera tardía que impide identificar la transición entre años consecutivos. La edad de los ejemplares de *Cistus laurifolius* recolectados, obtenida a partir de las lecturas de 2 radios por rodaja, osciló entre 20 y 53 años.

En cuanto a las variables dendrométricas, los árboles sanos eran más gruesos y más altos (Tabla 2) aunque la diferencia solo fue significativa ( $p < 0,05$ ) en robles y pinos del ecotono en relación al diámetro, y en robles y pinos de zona baja en relación a la altura. No hubo diferencias significativas entre debilitados y muertos en ningún grupo. En cuanto al promedio de BAI, todos los grupos muestran diferencias significativas con su cronología sana equivalente excepto los pinos de la zona 3 (Tabla 3), aunque en el caso del rebollo fueron los debilitados los que presentaron un promedio mayor debido al crecimiento juvenil superior a los otros dos grupos. El promedio de BAI de los últimos 20 años de crecimiento acentuó las diferencias entre robles sanos y muertos, pinos debilitados y muertos del ecotono y pinos sanos y muertos de la zona 3. En ese periodo, los pinos de la zona 1 no mostraron diferencias significativas en su crecimiento en función de su estado (Tabla 3).

Las masas de roble presentaron una edad promedio de 150 años (desviación estándar: 25 años). Los pinos de la zona 1 tienen unos 140 años de edad y menor



variabilidad (d.e. 8 años) Los pinares del ecotono son ligeramente más jóvenes ya que de media no alcanzan los 100 años (d.e. 8 años). Las masas de pino de mayor altitud tienen una edad media de 200 años con desviación estándar de 40 años ya que los cuarteles donde se muestreó proceden de regeneración natural en tramo móvil. Los robles sanos parecen ser más viejos que los debilitados y muertos, especialmente en las zonas más adeshadas, pero en el resto de las categorías establecidas no hay diferencia entre individuos.

Las 11 cronologías ajustadas presentan una sensibilidad media en torno a 0,30 (0,24-0,32), considerándose cronologías sensibles (Grissino-Mayer, 2001), con valores de intercorrelación entre series entre 0,43 y 0,57. Los valores de autocorrelación son próximos a 0,8 y la señal media de las poblaciones es alta (0,85-0,94) superando el nivel de confianza aceptado de 0,85 (Speer, 2010).

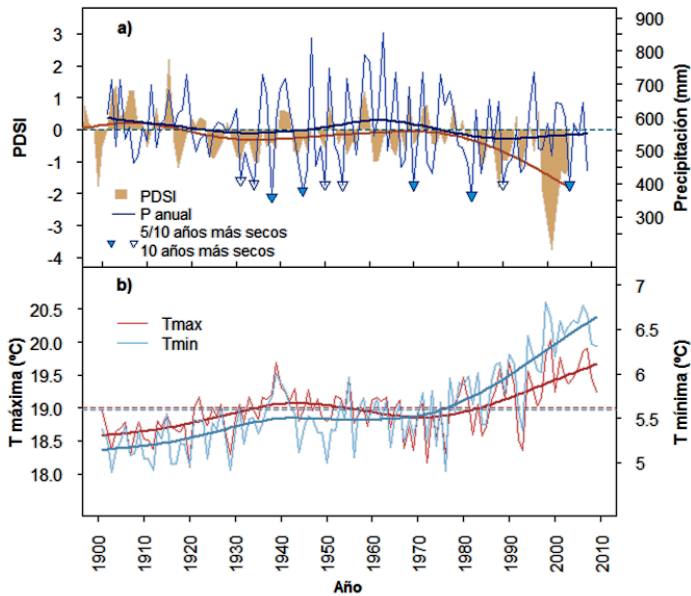
**Tabla 3. Estadísticos descriptivos de las cronologías maestras.** # cores= número de testigos (nº árboles) que conforman la cronología; Longitud media de cada cronología (máxima entre paréntesis); Intervalo: periodo cubierto por las cronologías; RW=Crecimiento anual medio; BAI= Promedio de incremento anual de área basimétrica; BAI<sub>20</sub>= Promedio de incremento anual de área basimétrica de los últimos 20 años; MS= sensibilidad media de la cronología, ISC= Correlación entre series, AR= Autocorrelación (previa al detrending), EPS= Señal media expresada por la población. Las letras <sup>a,b,c</sup> indican diferencias significativas entre cronologías (p<0.05) en BAI y BAI<sub>20</sub> (análisis de comparación de medias de Duncan).

CM	# cores (árboles)	Longitud (años)	Intervalo	RW (mm)	BAI (cm <sup>2</sup> )	BAI <sub>20</sub> (cm <sup>2</sup> )	MS	ISC	AR	EPS
QPS	37 (17)	134 (174)	1838-2011	1,66	11,12 <sup>b</sup>	15,1 <sup>a</sup>	0,242	0,547	0,746	0,943
QPD	29 (17)	118 (167)	1845-2011	1,57	13,26 <sup>a</sup>	17,0 <sup>a</sup>	0,258	0,489	0,717	0,912
QPM	29 (13)	110 (144)	1868-2011	1,52	9,46 <sup>c</sup>	7,1 <sup>b</sup>	0,251	0,522	0,82	0,92
PS1	12 (6)	117 (164)	1848-2011	2,22	23,73 <sup>a</sup>	19,1 <sup>a</sup>	0,294	0,432	0,822	0,856
PD1	20 (10)	118 (156)	1856-2011	2,1	17,22 <sup>b</sup>	16,6 <sup>a</sup>	0,324	0,489	0,776	0,895
PM1	11 (5)	123 (147)	1864-2010	2,06	19,84 <sup>b</sup>	24,9 <sup>a</sup>	0,291	0,461	0,747	0,845
PS2	32 (16)	89 (107)	1905-2011	3,05	30,5 <sup>a</sup>	32,4 <sup>a</sup>	0,281	0,513	0,766	0,933
PD2	9 (5)	91 (107)	1909-2011	2,6	23,44 <sup>b</sup>	16,8 <sup>b</sup>	0,295	0,485	0,808	0,863
PM2	27 (14)	84 (108)	1904-2011	2,93	23,30 <sup>b</sup>	21,4 <sup>ab</sup>	0,307	0,565	0,786	0,94
PS3	35 (16)	176 (237)	1775-2011	1,3	10,3 <sup>a</sup>	13,1 <sup>a</sup>	0,297	0,499	0,785	0,943
PM3	35 (17)	173 (226)	1786-2011	1,24	10,1 <sup>a</sup>	8,9 <sup>b</sup>	0,311	0,464	0,81	0,922

### Evolución de las tendencias climáticas

El clima de la zona presenta temperaturas máximas en verano y mínimas en invierno, precipitaciones distribuidas a lo largo del año aunque más escasas en verano, con un periodo de sequía estival en julio y agosto. En la Figura 2 se muestran los registros históricos del clima del último siglo interpolado para la zona de estudio, (a) PDSI y precipitación anual, con representación de los 10 años más secos del período 1901-

2009 y (b) temperatura máxima y mínima anual en el mismo periodo. Las tendencias crecientes de temperatura y decreciente de PDSI indican un calentamiento e incremento del déficit hídrico durante las últimas décadas, concretamente desde 1969 y 1975 (PDSI presenta un ligero retraso respecto a la temperatura); la tendencia de P es estacionaria (spline de trazo grueso en la Figura 2, la línea punteada azul



**Figura 2. Variables climáticas anuales.** a) P, PDSI y sus respectivas tendencias, b) Temperatura máxima, mínima y su tendencia.

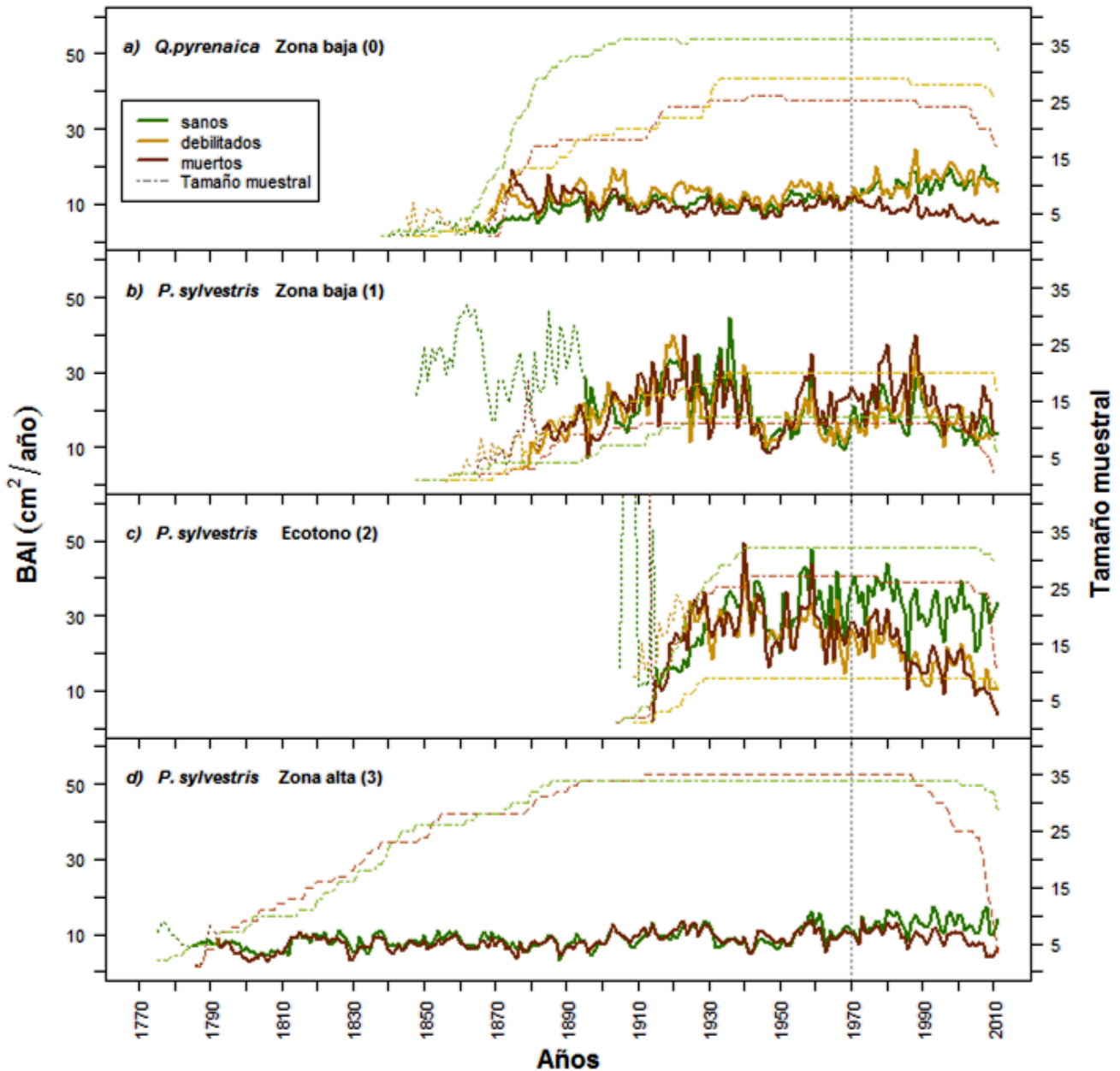
coincidente con el 0 de PDSI representa la media del periodo, 563 mm). Al hacer coincidir las medias de Tmin y Tmax se aprecia que el incremento relativo de Tmin es más pronunciado que el de Tmax. En valores absolutos el promedio de temperatura máxima y mínima ha incrementado 0,8 y 1,15 °C respectivamente en los últimos 40 años registrados, con un máximo absoluto en 1998, mínimo absoluto de PDSI en 2001 y de P en 1938 (360 mm).

### Tendencias de crecimiento

El análisis retrospectivo del comportamiento de las tendencias de crecimiento en incremento de área basimétrica (BAI) varía en cada una de las zonas delimitadas al comienzo del estudio. En primer lugar, no se aprecian discrepancias en el crecimiento entre rebollos sanos y debilitados (Figura 3a) pero si entre estos dos grupos y los rebollos muertos, que separan su tendencia desde comienzos de la década de 1970 coincidiendo con el inicio de la tendencia creciente de la temperatura. Los pinos de la zona 1 (Figura 3b) comparten un crecimiento similar entre los 3 grupos sanitarios con un crecimiento deprimido en los años 40, coincidente con un período de incremento de la temperatura e inmediatamente posterior al año más seco del siglo (1938), con una recuperación hasta 1960 y una oscilación del crecimiento en años sucesivos con tendencia negativa hasta la actualidad. En la zona de ecotono se aprecia un marcado decaimiento de BAI en individuos muertos y debilitados que comienza a mediados de los años 60, acorde al incremento de las temperaturas en la zona. Los individuos calificados como sanos muestran una recuperación tras el declive en los años 70 pero

finales de la década siguiente (previsiblemente como consecuencia de las sequías de 1983 y 1986) la tendencia de su crecimiento radial es decreciente (Figura 3c).

Los árboles muestreados en la zona de pinar denso también muestran un decaimiento del BAI durante las décadas previas a su muerte; en este caso los individuos sanos presentan una tendencia creciente (Figura 3d y Tabla 3) mientras que la tendencia de los muertos es decreciente y diverge de la anterior desde finales de los años 70.



**Figura 3. Cronologías medias de Incremento de Área Basimétrica.** (a) Cronologías de *Q. pyrenaica* en baja altitud (zona 0), (b) *P. sylvestris* baja altitud (zona 1), (c) *P. sylvestris* en ecotono (zona 2) y (d) *P. sylvestris* a mayor altitud (zona 3). Las líneas punteadas corresponden a fragmentos iniciales de cronologías medias con menos de 5 replicaciones y las líneas de guiones al tamaño muestral que conforma cada año de cada cronología, con el color correspondiente al estado sanitario de su cronología asociada.

## Relación crecimiento-clima

Los efectos de las variables climáticas, temperatura máxima, mínima y precipitación mensual sobre las 11 cronologías residuales de BAI se cuantificaron de forma individual mediante correlaciones derivadas de bootstrap con 1000 réplicas para el periodo 1901-2009. Las correlaciones y respuestas se muestran en la Figura 4 en la que aparecen agrupados los estados sanitarios para cada variable climática (en columnas: Tmax, Tmin y P de izquierda a derecha) y para cada especie y zona (distribución vertical, de menor a mayor altitud). No fue posible generalizar una respuesta común al clima ya que las respuestas fueron muy dispares entre las distintas zonas. Las especies en zonas de menor altitud respondieron negativamente a Tmax, y positivamente a P, comportamiento que comparten parcialmente las zonas de ecotono. En las zonas de mayor altitud el calentamiento afectó negativamente y la respuesta a P solo fue significativa positivamente en mayo para los sanos, junio del año previo para los muertos y negativamente en enero del año de crecimiento para los muertos.

Las cronologías de *Q. pyrenaica* fueron consistentes en su respuesta negativa a Tmax estival y Tmin de junio del año de crecimiento pero divergentes en la influencia del año previo, ya que los árboles muertos se vieron más afectados por Tmax estival mientras que los sanos lo hicieron a comienzo del otoño, ya que influye en el incremento de la respiración con temperaturas altas y precipitaciones escasas. P afectó positivamente de forma común en el año actual y la influencia del año previo es positiva para muertos y debilitados, mientras que los sanos respondieron positivamente al incremento de reservas hídricas por precipitaciones durante el invierno.

Los pinos de los tres estados sanitarios de la zona 1 respondieron de forma análoga a Tmax y Tmin, en ambas positivamente al comienzo y final de la estación de crecimiento y negativamente durante el verano, con escasa influencia de P en los tres grupos. En el ecotono, *P. sylvestris* también respondió positivamente al calentamiento a comienzos y finales de la estación y negativamente durante el verano, la influencia del año previo fue fundamentalmente negativa. La correlación con P fue positiva durante la estación de crecimiento del año actual para individuos sanos y debilitados, los muertos solo mostraron correlación con P del año previo. *P. sylvestris* en mayor altitud respondió negativamente a Tmax durante el comienzo estival del año actual, con influencia negativa de prácticamente toda la estación de crecimiento del año previo y con respuesta anticipada de los muertos. Respecto a Tmin mostró menos significación en correlación pero más en respuesta, no parece afectar de un año para



**Figura 4. Análisis de correlación y respuesta al clima.** Distribuidas horizontalmente las tres variables predictoras (Tmax, Tmin y P) y en vertical las cuatro zonas de muestreo, siguiendo el gradiente altitudinal. Los colores representan los 3 estados sanitarios. Las barras difuminadas son valores de correlación mientras que las más oscuras son correlaciones significativas. Las funciones respuesta significativas se indican con un rombo sobre la barra correspondiente. Las líneas verticales punteadas indican la transición entre el año previo (meses indicados en minúsculas) y año actual (en mayúsculas).

otro a los vivos pero si a los muertos, negativamente, y durante el año de crecimiento la relación fue positiva en febrero y negativa en junio. La relación con P fue discrepante entre sanos y muertos, ya que estos últimos parecen sufrir más las precipitaciones de enero (probablemente en forma de nieve) y la falta de P el junio previo mientras que los sanos respondieron positivamente a las precipitaciones en el comienzo de la estación de crecimiento.

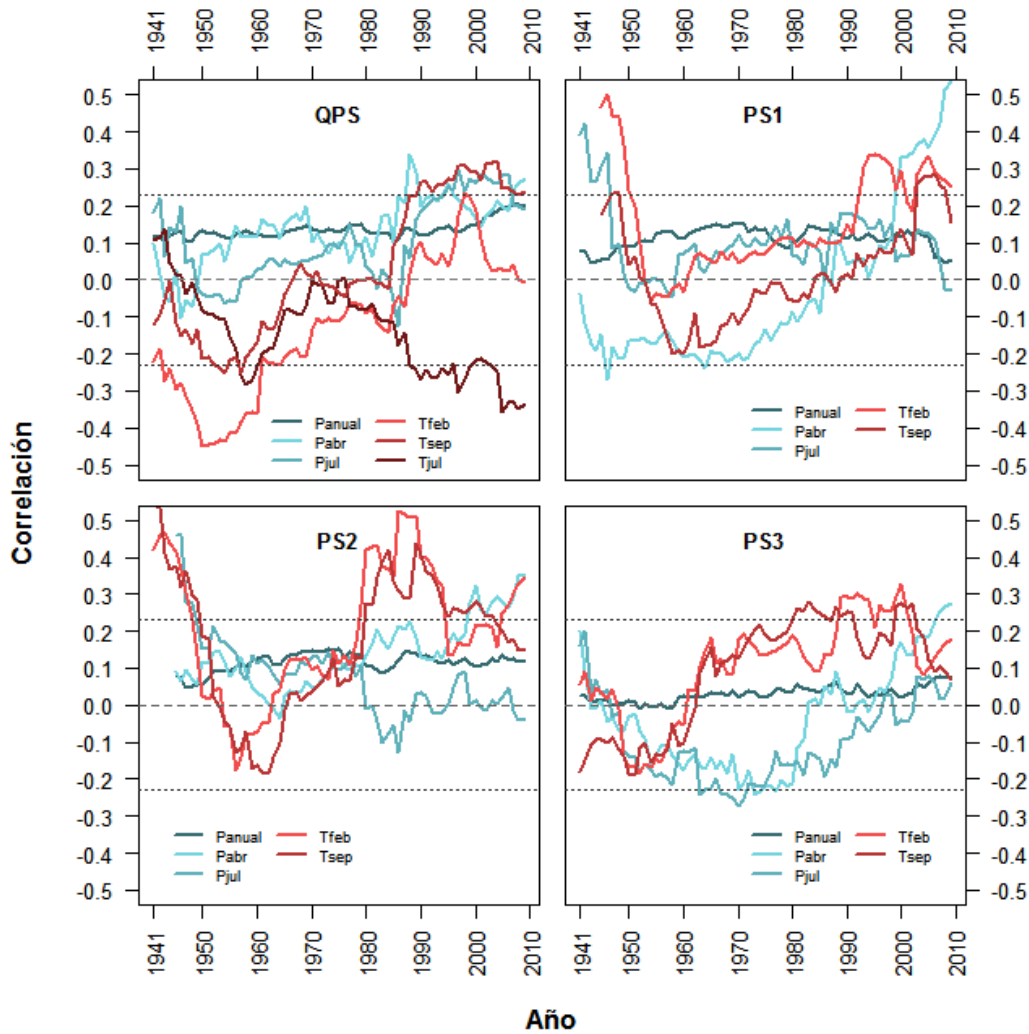
### Variación temporal de la respuesta al clima

En el análisis exploratorio de la variación de respuestas al clima no se observó ningún patrón claro que permita identificar cambios en la relación crecimiento-clima desde 1940. Se apreció un incremento en la significación de las respuestas positivas a P y de ambos signos a Tmax de los pinos de zonas 1 y 2 y positiva a P de los robles en la última década (Figura 8 y 8b, Anexo I). Además, estas tres zonas experimentan un retraso en la respuesta positiva a la precipitación estival en estados sanitarios debilitados y muertos, es decir, que la relación comienza a ser positiva para individuos debilitados y muertos con cierto retraso respecto a los sanos. Las zonas altas no presentan relaciones significativas excepto en octubre del año previo a partir de 1980, positiva a P y negativa a Tmax y Tmin.

En vista de la escasa correlación y respuesta a ciertas variables climáticas que teóricamente deberían tener un efecto mayor en el crecimiento, se procedió a estudiar la evolución de estas variables en el tiempo de forma independiente a partir de los resultados del análisis anterior. Se seleccionaron variables de precipitación y temperatura máxima primaveral y estival (Ptotal, Pabril, Pjul, Tfeb y Tsep) para sanos y muertos de ambas especies en gradiente altitudinal ya que se espera una mayor respuesta al comienzo de la estación de crecimiento y reacción debido a su vulnerabilidad al periodo de sequía estival. En las relaciones de las cronologías de robles sanos y muertos (QPS y QPM) se consideró además Tjul, tratando de determinar la influencia de las temperaturas estivales en individuos de ambas clases.

En la Figura 5 se aprecia de forma sencilla cómo varían las respuestas del crecimiento a distintas variables a lo largo del tiempo. QPS presentó respuesta positiva al calentamiento de comienzos y finales de la estación de crecimiento pero una respuesta negativa durante el verano, significativas a partir de 1990. En la respuesta general a la precipitación se observó un incremento gradual desde 1990 y las tendencias de los meses estudiados son crecientes y positivas desde aproximadamente 1990. En *P. sylvestris* las precipitaciones de abril y julio mostraron

tendencia negativa en la primera década (hasta 1970 en PS3) y a continuación evolucionaron con tendencia creciente y fueron positivas y significativas (Pabril) en la última década para PS1, PS2 y PS3. Las temperaturas también mostraron relación decreciente y negativa inicialmente, pero desde 1960 la tendencia fue creciente y la respuesta cambia de signo, aunque de forma diferente para cada cronología.



**Figura 5. Evolución de la respuesta del crecimiento a variables climática.** Se presentan únicamente las relaciones de las cronologías sanas desde 1941 calculadas en ventanas móviles de 40 años en el intervalo 1901-2009. Las líneas de puntos indican los límites a partir de los cuales son significativas; la línea central representa el cero e indica el cambio de signo de la respuesta.

En contraste con la cronología sana, QPM (Anexo I, Figura 9) se vio más afectada negativamente por la temperatura estival y no presentó correlación creciente con temperatura de primavera y otoño, que se mantuvo entre los límites de no significatividad, y su correlación con Ptotal fue prácticamente constante pero en los meses seleccionados fue ligeramente decreciente. En las cronologías de pino las

relaciones con la temperatura fueron similares, crecientes, positivas, significativas en las dos últimas décadas y en el caso de PM2 con tendencia suavizada respecto a PS2. En cuanto a Ptotal, la relación fue creciente, ligeramente más baja que en las sanas, pero similar en los meses estudiados.

Los robles muertos sufrieron más las temperaturas estivales, no mostraron tendencia creciente en su respuesta a temperatura de abril (primavera) y septiembre (otoño) y su respuesta positiva a la precipitación en esos meses fue cada vez menor. Los pinos reaccionaron positivamente a precipitación y temperatura en los periodos estudiados, con significaciones un poco más bajas en los individuos muertos.

## Discusión

### Tendencias de crecimiento

La reducción significativa del crecimiento radial previo a la muerte encontrada en individuos de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en un gradiente altitudinal confirma que efectivamente existe un decaimiento previo a la muerte que se refleja en el crecimiento secundario de los individuos afectados. Esta reducción en el crecimiento respalda la relación encontrada en estudios previos para *P. sylvestris* (Bigler y Bugmann, 2004; Bigler, 2006, Bigler y Veblen 2009), otras especies de coníferas (Bigler *et al.*, 2007; Amoroso *et al.*, 2012), diferentes especies de *Quercus* (Bigler *et al.*, 2007, Levanic *et al.*, 2011) y otras frondosas (Suarez *et al.*, 2004) en distintos ecosistemas pero contradice a Fish *et al.* (2010), que en su búsqueda de señales de senescencia de *P. sylvestris* no encontró una tendencia significativa en el ancho de anillos que permita predecir anticipadamente la muerte de ciertos individuos.

Diversos estudios al respecto han dado lugar a variedad de hipótesis que se barajan como posible explicación de la mortalidad de ciertos individuos, sin embargo las cronologías de muertos y debilitados estudiadas no se comportan de la misma forma en las cuatro zonas y por tanto parecen responder a distintas teorías.

La reducción en el crecimiento de robles muertos respecto al crecimiento medio de los sanos comenzó en 1970 y se mantuvo prácticamente hasta la actualidad (recién muertos), por lo que los árboles se mantuvieron con vida entre 35 y 40 años desde el inicio del decaimiento hasta su muerte; los árboles con menor crecimiento acumulado en sus últimas décadas podrían ser más susceptibles a morir, posiblemente debilitados por la incidencia de un factor de predisposición han mostrado menor crecimiento medio durante décadas (Tabla 3) que habrá redundado en su reserva de



carbohidratos y en el debilitamiento de sus defensas, provocando su muerte tras la ocurrencia de un nuevo factor de estrés (Dobbertin *et al.*, 2005).

La similitud en BAI de robles sanos y debilitados puede deberse a la incidencia reciente de un factor de predisposición sobre los pies debilitados cuyos síntomas se muestren previamente en la copa y posteriormente en el crecimiento radial (Dobbertin *et al.*, 2005); esto no implica que los individuos vayan a morir o puedan recuperarse, al contrario, sugiere que los pies sanos no muestran síntomas de decaimiento en el crecimiento radial, al contrario que sucedía en los pinos en la misma zona.

En la zona baja, las cronologías de pino presentan una tendencia inicial creciente hasta 1930, seguido de un descenso del crecimiento respecto a la trayectoria de la curva exponencial negativa inversa que suele presentar el BAI, con oscilaciones y tendencia decreciente hasta la fecha. Los tres estados sanitarios evolucionan igual aunque los muertos presentan mayor crecimiento medio durante cinco décadas antes de su muerte y mayor variabilidad (Figura 3b y Tabla 3), por lo que su muerte podría estar relacionada con la mayor susceptibilidad que se ha observado en individuos con crecimiento variable (Bigler *et al.* 2006), especialmente tras la afección de factores instantáneos (Suarez *et al.*, 2004), o a consecuencia de los mayores costes de mantenimiento que acarrea un crecimiento inicial mayor (Bigler y Veblen, 2009; Levanic *et al.*, 2011).

En la zona 2, correspondiente al ecotono, el BAI de los pinos muestra una marcada tendencia decreciente en debilitados y muertos (desde 1960 aproximadamente) mientras los sanos mantienen su crecimiento hasta mediados de los años 80, cuando empiezan a declinar aunque en menor medida que los otros grupos. La declinación de los debilitados, paralela a la de los muertos, refleja la pérdida de vitalidad de estos individuos y sugiere que los árboles sintomáticos, especialmente afectados por muérdago, parecen estar muriendo, de acuerdo con Oliva y Colinas (2007) que relaciona los mayores signos de decaimiento en pies dominantes con el mayor grado de afección de esta hemiparásita.

En la zona 3, las tendencias divergentes entre sanos, ligeramente crecientes, y muertos, decrecientes, parecen sugerir que a esta altitud ciertos individuos se están viendo favorecidos por los efectos positivos del calentamiento (FAO, 2012) o la disminución de la competencia tras cortas (Das *et al.*, 2011) mientras que otros sucumben, bien sea a consecuencia del manejo (Oliva y Colinas, 2007), por su menor adaptación a condiciones nuevas tras la intervención (Manion, 2003) o simplemente por las implicaciones estructurales de su mayor dimensión (Bigler *et al.*, 2006).

Manion (2003) sugiere que, incluso en masas sanas, son los individuos más grandes los que mueren generalmente porque registran menor resistencia al estrés, pero del total de individuos muertos muestreados (pinos y robles), todos presentan menor diámetro y altura que los individuos sanos (Tabla 2) a excepción de la zona 1 en que los muertos son más gruesos pero no más altos que los sanos. Esto podría apuntar a que las diferencias en las dimensiones citadas se deben a la prolongada tendencia de BAI decreciente y no a que los individuos más pequeños sean más propensos a morir, como sugieren algunos modelos de mortalidad (Bravo-Oviedo *et al.*, 2006).

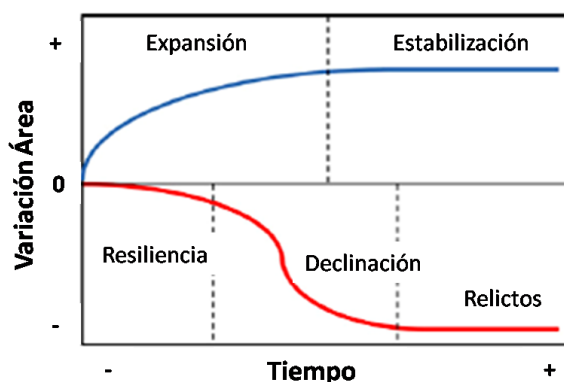
Por otra parte, ciertas variaciones de las tendencias de crecimiento coinciden con cambios en los patrones climáticos. Esto se aprecia gráficamente en el aumento en las condiciones de estrés hídrico a partir de 1970 aproximadamente y la inflexión de las tendencias de temperatura con el decaimiento de los robles, o las oscilaciones de las tendencias de los pinos de las zonas 1 y 2 con periodos secos entre 1940 y 1960 documentados en la sierra de Guadarrama (Génova, 2012), y parece indicar que la sequía tiene un efecto sobre el crecimiento y la supervivencia de *Q. pyrenaica* y *P. sylvestris* en esta zona, aunque el análisis de correlación y respuestas posterior pueda dar una idea más aproximada de la relación con esta variable, como se comenta más adelante. No está clara la influencia que pueden ejercer los fenómenos de sequía sobre el decaimiento, pero éste se considera clave como factor climático extremo en el inicio de cambios graduales (Bigler *et al.*, 2007) y como factor de predisposición a la incidencia de otros factores (Allen, 2010; Dobbertin *et al.*, 2005). El grado de perturbación depende de la duración del evento, el momento de ocurrencia (Eilmann *et al.*, 2006) y la especie afectada (Pasho *et al.* 2011). La mortalidad como resultado de una sequía puede aparecer retrasada, entre 15 y 20 años en roble (Bigler *et al.* 2007), pero afecta inmediatamente al crecimiento (aunque sus síntomas se reflejan a *posteriori* en la copa) (Dobbertin *et al.*, 2005).

El efecto de las sequías puede agravarse si van acompañadas de otros factores de estrés como la competencia, el ataque de plagas o de patógenos (cita). En cuanto a la competencia como factor de predisposición que actúa a largo plazo, se considera que afecta por igual a vivos y muertos aunque su influencia se reduce a la mitad en un periodo corto previo a la muerte (Bigler y Bugmann, 2004). Al muestrear árboles pareados considerando las mismas características de sitio para ambos no podemos determinar la influencia de este factor, pero si considerar el efecto de liberación tras la muerte de individuos acompañantes. Se han considerado otros factores de estrés como el efecto de predisposición del muérdago (*V. álbum*) que incrementa el estrés hídrico de los árboles afectados en condiciones de sequía, debilitándolos (Sangüesa-

Barreda *et al.*, 2012) y efectos que favorecen, como la gestión de las masas, donde cabe destacar la presencia de matorral pirófito de *Cistus salvifolius* en abundancia en las zonas bajas. Este hecho nos hace suponer que esos rodales no han sufrido perturbaciones severas (eliminación del matorral para mejorar las condiciones de pastoreo) en al menos los 53 años que corresponden a la máxima edad encontrada en las muestras de *C. laurifolius* pero sí un aumento de la competencia por la presencia de este matorral. Es importante resaltar que la presencia de matorral era muy heterogénea alrededor de los árboles muestreados, presentándose árboles donde no se encontró matorral competidor frente a otros donde se encontró un matorral denso y se muestrearon matas de más de 50 años.

La determinación de clase sanitaria aplicada en función de la sintomatología parece adecuada en *Pinus* por el éxito en la determinación de tendencias por cronología y estado. Sin embargo, la sintomatología detectada en robles debilitados no se ve reflejada en el crecimiento por el momento, por lo que la sintomatología de robles y pinos parecen derivar de agentes que inciden de forma distinta en copa y crecimiento, o a que los robles soportan mayor porcentaje de pérdida de copa sin que afecte su crecimiento.

La implicación de las tendencias encontradas sobre el futuro de las masas es incierto; la hipótesis de cambios de ocupación de las especies leñosas en el límite de su rango bajo un escenario de cambio global propuesta por Matías y Jump (2012) pueden dar una idea basándonos en el supuesto razonable de equiparar el gradiente latitudinal que propone el autor con el gradiente altitudinal del presente estudio. Según esto, la curva roja de la



**Figura 6 . Hipótesis de los cambios en el área ocupada por especies leñosas en el límite de su rango bajo un escenario de cambio global.** Tomado de Matías y Jump (2012)

Figura 6 que implica el decaimiento local de *Pinus sylvestris* en su distribución meridional a lo largo del tiempo correspondería con el decaimiento progresivo observado a lo largo del gradiente altitudinal, e incrementaría con el tiempo, partiendo de que los pinos muestreados en la zona baja eran individuos aislados y el decaimiento es patente en individuos debilitados y muertos del ecotono.

## Correlación y respuesta al clima

La respuesta de las especies al clima está condicionada, entre otros factores, por la fenología de la especie, que en este caso es diferente al tratarse de una conífera y una frondosa caducifolia. Los robles, como angiospermas, son más eficientes en el transporte de agua (en vasos) aunque también son más propensas a embolismo (Speer, 2010). Generan un anillo poroso cuya formación comienza antes de la apertura de yemas (madera temprana) a partir de carbohidratos sintetizados el año previo (Levanic *et al.*, 2011) y por lo tanto este crecimiento está correlacionado con las condiciones climáticas del año previo. La madera tardía presenta mayor variabilidad, sensibilidad al clima y depende de las condiciones estivales (Michelot *et al.*, 2012).

Los robles presentaron correlación negativa con T<sub>max</sub> estival y T<sub>min</sub> de junio, con influencia del año previo negativa para los muertos (Jul-1, Ago-1) y para los sanos (Sep-1, Oct-1). P afecta positivamente en enero y junio a todos los grupos, a los sanos en May, Nov-1, Dic-1, a debilitados y muertos Jul-1 y a muertos, negativamente May-1. El efecto positivo de la precipitación a comienzos del verano y en diciembre del año previo se ha encontrado también en otras especies del género *Quercus* como *Quercus ilex* en España (Gea-Izquierdo *et al.*, 2009, 2011), *Q. canariensis* (Tessier *et al.*, 1994; Gea-Izquierdo *et al.*, 2011) o *Quercus petraea* en Francia (Michelot *et al.*, 2012); estos autores relacionan negativamente la temperatura estival del año de crecimiento y el año previo con el crecimiento, con influencia positiva de T<sub>min</sub> en Nov-1 y Dic-1.

*Pinus sylvestris* difiere de otros pinos ibéricos en su respuesta frente a condiciones de sequía, que se traduce en mayores tasas de mortalidad que otras especies del género *Pinus* en la Península Ibérica (*Pinus nigra* (Martínez-Vilalta *et al.* 2002), *P. nigra* y *Pinus pinaster* (Martínez-Vilalta y Piñol, 2002)). *P. sylvestris* es muy sensible a la temperatura de verano (Michelot *et al.*, 2012), más dependiente de la precipitación estival que los robles (por la capacidad de estos de cesar su crecimiento) (Eilmann, 2006) y por lo tanto los principales factores limitantes de su crecimiento son el estrés hídrico y la sequía atmosférica (Gutiérrez, 1990), aunque la señal climática puede diferir en el gradiente altitudinal de forma que, en ecosistemas mediterráneos, la precipitación y disponibilidad hídrica se considera el principal limitante en sitios bajos y medios (como las zonas 1 y 2), mientras que en áreas de montaña (zona 3) el limitante será la temperatura (Lindner *et al.*, 2010, Candel-Pérez *et al.*, 2012).

En las zonas 1 y 2 la correlación con T es positiva en primavera y otoño y negativa en verano, con influencia del año previo fundamentalmente negativa, aunque variable entre estados sanitarios; estos resultados coinciden con los expuestos por Candel-

Pérez *et al.* (2012) y Bogino *et al.* (2009) para *P. sylvestris* en la península. Los resultados relacionados a la precipitación difieren de esos estudios, que presentan una relación positiva durante los meses de verano, ya que en la zona 1 apenas responden a esta variable y en la zona 2 las respuestas difieren en función del estado sanitario, con mayor influencia de la precipitación de primavera y verano en individuos sanos y debilitados y del verano y otoño previo en muertos. La respuesta diferencial a la precipitación podría ser la causa del debilitamiento y muerte de los pies que no responden o lo hacen en menor medida a esta variable, que impide que aprovechen la prolongación de la estación de crecimiento provocada por el incremento de la temperatura. Además de la escasez de precipitación, la competencia por el recurso hídrico con individuos juveniles de *Q. pyrenaica* y *C. laurifolius* podría incidir en el debilitamiento de los pies menos competitivos.

En la zona 3, los resultados de Tmax se asemejan a los encontrados por Michelot *et al.* (2012) en un bosque templado, ya que correlaciona negativamente T de mayo y verano del año en curso con el crecimiento, aunque en este caso la relación con el año previo también es negativa. En cuanto a P, la correlación no es positiva ni durante los meses de verano (Michelot *et al.*, 2012; Bogino *et al.*, 2009) ni anualmente (Candel-Pérez *et al.*, 2012) ya que los sanos responden positivamente en mayo y los muertos negativamente a precipitación de enero y positivamente a junio del año previo. Ante la escasa respuesta, el efecto climático diferencial sobre sanos y muertos puede deberse al uso más eficiente del agua y menores daños por nevada en sanos y por la influencia negativa del calentamiento sobre los individuos muertos, a los cuales afecta antes (Mar-1, May en Tmax, Abril-1, Jun-1 y Jul-1 en Tmin).

A pesar de que la precipitación está considerada como uno de los factores más limitantes para el crecimiento de *P. sylvestris* en la sierra de Guadarrama (Génova, 2012) así como la precipitación estival lo es del crecimiento primario y secundario en Sistema Central, Sistema Ibérico y vertiente sur de la Cordillera Cantábrica (Bogino *et al.*, 2009), los pinos estudiados muestran escasa sensibilidad climática a este factor. La temperatura máxima y mínima, que afecta el inicio de la estación de crecimiento, a su duración y al crecimiento gradual de especies mediterráneas (Rozas y García-González, 2011), muestra mayor influencia del año previo en la zona más alta, de acuerdo con Eilmann *et al.* (2006) quien considera que la influencia del año previo es más importante en pino que en roble (aunque la autora se refiere en este caso a especies en zonas templadas), con especial énfasis en Tmax con relación negativa, si bien esta influencia se reduce en sitios secos. En cuanto a diferencias que permitan explicar porqué unos árboles mueren y otros no, Suárez *et al.* (2004) encuentran que

el crecimiento de individuos muertos y supervivientes de *Nothofagus dombeyi* está influenciado de forma similar por variables climáticas mensuales, aunque todos presentan una señal debilitada tras sequía. Por otra parte, se ha visto que la reducción de la disponibilidad hídrica tras 100 años de crecimiento da lugar a patrones divergentes de supervivencia y mortalidad, explicados por la mayor estabilidad anatómica e hidráulica de los supervivientes frente a la variabilidad de los mecanismos fisiológicos de los individuos que mueren (Levanic *et al.*, 2011).

Las relaciones obtenidas tras el análisis de correlación y respuesta dan una idea de la vulnerabilidad de las masas en función a futuros escenarios climáticos de aumento del estrés hídrico, es decir, como afectará un incremento de la temperatura y el estrés hídrico en función del momento en que se produzca. Algunos autores consideran que estos cambios junto a la mayor adaptabilidad (o la ventaja competitiva) de las especies caducifolias puede dar lugar a altas tasas de mortalidad de pino en zonas bajas y a la dominancia de especies más tolerantes a la sequía (Matías y Jump, 2012), contribuyendo a la expansión de diferentes especies del género *Quercus* de forma regional (Eilmann, 2006).

#### Variación temporal de la respuesta

La relación crecimiento-clima no es constante ni homogénea a lo largo de la vida de los árboles (Eilmann *et al.* 2006; Bogino *et al.*, Bravo 2009; Fish *et al.* 2010) pudiendo variar por cuestiones fenológicas (Michelot *et al.*, 2012), dependiendo de las condiciones de sitio o del estado de la masa (Tessier, 1997). Las variaciones climáticas pueden suponer una alteración del comportamiento de los individuos con el fin de optimizar su rendimiento frente a las condiciones nuevas/cambiantes.

El análisis de la variación temporal de la respuesta indica que la relación crecimiento-clima es constante a lo largo del tiempo debido a la escasa significatividad de los resultados que apenas permite identificar patrones de cambio. Este resultado sorprende ya que se espera que las poblaciones se estresen por el incremento del déficit hídrico y respondan incrementando su relación con la temperatura estival o que experimenten cambios en la respuesta a precipitación en función de los cambios en densidad como efecto de la competencia (Gea-Izquierdo *et al.*, 2009), un debilitamiento general de la respuesta como resultado de la madurez de los árboles (Fish *et al.* 2010), o el incremento de la sensibilidad frente a periodos más cálidos (Rozas y García-González, 2011).

Sin embargo, al representar gráficamente ciertas variables climáticas mensuales representativas de la relación del crecimiento con precipitación y temperatura se observó que sí existe una variación en la respuesta al clima, incluyendo el cambio de signo de la respuesta, pero que solo fue significativa en las últimas décadas. La relación con precipitación reflejó el incremento general de la respuesta a este factor y el cambio de signo de otras variables explica por qué a pesar de tener una importancia destacada sobre el crecimiento de estas especies, su correlación fue muy baja y no significativa (como en el caso de Pabril en PS1, prácticamente cero en el periodo pero significativa a partir del año 2000).

La creciente sensibilidad al clima durante los últimos años ha sido descrita por varios autores tanto para especies de *Quercus* (*Q. ilex* en Gea-Izquierdo *et al.*, 2011; *Q. petraea* en Mérian y Lebourgeois, 2011) como de *Pinus* (*P. sylvestris* en Mérian y Lebourgeois, 2011; *P. sylvestris*, *P. nigra* y *P. uncinata* en Andreu *et al.*, 2007) que indican que el clima podría haberse convertido en un factor más limitante para el crecimiento por el aumento del estrés hídrico y la mayor variabilidad de las precipitaciones ya que estos cambios aparecen vinculados a cambios en los patrones de crecimiento de los árboles (Andreu *et al.* 2007).

En cuanto a la sensibilidad de las cronologías de individuos muertos, se esperaba que tuviesen una respuesta más pronunciada ya que frecuentemente muestran mayor sensibilidad al clima los años previos a su muerte (Levanic *et al.*, 2011). Esto fue así en el caso de *Q. pyrenaica*, que aparentemente fueron más afectados y de forma negativa tanto por las precipitaciones como por las temperaturas máximas pero no se apreció en *P. sylvestris* en los meses estudiados.

## Conclusiones

Se construyeron 11 cronologías de dos especies, *Quercus pyrenaica* y *Pinus sylvestris*, representando 3 estados sanitarios de la masa y distintos sitios siguiendo un gradiente altitudinal.

Esto permitió identificar la existencia de un decaimiento del crecimiento previo a la muerte en las tendencias de crecimiento de algunos árboles que varió entre las especies y sitios considerados y que se podría modelizar en un futuro con el fin de crear una herramienta para la detección del decaimiento de las masas.

El estudio dendrológico permitió además identificar el momento en que cambian los patrones de crecimiento y relacionarlo con eventos climáticos o incidencia de otros

factores, así como tendencias crecientes en cronologías sanas coincidentes con la divergencia de las muertas.

Efectivamente, el clima afecta de distinta forma a las especies con características fenológicamente diferentes. Los bosques de *Quercus pyrenaica* en áreas dominadas por clima mediterráneo responden positivamente a las precipitaciones y negativamente al incremento de temperatura estival.

*Pinus sylvestris* en la vertiente norte de la sierra de Guadarrama responde principalmente a la temperatura, y lo hace de forma negativa excepto en las zonas más bajas, donde se ve favorecido por el calentamiento en primavera y otoño que permite prolongar su estación de crecimiento. La respuesta a la precipitación es positiva en primavera por parte de los individuos sanos y debilitados, y positiva al año previo por parte de los muertos mientras que en temperatura no hay grandes diferencias entre grupos.

Se detectó una variación en las respuestas conforme al gradiente altitudinal sin que llegue a producirse un incremento del crecimiento como resultado de efectos positivos del calentamiento en altitud.

En cuanto a la variación de las respuestas al clima se aprecia un incremento de la respuesta durante la última década, que es el resultado de una tendencia progresiva que comienza a ser significativa en los últimos años, y que se relaciona con un aumento de la sensibilidad de los árboles debido a un cambio en los patrones climáticos en ese mismo periodo.

Las cronologías de *Q. pyrenaica* muestran distinta variación en su respuesta al clima en función de su estado sanitario mientras que en *P. sylvestris* esta relación es similar entre estados y varía a lo largo del gradiente altitudinal.

## **Bibliografía**

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (Ted), Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.
- Amoroso MM, Daniels LD, Larson BC. 2012. Temporal patterns of radial growth in declining *Austrocedrus chilensis* forests in Northern Patagonia: The use of tree-



- rings as an indicator of forest decline. *Forest Ecology and Management* 265: 62–70.
- Andreu L, Gutiérrez E, Macias M, Ribas M, Bosch O, Camarero JJ. 2007. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology*: 13, 804-815.
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A. 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9: 330–343.
- Bigler C, Bugman H. 2004. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecological Applications* 14: 902–914.
- Bigler C, Gavin DG, Gunning C, Veblen TT. 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116: 1983–1994.
- Bigler C, Veblen TT. 2009. Increased early growth rates decrease longevity of conifers in subalpine forests. *Oikos* 118: 1130–1138.
- Biondi F, Waikul K. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences* 30: 303–311.
- Bogino, S., Fernández Nieto, M.J., Bravo F. 2009. Climate Effect on Radial Growth of *Pinus sylvestris* at Its Southern and Western Distribution Limits. 43: 609–623.
- Bravo-Oviedo A, Sterba H, del Río M, Bravo F. 2006. Competition-induced mortality for Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. and *P. sylvestris* L. *Forest Ecology and Management* 222: 88–98.
- Bunn AG. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26: 115–124.
- Candel-Pérez, D., Linares, J. C., Viñeola, B., & Lucas-Borja, M. E. (2012). Assessing climate–growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *Forest Ecology and Management*, 274, 48–57. doi:10.1016/j.foreco.2012.02.010
- Cook, E.R., Kairiukstis, L.A. (Eds.), 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer, The Netherlands.
- Das A, Battles J, Stephenson NL, van Mantgem PJ. 2011. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management* 261: 1203–1213.
- Dobbertin M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124: 319–333.
- Eilmann B, Weber P, Rigling A, Eckstein D. 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. *Dendrochronologia* 23: 121–132.

- Fish T, Wilson R, Edwards C, Mills C, Crone a., Kirchhefer a. J, Linderholm HW, Loader NJ, Woodley E. 2010. Exploring for senescence signals in native scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Scottish Highlands. *Forest Ecology and Management* 260: 321–330.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2012. Forests and Climate Change Working Paper 10. Forest Management and Climate Change : a literature review. Rome: 45.
- Fritts, H.C., 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press, London, 567pp.
- Gea-Izquierdo G., Cherubini P., Cañellas I. 2011. Tree-rings reflect the impact of climate change on *Quercus ilex* L. along a temperature gradient in Spain over the last 100years. *Forest Ecology and Management* 262: 1807–1816.
- Gea-Izquierdo Guillermo, Martín-Benito D, Cherubini Paolo, Cañellas Isabel. 2009. Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Annals of Forest Science* 66: 802–802.
- Gea-izquierdo G, Cañellas Isabel. 2009. Analysis of Holm Oak Intraspecific Competition Using Gamma Regression. *Forest Science* 55: 310–322.
- Guiot, J., 1991. The bootstrapped response function. *Tree-Ring Bulletin* 51, 39–41.
- Grissino-Mayer, H.D., (2001). Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Bull.* 57, 205–221.
- Gutiérrez E. 1990. Dendroecología de *Pinus sylvestris* L. en Cataluña. *Orsis* 5: 23–41.
- Génova M. 2012. Extreme pointer years in tree-ring records of Central Spain as evidence of climatic events and the eruption of the Huaynaputina Volcano (Peru, 1600 AD). *Climate of the Past* 8: 751–764.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. 2007. Climate change 2007: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Core Writing Team, Pachauri, R.K and A. Reisinger (eds.). Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland, 104 p.
- Levanic T, Cater M, McDowell NG. 2011. Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree physiology* 31: 298–308.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259: 698–709.
- Manion PD. 2003. Evolution of Concepts in Forest Pathology (in “Forest Pathology for the Last Century : A Retrospective and Directions for the Future”). *Phytopathology* 93: 1052–1055.

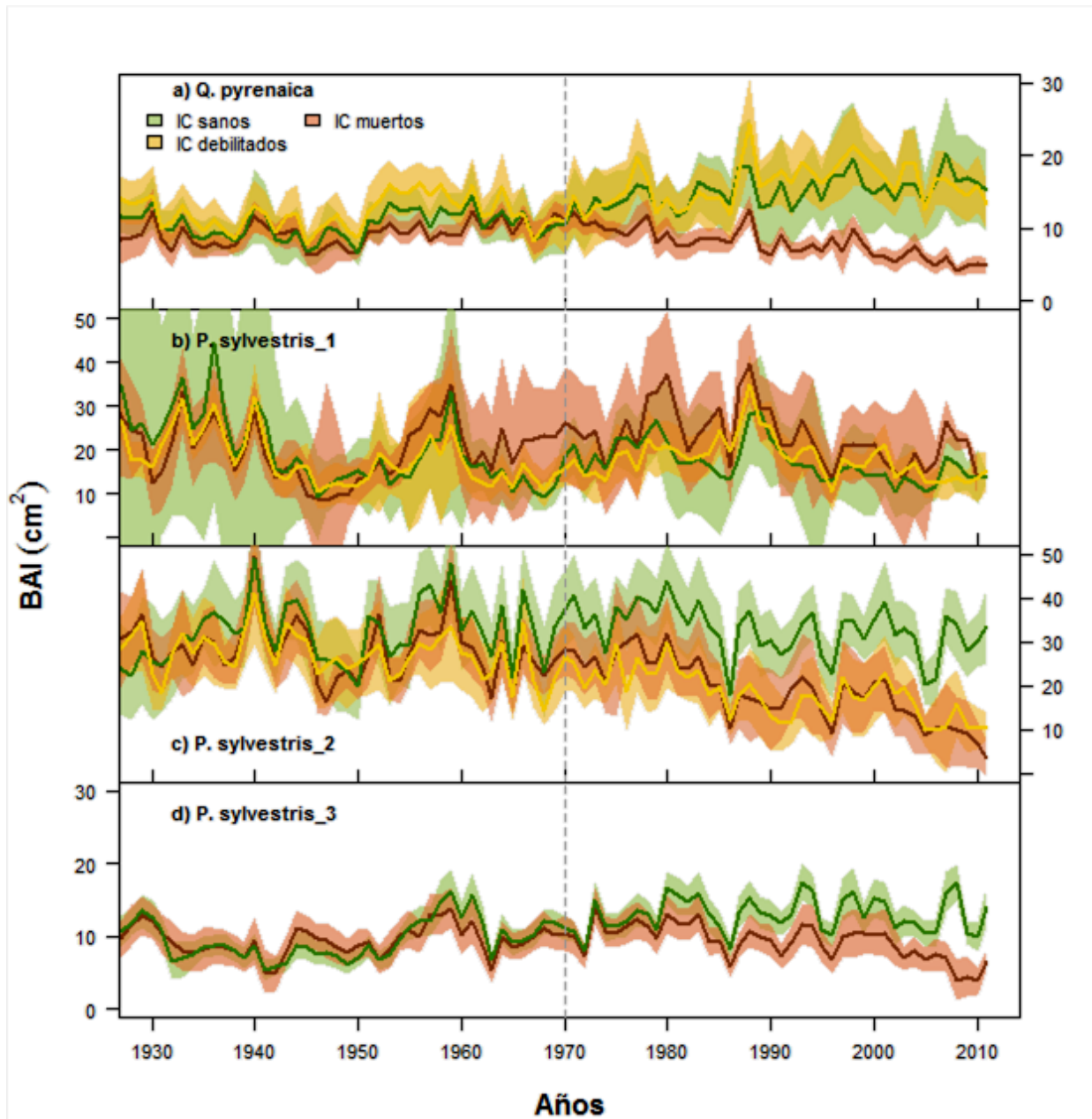
- Martínez-Vilalta J, Prat E, Oliveras I, Piñol J. 2002. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: 19–29.
- Matías L, Jump AS. 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management* 282: 10–22.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer E a. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *The New phytologist* 178: 719–39.
- Michelot A, Bréda N, Damesin C, Dufrêne E. 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management* 265: 161–171.
- Mérian P, Lebourgeois F. 2011. Size-mediated climate–growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *Forest Ecology and Management* 261: 1382–1391.
- Oliva J, Colinas C. 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252: 84–97.
- Pasho E, Camarero JJ, de Luis M, Vicente-Serrano SM. 2011. Impacts of drought at different time scales on forest growth across a wide climatic gradient in north-eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 1800–1811.
- Piovesan G, Biondi F, Filippo AD, Alessandrini A, Maugeri M. 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14: 1265–1281.
- Piñol J, Martínez-Vilalta J. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247–256.
- Rozas V. 2003. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecology* 167: 193–212.
- Rozas V, García-González I. 2011. Non-stationary influence of El Niño-Southern Oscillation and winter temperature on oak latewood growth in NW Iberian Peninsula. *International Journal of Biometeorology*.
- Sangüesa-Barreda G, Linares JC, Camarero JJ. 2012. Mistletoe effects on Scots pine decline following drought events: insights from within-tree spatial patterns, growth and carbohydrates. *Tree physiology* 32: 585–98.
- Schwinning S, Weiner J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113: 447–455.
- SERVICIO DE SANIDAD FORESTAL Y EQUILIBRIOS BIOLÓGICOS (SSF) 2011. Inventario UE-ECE de daños forestales (IDF) en España. Red Europea de

seguimiento de daños en los bosques. Nivel I. Resultados del muestreo de 2010. Ministerio de medio ambiente, medio rural y marino, publicación electrónica. 47 p.

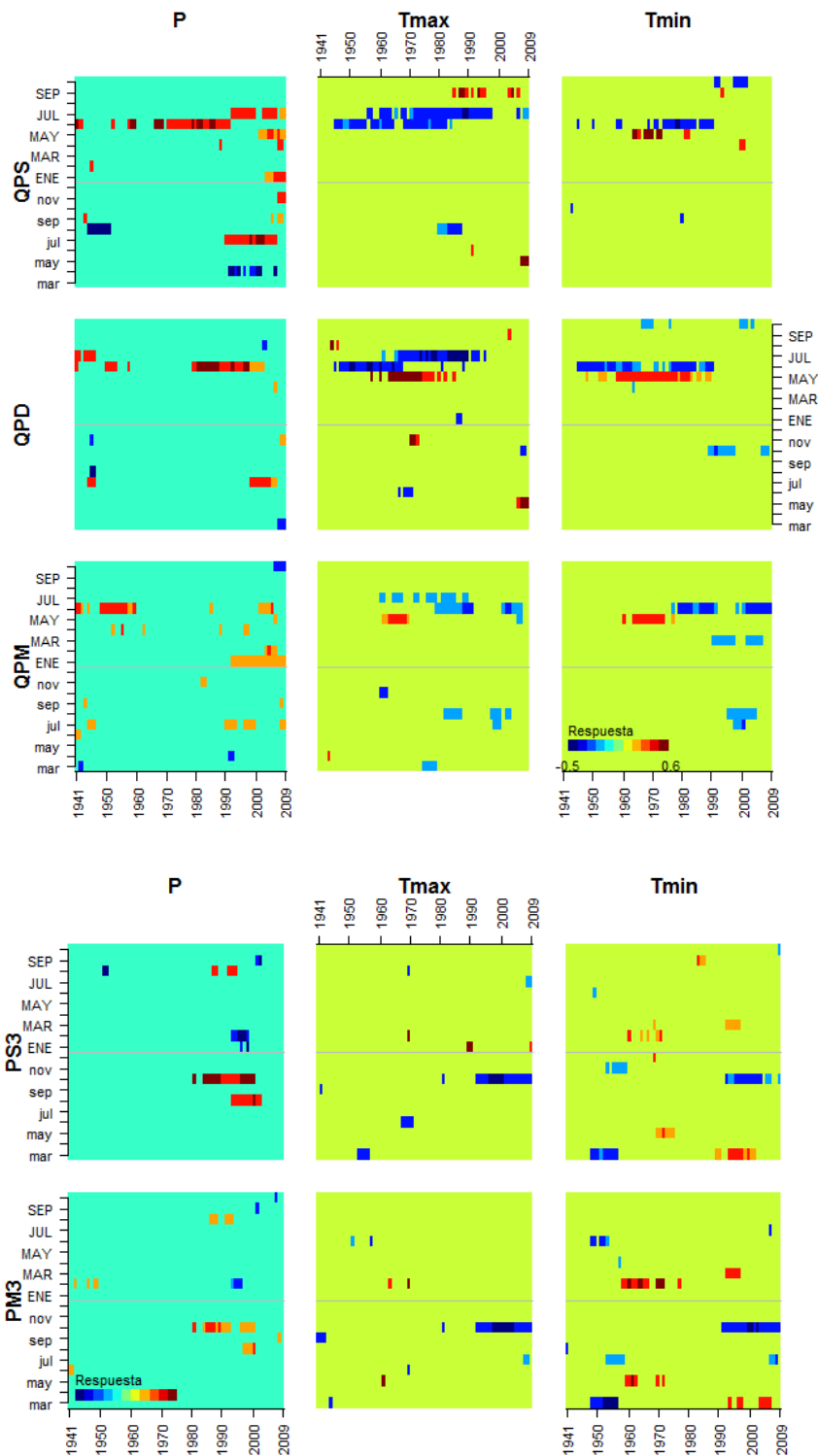
Suarez ML, Ghermandi L. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology* 92: 954–966.

Tessier L, Guibal F, Schweingruber FH. 1997. Research strategies in dendroecology and dendroclimatology in mountain environments. : 499–517.

## Anexo I. Gráficos estadísticos complementarios



**Figura 7. Cronologías medias e intervalos de confianza.** Detalle de las 11 cronologías de BAI y sus intervalos de confianza (IC) desde 1930. Se aprecia el solapamiento de IC en los primeros años y la distinta desviación que presentan las series.



**Figura 8. Análisis de respuestas mediante correlaciones móviles.** En la parte superior las cronologías de *Q. pyrenaica* y en la inferior las de *P. sylvestris* de la zona 3. Las respuestas a precipitación tienen fondo azul claro y a temperatura, verde claro, ambos representan correlación no significativa. La escala de color indica que los tonos azules son respuesta negativa y los tonos rojos positiva.

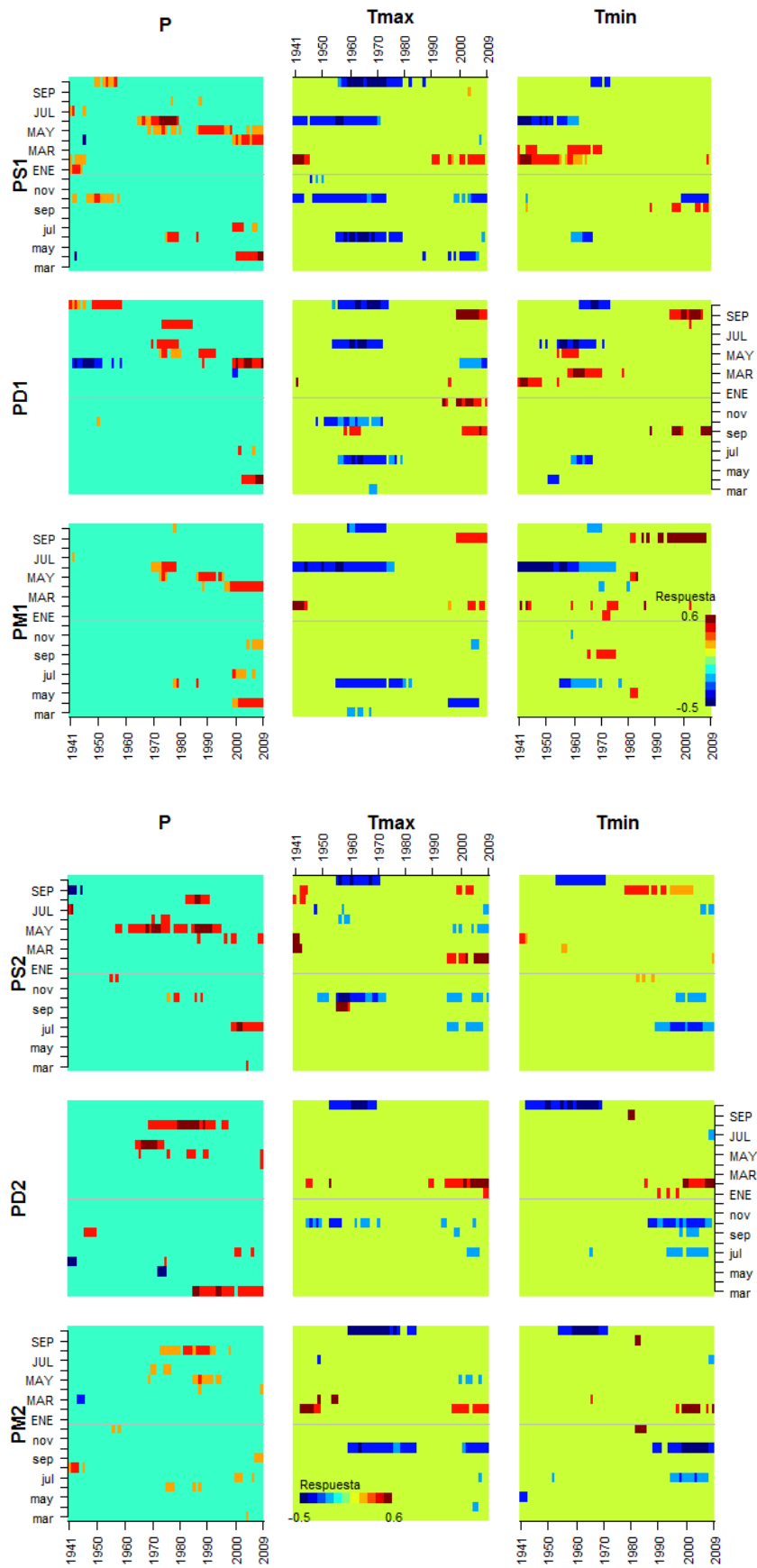
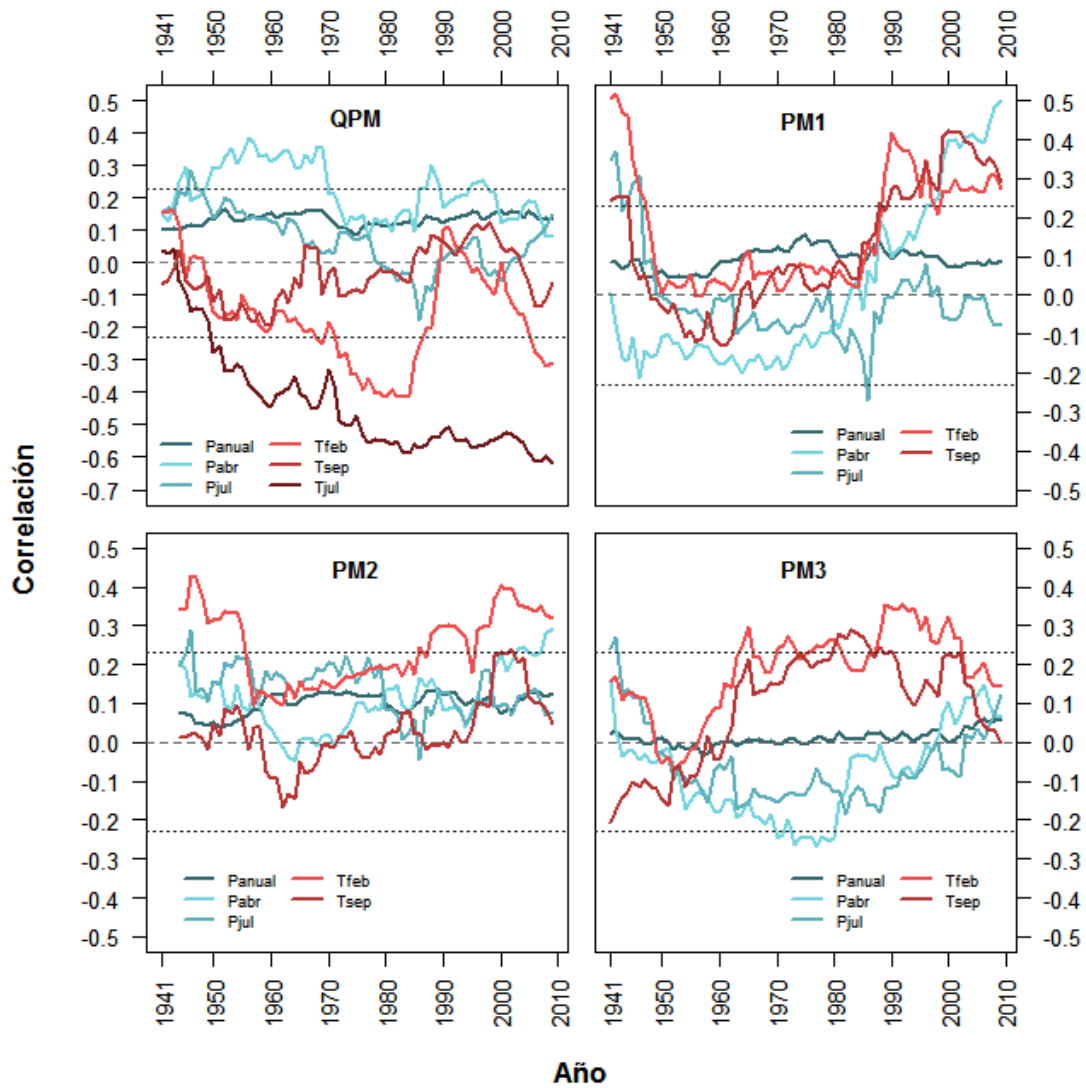


Figura 8b. Continuación.



**Figura 9. Evolución de la respuesta del crecimiento a variables climáticas.** Se presentan las relaciones de las cronologías muertas desde 1941 calculadas en ventanas móviles de 40 años en el intervalo 1901-2009. Las líneas de puntos indican los límites a partir de los cuales son significativas; la línea central representa el cero e indica el cambio de signo de la respuesta.



## Anexo 2. Anexo fotográfico



**Imagen 1. Sitios de muestreo.** a-a') Zona 0: masas de *Q. pyrenaica*; b-b') Zona 1: Pinos relictos con subpiso de rebollo; c-c') Zona 2: *P. sylvestris* en ecotono; d-d') Zona 3: Masas de *P. sylvestris* en cotas superiores.



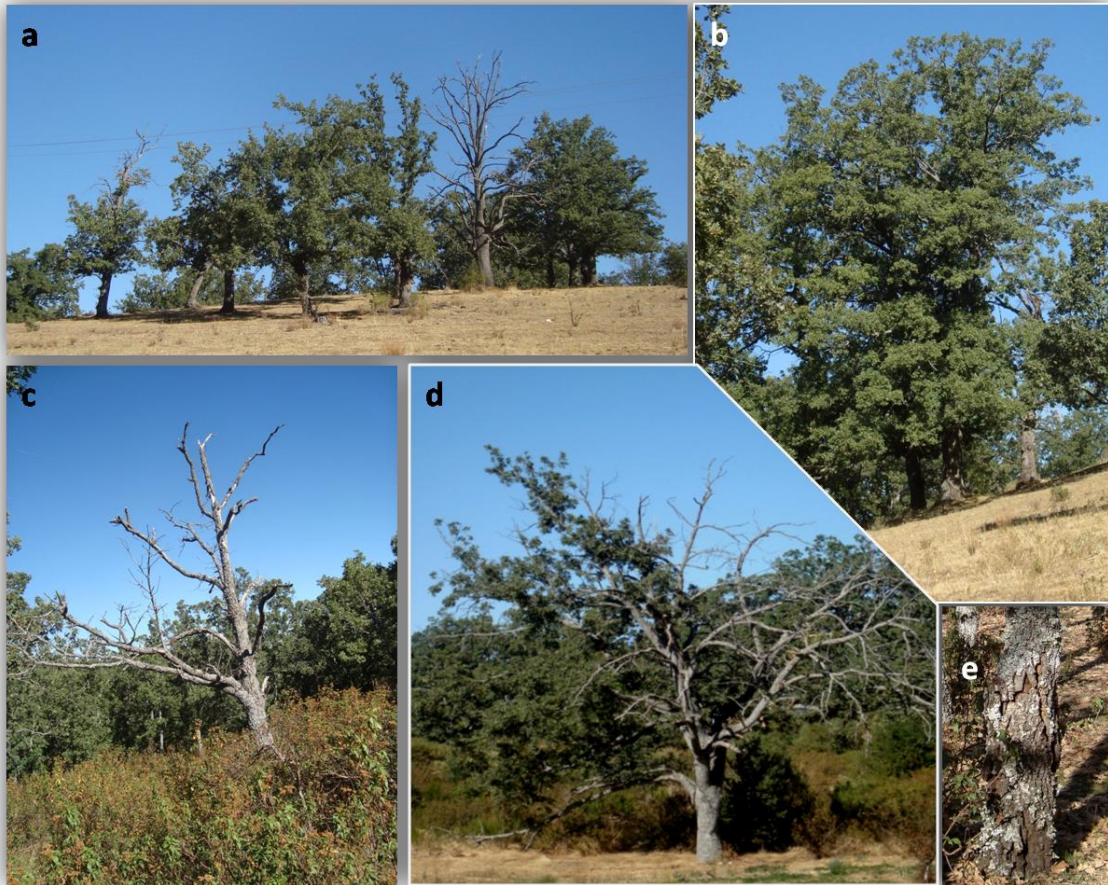


**Imagen 2: Estados sanitarios de *P. sylvestris*** a) Sano, b, b' y b'') Debilitados con sintomatología de distinto grado, c) Muerto.



**Imagen 3. Barrenando individuos de *P. sylvestris***



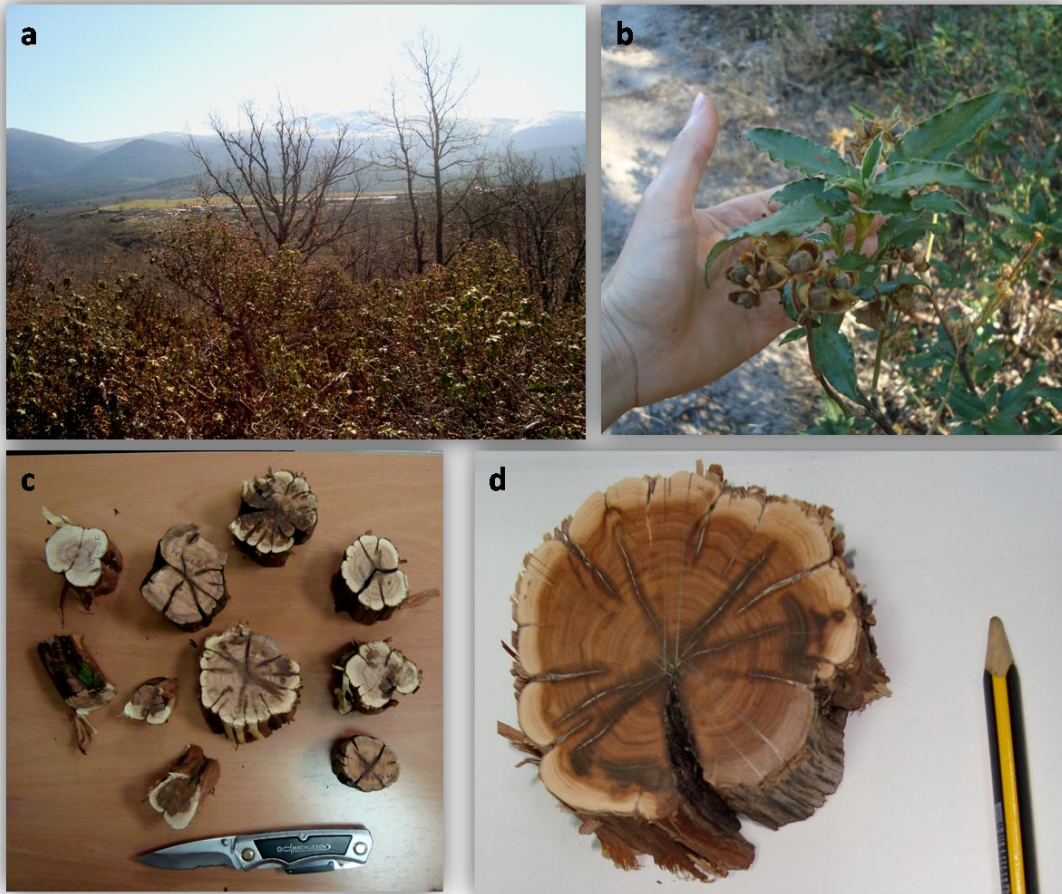


**Imagen 4: Estados sanitarios de *Q. pyrenaica*.** a) Rodal con árboles de los tres estados; b) Árbol sano; c) Árbol muerto; d) Árbol debilitado; e) Detalle de chancro en la base del tronco.

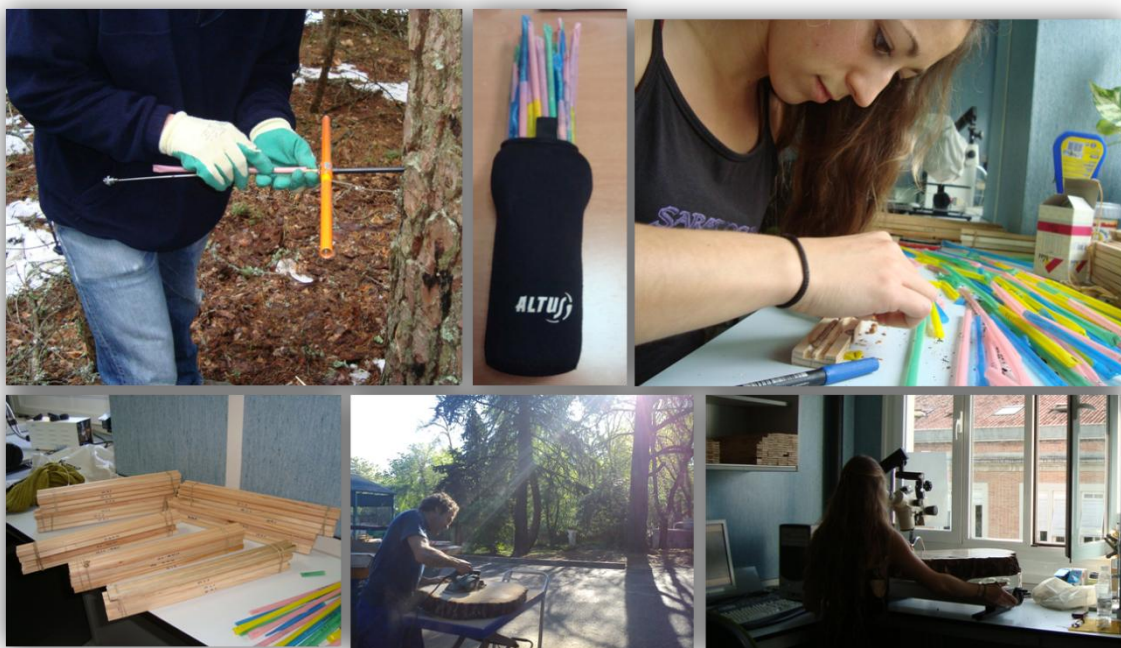


**Imagen 5. Barrenando individuos pareados de *Q. pyrenaica* (izq) y *P. sylvestris* (dcha).**





**Imagen 6. Matorral acompañante.** a) Jarales en alta densidad. b) Detalle de hojas, fruto y semillas de *Cistus laurifolius*. c) Rodajas de *C. laurifolius* antes del lijado. d) Rodaja pulida en la que se aprecian los anillos de crecimiento anuales.



**Imagen 7: Proceso.** Recogida de los testigos de crecimiento, secado, montaje sobre soportes de madera, prensado, lijado y lectura de los anillos de crecimiento.



**Imagen 8. Testigos de crecimiento:** a) recién extraído, b) montado y lijado, de *P. sylvestris* y c) idem de *Q. pyrenaica*