

Un tast de canvi global
(Cèlia Marrasé i Josep Enric Llebot, ed.)

Treballs de la SCB. Vol. 54 (2003) 85-110

RESPOSTA DELS ARBRES I DELS BOSCOS AL CANVI CLIMÀTIC

EMILIA GUTIÉRREZ,¹ MONSERRAT RIBAS,¹ OCTAVI PLANELLS,¹ J. JULIO CAMARERO² I JACQUES TARDIF³

¹ *Grup de Recerca de Dendroecologia i Ecologia dels Boscos. DENDRIX. Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.*

² *Unidad de Recursos Forestales. Servicio de Investigación Agroalimentaria. Gobierno de Aragón.*

³ *Centre for Forest Interdisciplinary Research. University of Winnipeg. Winnipeg, Manitoba. Canadà.*

Adreça per a la correspondència: Emilia Gutiérrez. Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Adreça electrònica: emgutierrez@ub.edu.

RESUM

Durant el darrer segle, arbres, boscos i ecosistemes han estat responent a diversos efectes del canvi global, com són l'escalfament de la superfície terrestre, l'increment de la variabilitat climàtica o l'augment de la concentració de CO₂. Les respostes dels arbres a aquests efectes han estat analitzades en diferents espècies de coníferes en diversos hàbitats i ambients de la península Ibèrica. Un compendi dels resultats obtinguts es mostra en el present treball. En tots els estudis presentats s'ha observat un augment de la variabilitat de les variables dendrocronològiques (gruix i composició isotòpica dels anells de creixement) en les darreres dècades del segle xx, fet que reflecteix un increment de la variabilitat climàtica i que, al seu torn, ha restringit el ventall de respostes dels organismes a causa de l'eixamplament dels períodes de creixement i de l'augment d'esdeveniments meteorològics extrems. Destaca, per tant, la sincronització del creixement dels arbres en detriment de les diferències explicades per causes cada cop més secundàries, com són les diferències de temperatura al llarg de gradients, altitudinals o latitudinals, o degudes a diferències d'hàbitat (orientació, substrat, etc.). Els efectes es manifesten en diferents nivells temporals i espacials. Així, s'ha trobat un increment de la variabilitat intraanual en el creixement en gruix d'espècies mediterrànies com el pi blanc (*Pinus halepensis*) associat a un eixamplament de l'època de creixement, o augments de la variabilitat interanual i entre dècades tant a escales locals com regionals en el gruix i composició isotòpica dels anells de creixement d'espècies subalpines. Les anàlisis de les relacions entre el creixement dels arbres i el clima, d'una banda, i la composició isotòpica i el clima, de l'altra, demostren que aquest augment de la variabilitat respon a un increment de les oscil·lacions climàtiques intraanuals, interanuals i entre dècades. La resposta sincrònica dels arbres a un menor nombre de variables ambientals s'entén com un augment de l'estrès d'aquests organismes enfront d'aquestes variables, que esdeve-

nen factors limitants per al desenvolupament d'aquestes espècies. Els resultats presentats són contrastats amb resultats similars, tant locals com globals, obtinguts en altres indrets del planeta.

SUMMARY

Trees, forests and ecosystems have been adjusting their responses and functions to the very diverse effects of global change: global warming, climatic variability, the increasing of the CO₂ atmospheric concentrations, and changes in land use throughout the last century. Trees responses to these effects have been analyzed for different pine species growing in different habitats and under different climatic regimes of the Iberian Peninsula. Here, we present a set of selected results of our research. Our results show that a variability increase in the dendrochronological series analyzed, mainly tree-ring width and isotopic concentrations since the second half of the 20th century as a consequence of an increase in the climatic variability. As a consequence, trees response is more synchronous over great areas and gradients due to a wider growing period and to a higher frequency of climatic extreme events. The effects of climatic change on tree growth and forests are significant to different spatial and temporal scales. We have found an increase in intra-annual tree-ring growth variability in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) in relation to a wider growing period. In the same way, there is an increase in tree-ring width and isotopic series of the interannual and interdecadal temporal scales in locations ranging from lowland to subalpine forests. On the other hand, trees are sensitive to a lower number of climatic variables and their response is more synchronous over big areas, which could be a more stressing situation for trees. Finally, we have also reconstructed treeline ecotone dynamics and, as in other ecotons, treeline has remain static for the last fifty years while tree density has increased in the ecotone. The main reason for this situation, again, is attributed to climatic variability. The results presented are similar to other findings in many other forests in the world.

INTRODUCCIÓ

Com més va més es donen a conèixer els resultats de les investigacions en ecologia que posen de manifest que el canvi climàtic afecta directament tots els nivells d'organització dels ecosistemes. L'efecte és complex i no és homogeni, varia segons les regions i les espècies, ja que aquestes responen de manera individual a la temperatura, a la concentració de CO₂ i als factors ambientals en general. Actualment, l'ecologia es troba davant d'una de les situacions més desafiantes i al mateix temps més interessants (Shaver *et al.*, 2000). El Grup Intergo-

vernamental d'Experts sobre el Canvi Climàtic en el seu informe de 2001 proporciona de manera clara una llarga llista dels canvis que s'estan produint en els ecosistemes terrestres com a conseqüència del canvi en l'atmosfera i el clima.

Com a fets més destacables trobem, entre d'altres, que l'augment del CO₂ pot produir un augment de la fotosíntesi i de la producció en alguns ecosistemes (Alekseev i Soroka, 2002). No obstant això, també poden donar-se limitacions per altres factors com la manca d'aigua a causa d'una major evapotranspiració causada per l'augment de la temperatura (Barber *et al.*, 2000) o per una

despesa metabòlica més elevada (respiració) dels organismes. En canvi, la velocitat de la descomposició de la matèria orgànica es veuria afavorida per una major activitat metabòlica de fongs i bacteris. En el cas dels boscos, aquest procés es veuria afavorit per una disminució de densitat de la fusta, tal com s'ha posat de manifest amb diverses espècies de coníferes al llarg d'amples zones d'Euràsia i Amèrica del Nord (Briffa *et al.*, 1998).

A la complexitat del canvi climàtic s'ha d'afegir un altre component: l'augment en la variabilitat del clima i de la freqüència dels esdeveniments climàtics extrems. En èpoques recents sembla que l'increment de variabilitat es produeix des de mitjan segle xx (Tullot, 1988; IPPC, 1997, 2001).

L'augment de les temperatures i el descens de les precipitacions determinen una menor disponibilitat d'aigua. Aquesta circumstància és més manifesta a les zones de clima mediterrani (Piñol *et al.*, 1998; Peñuelas, 2001). Concretament, al nostre país, els ecosistemes naturals i, en particular, els boscos, es troben restringits a les zones muntanyoses, de sòls poc desenvolupats, amb marcades diferències climàtiques segons el relleu, l'altitud i la latitud. Tot plegat, els fa especialment sensibles al canvi climàtic i a altres efectes del canvi global, com els canvis d'usos del sòl que incideixen directament en l'augment espectacular del nombre d'incendis forestals, tot mantenint els ecosistemes en fases inicials de la successió.

L'augment de temperatures que es produeix des de finals del segle XIX, quan acaba la petita edat del gel, ha sigut molt acusat en les últimes dècades, principalment a partir dels anys setanta. Aquest escalfament ha provocat un allargament dels períodes de creixement i activitat dels organismes i, en conseqüència, s'han produït modificacions en els calendaris anuals d'activitat i repòs dels organismes (fenologia), desajustos en les interaccions entre espècies i canvis sig-

nificatius en la dinàmica de les poblacions (Peñuelas *et al.*, 2002).

Com ja s'ha assenyalat, en les zones muntanyenques, els intensos gradients altitudinals (Martín i Olcida, 2001) fan que les condicions ecològiques variïn fortament al llarg de distàncies curtes, cosa que es reflecteix de manera molt notable en canvis en els sòls i en la vegetació (Körner, 1999). Als Pirineus, els boscos subalpins de pi negre (*Pinus uncinata*), mostren zones de transició (ecotons) relativament nítides que determinen canvis bruscs en la diversitat d'espècies i en el funcionament dels ecosistemes. El límit superior del bosc (*timberline* o *forest limit*), que en gran part dels Pirineus correspon a una frontera entre els boscos subalpins de pi negre (*Pinus uncinata*), i els prats alpins (*Caricetalia curvulae*, *Elyno-Seslerietea*; Carreras *et al.*, 1995) és potencialment un bon indicador dels canvis ambientals i climàtics (Camarero, 2000).

Dins el context de l'estudi de canvis ambientals ràpids com el que s'està esdevenint en les darreres dècades, són necessàries sèries d'alta resolució (almenys anual) que enregistren els efectes del canvi climàtic sobre els boscos. En aquest sentit, les sèries d'anells de creixement dels arbres són una font de dades molt valuosa, ja que les seves característiques (gruix, anatomia, densitat, contingut isotòpic, etc.) reflecteixen la variabilitat climàtica al llarg del temps. Per exemple, els arbres dels Pirineus que es troben a altituds elevades, a més de 2.100 m, precisament a causa que es troben lluny de la influència local de les activitats humanes, enregistren de manera fiable els canvis de temperatura que es produeixen a una escala global (Tardif *et al.*, 2003).

ELS ARBRES I ELS BOSCOS

Per a tothom és ben conegut el paper que els arbres tenen com a embornals de CO₂.



Extracció de testimonis de fusta mitjançant una barrina



FIGURA 1. Els arbres vells, aïllats i lluny de la influència de les activitats locals humanes són els que millor reflecteixen els canvis climàtics en les seves sèries d'anells de creixement. Per a obtenir les sèries d'anells no cal tallar els arbres; mitjançant una barrina especialment dissenyada, es poden obtenir els testimonis de fusta (*cores*) amb els quals s'acostuma a treballar. En les coníferes, un anell anual està format per una banda de fusta clara (fusta primerenca) i una segona banda de fusta més fosca (fusta tardana). La secció transversal d'un tronc de pi negre (*Pinus uncinata*) mostra una ferida causada per algun cop fort que ha malmès el cambium. L'any en què es va produir la ferida pot ser datat amb precisió. Fotos ©DENDRIX.

Però a més, l'activitat del cambium és sensible a les condicions de l'entorn i en els anells queden enregistrats tots aquells esdeveniments que han afectat l'arbre al llarg

de la seva vida; també, els arbres viuen molts anys i aquesta informació pot ser recuperada i, convenientment analitzada, permet estudiar processos ecològics i ambien-

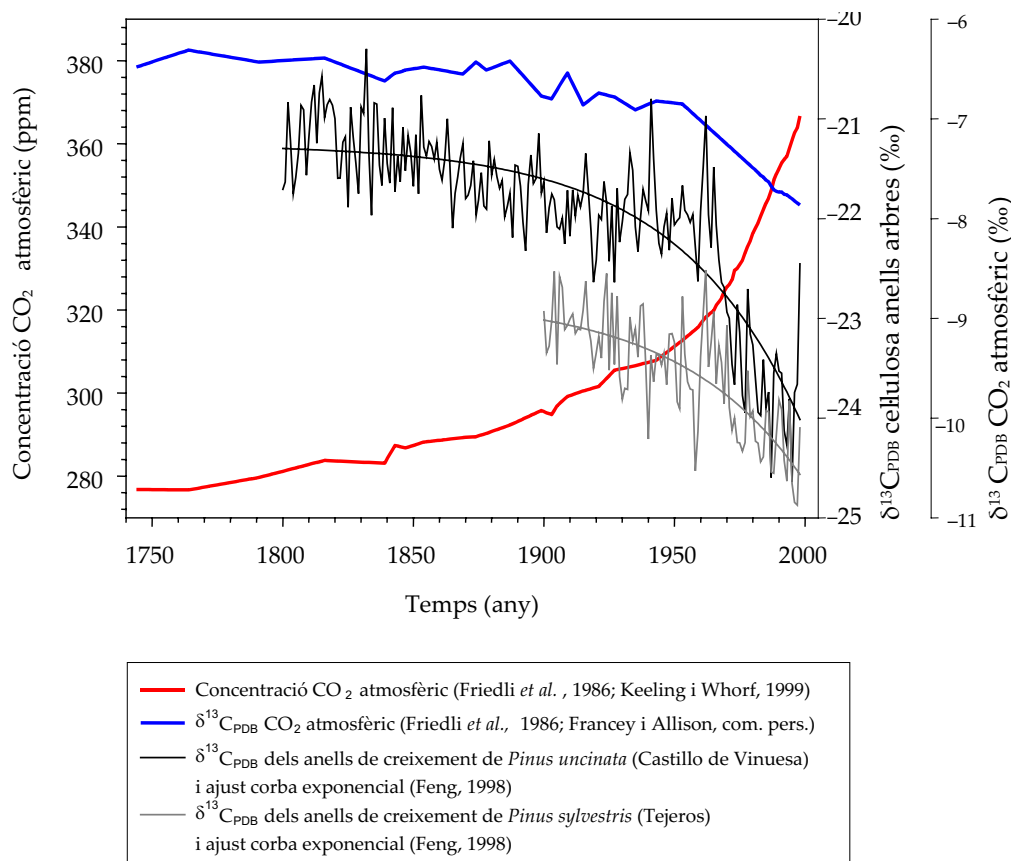


FIGURA 2. Registres de la concentració de CO₂ atmosfèric (corba vermella amb tendència exponencial ascendent) i la composició isotòpica en carboni 13 (corba blava, amb tendència exponencial descendent) al llarg dels darrers segles. La figura també mostra la δ¹³C dels anells de creixement del pi negre (*Pinus uncinata*) a Vinuesa (línia negra) i del pi roig (*Pinus sylvestris*) a Tejeros (línia gris), al llarg dels segles XIX-XX i XX, respectivament. En les sèries isotòpiques dendrocronològiques s'ha ajustat una corba exponencial negativa que reproduceix la tendència decreixent de la δ¹³C del CO₂ atmosfèric (Planells, 2003).

tals amb una resolució anual (vegeu la figura 1).

Els anells de creixement són sensibles a les variacions del clima, la composició atmosfèrica, les característiques físiques i químiques del sòl, la competència amb els veïns, les perturbacions, etc. Tots aquests factors modifiquen el nombre i la mida de les cèl·lules que componen la fusta i això es reflecteix en les taxes d'engruiximent i en les característiques físiques i químiques de

les seves cèl·lules. Altres factors produeixen ferides al càmbium i, en aquest cas, els esdeveniments queden literalment marcats a l'anell de l'any corresponent, tal com pot succeir, per exemple, amb ferides produïdes pel foc, les allaus, els animals, les glaçades, els cops de pedres, roques i els arbres veïns quan cauen...

En les coníferes, la formació d'un anell és ràpida al començament i s'alenteix a mesura que avança l'estiu. Aquestes diferències de

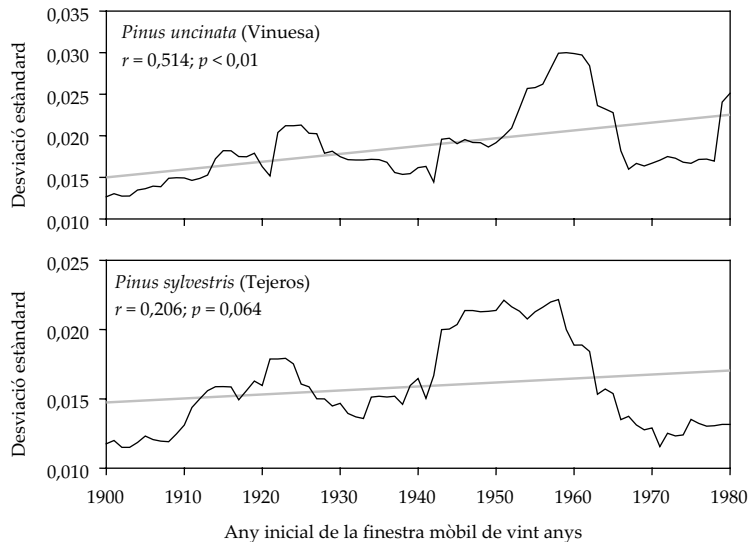


FIGURA 3. Evolució de la variabilitat de les sèries de $\delta^{13}\text{C}$ del pi negre, *Pinus uncinata*, a Vinuesa i el pi roig, *Pinus sylvestris*, a Tejeros. Les figures mostren els valors de desviació estàndard calculats amb una finestra mòbil de vint anys amb desplaçament anual. Les línies de tendència ajustades són significatives al 99 % en el cas de *Pinus uncinata* i al 90 % en el de *Pinus sylvestris* (de Planells, 2003).

velocitat també queden reflectides en les característiques de la fusta i de les cèl·lules (traqueïdes) que els constitueixen, causa per la qual en un anell de creixement s'acaben distingint dues bandes: una de fusta primerenca, formada al principi del període de creixement, amb cèl·lules grans i de paret cel·lular prima, i una segona banda que es va definint a mesura que l'anell es va formant; aquestes últimes cèl·lules són més petites i de paret cel·lular més gruixuda, i donen lloc a la banda de fusta tardana, més fosca. La transició entre la fusta tardana d'un anell i la primerenca de l'anell de l'any següent és brusca i aquesta juxtaposició permet distingir els anells formats cada any. S'ha comprovat, comptant els anells, que els arbres poden viure fins a quatre mil anys, com és el cas de *Pinus longaeva* als EUA i *Fitzroya cupressoides*, de 3.622 anys, a Xile. A Espanya, els arbres vius més vells són individus de les espècies *Pinus nigra* amb uns mil anys (Andalusia) i *Pinus uncinata* amb més de set-cents (Catalunya).

La disciplina que es dedica a extreure i analitzar la informació continguda en els anells de creixement és la dendrocronolo-

gia, basada en la datació correcta dels anells. El mètode es fonamenta en l'assignació a cadascun dels anells de l'any de calendari en el qual es van formar i en l'anàlisi dels patrons temporals de les sèries de gruixos dels anells, tot establint-ne cronologies (Fritts, 1976; Schweingruber, 1996; Gutiérrez *et al.*, 1998). La dendrocronologia té moltes aplicacions en diferents camps de la recerca. Per exemple, permet la datació d'allaus a partir de l'anàlisi dels senyals i els canvis en les tendències del creixement, que s'enregistren als anells (Muntán *et al.*, 2003). Els anells són també particularment útils en ecologia (dendroecologia) per a l'estudi de processos molt diversos i, en particular, per a aquells que, com la successió forestal (Bosch i Gutiérrez, 1999) i la dinàmica de l'ecotò boscós subalpí/prats alpins (Camarero i Gutiérrez, 2003), tenen lloc a escales temporals llargues. Així, l'estudi dels anells permet analitzar la dinàmica de les poblacions i reconstruir la història dels boscos, les variables que els caracteritzen, i el règim de perturbacions que els ha afectat al llarg del temps.

Històricament, la dendrocronologia s'ha

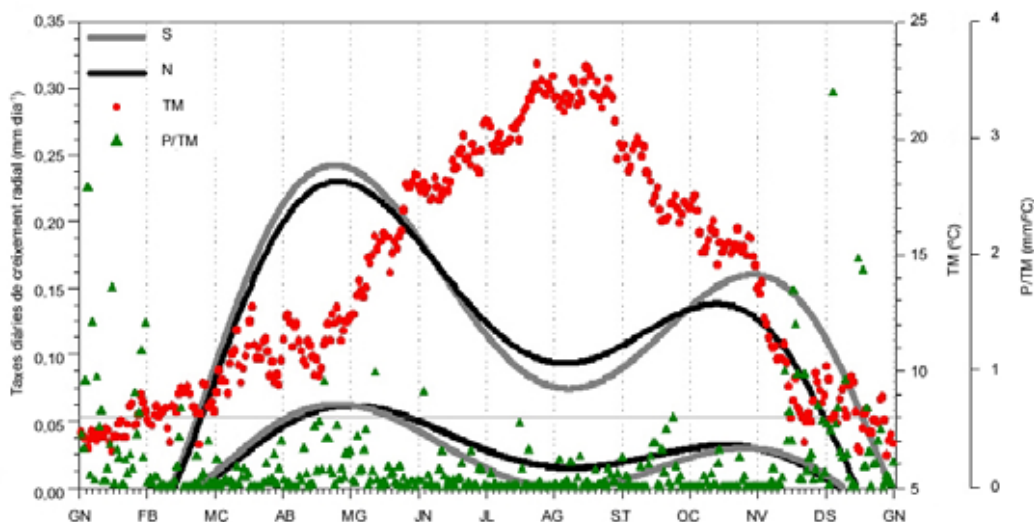


FIGURA 4. Fenologia del creixement radial, taxa diària de creixement en diàmetre del pi blanc, *Pinus halepensis*, en una localitat del Garraf a 40 km al sud de Barcelona. El patró s'ha establert a partir de les dades registrades cada vint o trenta dies des del mes d'abril de 1995 fins al febrer de 2002, en cinc individus situats en un vessant nord (línia negra) i cinc individus en un vessant sud (línia grisa). Les taxes de creixement radial màximes, en condicions climàtiques favorables, queden descrites per les corbes superiors i les taxes més baixes per les corbes inferiors. A la gràfica es mostra la relació entre les taxes de creixement amb la temperatura mitjana, TM (°C; punts rodons vermells) dels períodes de mostreig consecutius. S'ha marcat la temperatura de 8 °C (línia horitzontal). Tanmateix, es mostra la relació amb el quocient de la precipitació total dividida per la temperatura mitjana (índex de Lang), d'acord amb l'expressió P/TM (mm/°C; triangles; Ribas *et al.*, 2003).

aplicat a l'estudi del clima actual i del passat, la *dendroclimatologia* (Fernández *et al.*, 1996). Com que la variació anual del clima afecta tots els arbres d'una regió d'una manera similar, les seqüències d'anells de diferents arbres s'assemblen i presenten una sincronia. Per exemple, anys climàticament favorables queden enregistrats com a anells més gruixuts, mentre que en els anys amb un clima més limitant es formen anells més estrets o amb altres característiques anatòmiques diferenciades, per exemple amb la fusta tardana estreta o més clara, etc. (Gutiérrez *et al.*, 1998). Això serveix de base per a reconstruir el clima del passat i veure les variacions i els extrems que ha tingut.

En aquest treball presentarem alguns dels resultats de la recerca que duem a terme sobre com responen els arbres, els boscos i l'ecotò format pels boscos subalpins de

pi negre/prats alpins als Pirineus al canvi climàtic, i la seva capacitat d'enregistrar el clima.

EL CO₂ I EL REGISTRE ISOTÒPIC DE CO₂

Una de les principals causes del desajust climàtic de les darreres dècades s'ha adjudicat a una intensificació de l'efecte hivernacle atmosfèric, conseqüència del creixement gairebé exponencial de la industrialització arreu del planeta. L'alliberament creixent de gasos d'efecte hivernacle, procedents de les indústries, l'agricultura i el canvi d'usos del sòl (que inclou l'augment de la desforestació), entre d'altres, ha accentuat l'escalfament atmosfèric global imperant (Stuiver, 1978; vegeu els informes de l'IPCC).

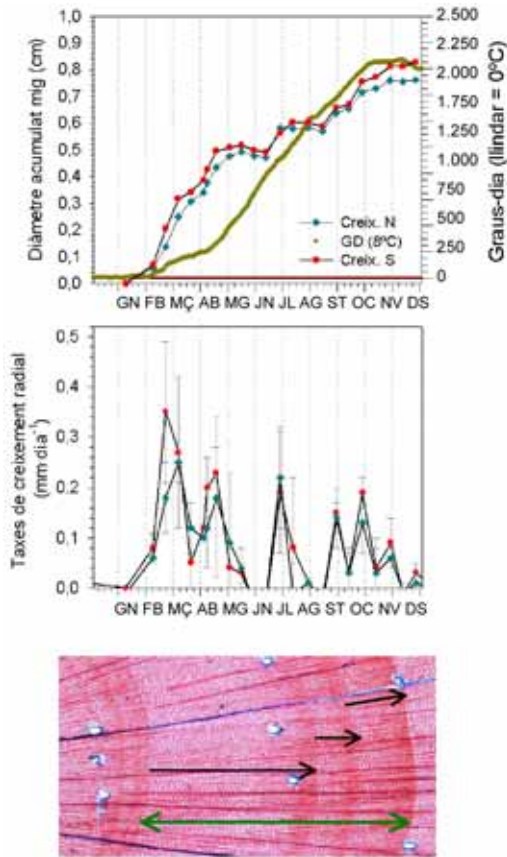


FIGURA 5. Gràfica superior, creixement en diàmetre acumulat (mm) per als arbres de *Pinus halepensis* del vessant N i S l'any 2001 al Garraf; s'ha superposat el sumatori dels graus-dia prenent com a llindar la temperatura de 8 °C. Es pot comprovar que quan el sumatori de les diferències de temperatura diàries supera el llindar, els pins inicien el creixement. El creixement acumulat presenta tres esglaons que corresponen a tres aturades del creixement, tal com es pot veure a la gràfica inferior, on s'han representat les taxes. Aquests canvis en la velocitat de formació de les cèl·lules es tradueixen en canvis anatòmics de la fusta de l'anell (fotografia inferior). Les fletxes negres indiquen el creixement produït en cada subperíode i la fletxa verda, més gruixuda, indica el gruix total de l'anell format l'any 2001 (Ribas *et al.*, 2003).

D'aquest conjunt de gasos, destaca el paper del CO₂ atmosfèric, la concentració del qual ha incrementat d'unes 277 ppm que s'havien mantingut més aviat estables fins

al 1750, a les 367 ppm actuals (Friedli *et al.*, 1986; Keeling i Whorf, 1999), com a resultat d'un augment de la crema de combustibles fòssils, principalment derivats del petroli. Als anells de creixement dels arbres ha quedat enregistrat aquest canvi ambiental dels darrers segles en forma d'una signatura isotòpica de carboni 13 ($\delta^{13}\text{C}$) decreixent.

Els vegetals, per tal com incorporen carboni durant el procés de la fotosíntesi, procés regit en primera instància per l'obertura estomàtica i el paper de la ribulosa-1,5-bisfosfat carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO), realitzen una discriminació a favor de les molècules de CO₂ empobrides en l'isòtop pesat ¹³C, i incorporen preferentment àtoms de ¹²C (isòtop lleuger del carboni, el més abundant a la natura) a les molècules de glucosa. En conseqüència, la $\delta^{13}\text{C}$ de la matèria vegetal, incloent-hi els hidrocarburs fòssils, és inferior, més negativa que la del CO₂ atmosfèric, amb un valor mitjà de -27 ‰ (Lajtha i Michener, 1994). L'alliberament massiu de CO₂ provinent de la crema de matèria vegetal empobrida en ¹³C ha provocat una caiguda de la $\delta^{13}\text{C}$ del CO₂ atmosfèric, de -6,5 ‰ el 1744, al -7,8 ‰ de la darrera dècada (Friedli *et al.*, 1986; Francey i Allison, com. pers.), que és un reflex especular de l'augment de la concentració del gas atmosfèric (vegeu la figura 2).

Aquesta mateixa caiguda s'ha trobat en analitzar la composició isotòpica de carboni dels anells de creixement de dues espècies ubicades en dues localitats molt properes del Sistema Ibèric. Les espècies són el pi roig (*Pinus sylvestris*) i el pi negre (*Pinus uncinata*), i les localitats d'estudi se situen a la falda meridional del complex de serralades Urbión-Cebollera, a la província de Sòria (Planells, 2003). Els registres isotòpics comprenen els dos darrers segles per al pi negre, i el segle xx per al pi roig, tal com es mostra a la figura 2.

Si només es considera el període comú

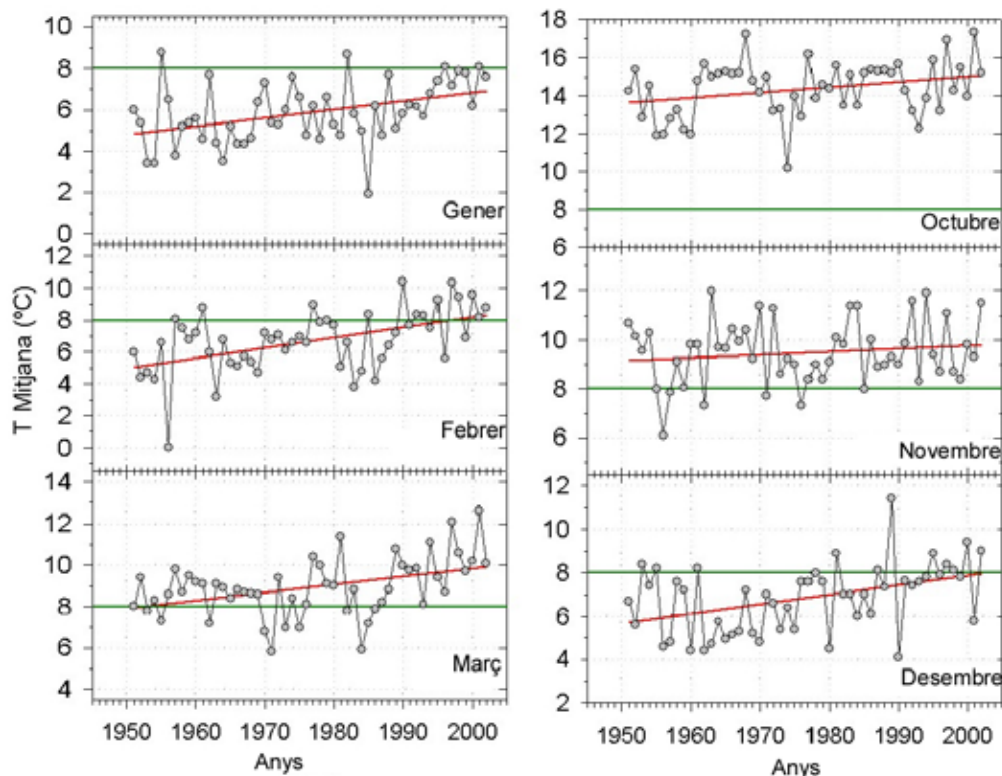


FIGURA 6. Evolució de les temperatures mitjanes dels mesos de gener, febrer, març, octubre, novembre i desembre a l'estació meteorològica de Begues (Garraf, 40 km al sud de Barcelona) a prop de la qual s'ha dut a terme l'estudi fenològic del pi blanc, *Pinus halepensis*. La línia contínua horitzontal (de color verd) representa la temperatura de 8 °C, que és el llindar perquè s'iniciï l'activitat del cambium en *Pinus halepensis* (Garraf, 300 m snm). La línia vermella representa la tendència ascendent de la temperatura.

del segle xx, es pot observar com les corbes exponencials negatives ajustades (Feng, 1998) a cadascuna de les sèries dendrocronològiques mantenen un cert paral·lisme amb la corba de les $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosfèric, obtinguda a partir de l'anàlisi de l'aire contingut en bombolles de gels polars (Friedli *et al.*, 1986) i de mesures atmosfèriques directes (Francey i Allison, com. pers.). El decremment de $\delta^{13}\text{C}$ entre 1900 i 1999 per al CO_2 atmosfèric és de l'1,29 ‰. S'han trobat valors majors d'aquest increment per a les dues espècies estudiades, del 1,59 ‰ per al pi roig i del 2,47 ‰ per al pi negre. Per tant, els resul-

tats suggereixen que a l'efecte del decreixement de la $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosfèric sobre la composició isotòpica dels vegetals s'hi sumen altres factors, com podrien ser el discriminat diferencial entre espècies causat per diferències genètiques i fisiològiques i per la variació de les pressions parcials de CO_2 entre l'atmosfera i l'espai intercellular (on es produeix la discriminació isotòpica per part de la RUBISCO). Així, hi ha un segon efecte causat directament per l'increment del CO_2 atmosfèric, que provoca l'empobriment isotòpic de la matèria vegetal (Feng i Epstein, 1995).

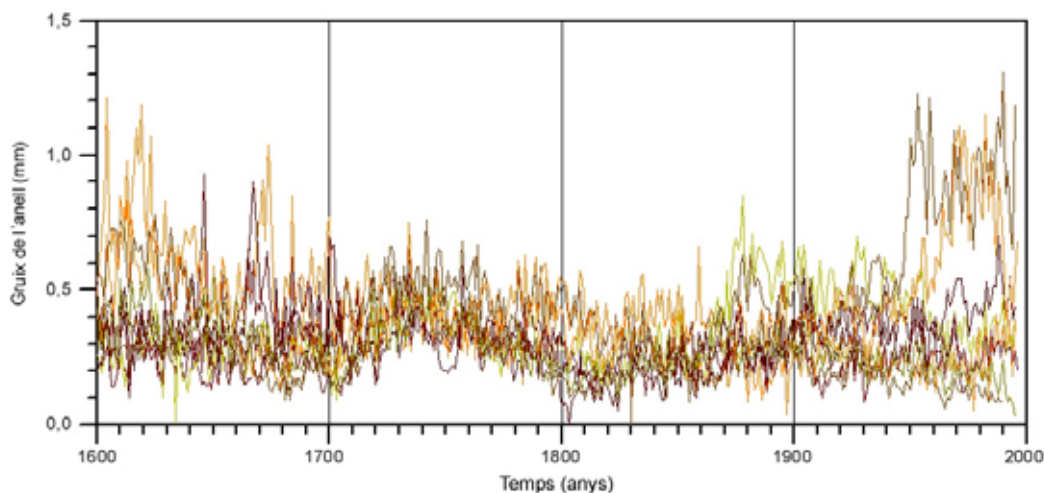


FIGURA 7. Representació de sèries de gruix d'anells (dades brutes), de deu arbres de pi negre, *Pinus uncinata*, dels quals s'ha extret una mostra al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, en un rang de altituds de 2.060-2.350 m.

També, addicionalment a les tendències a llarg termini descrites, degudes únicament a l'augment de la concentració de CO_2 a l'atmosfera, existeix en les sèries de $\delta^{13}\text{C}$ dels anells de creixement una variabilitat interanual que respon a altres variables ambientals, principalment a les meteorològiques. Com s'ha comentat més amunt, la $\delta^{13}\text{C}$ depèn directament de la discriminació isotòpica realitzada per la RUBISCO, la qual també es troba subjecta a l'obertura estomàtica, fenomen que regula la taxa de renovació del CO_2 a l'espai intercel·lular (Ehleringer *et al.*, 1993). Per tant, la $\delta^{13}\text{C}$ és un reflex de les condicions d'aridesa a les quals han estat exposats els arbres, ja que com més elevat és l'eixut, més temps romanen els estomes tancats i la RUBISCO incorpora tot el CO_2 de què disposa (empobrit i enriquit), ja que a l'espai intercel·lular la taxa de renovació de CO_2 és mínima, mentre que enfront de condicions favorables, els estomes poden estar oberts més temps i la RUBISCO pot discriminar en contra del $^{13}\text{CO}_2$ gràcies a la contínua disponibilitat de $^{12}\text{CO}_2$ (Farquhar *et al.*, 1982).

El que s'ha observat en les sèries estan-

darditzades de $\delta^{13}\text{C}$ mitjançant l'ajustament exponencial (Planells, 2003) és un augment de la variabilitat en la composició isotòpica al llarg del segle xx (vegeu la figura 3). Les desviacions estàndard mòbils (amb desplaçament anual) calculades amb finestres de vint anys, tant per a les sèries de pi roig com les de pi negre, presenten una tendència creixent significativa en tots dos casos ($r = 0,206$ i $p = 0,064$ per a *Pinus sylvestris*; $r = 0,514$ i $p < 0,01$ per a *Pinus uncinata*), que podria respondre a un increment de la variabilitat climàtica de les darreres dècades, és a dir, a la successió d'un major nombre d'esdeveniments extrems i contrastos meteorològics més accentuats entre anys consecutius.

En definitiva, en la composició isotòpica de carboni dels anells de creixement de les dues espècies estudiades, queda reflectit de manera bastant directa l'increment del CO_2 atmosfèric. També són enregistrades les conseqüències d'aquest augment, com ara els canvis en la variabilitat climàtica deguts a les alteracions en la circulació atmosfèrica global.

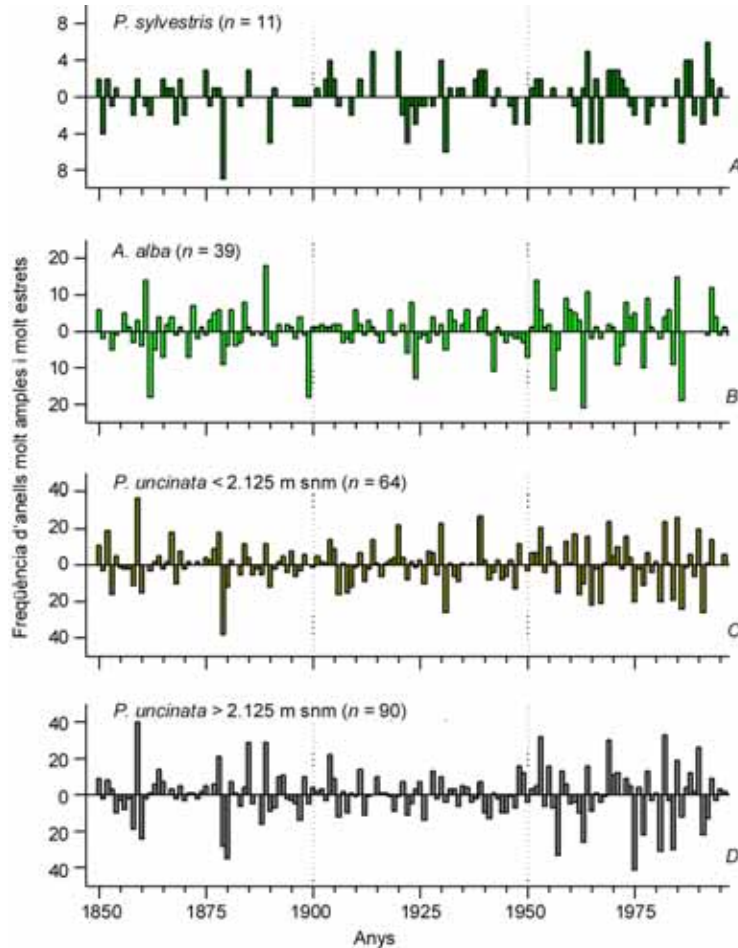


FIGURA 8. Distribució temporal de la freqüència d'anells característics. Es representen els anells molts estrets (gruix inferior a 1,5 desviacions estàndard; $< 1,5$ SD) amb barres per sota del zero. Els anells molt gruixuts (amplada dels anells superior a 1,5 desviacions estàndard; $> 1,5$ SD) per sobre de la línia zero. Els anells característics han estat quantificats en les sèries d'índexs de creixement (període 1850-1994) de pi roig, *Pinus sylvestris* (A); d'abet, *Abies alba*, (B) i pi negre, *Pinus uncinata*, en altituds inferiors (C) o superiors (D) de 2.125 m als Pirineus (Tardif *et al.*, 2003).

CANVIS FENOLÒGICS SOBRE EL CALENDARI D'ACTIVITAT I REPÒS DELS ARBRES

La majoria d'arbres i espècies llenyoses de les zones temperades i boreals aturen el creixement durant l'època desfavorable de tardor i hivern i el reprenen quan les condicions climàtiques tornen a ser favorables a la primavera i a l'estiu. Aquest pa-

tró anual d'activitat i repòs queda reflectit en l'estructura de la fusta que es va acumulant en forma de capes concèntriques que, en un tall transversal del tronc, es veuen com anells. En moltes espècies mediterrànies, com l'alzina (*Quercus ilex*), el garric (*Quercus coccifera*), el llentiscle (*Pistacia lentiscus*) o el pi blanc (*Pinus halepensis*), malgrat que formen anells de creixement, no acostumen a ser anuals i són molt difícils

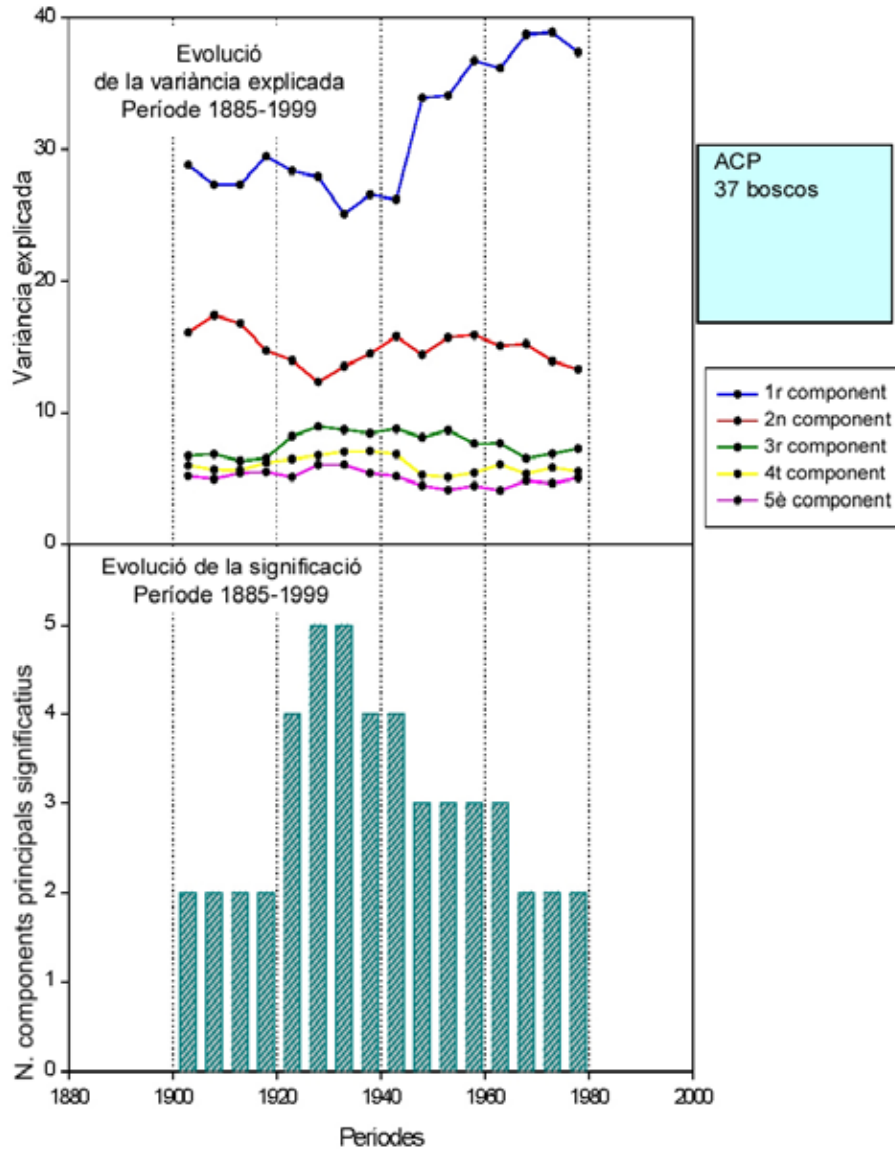


FIGURA 9. Resultats de l'anàlisi de components principals, ACP, realitzada amb les sèries de creixement en gruix amb mitjanes estandarditzades (cronologies) de trenta-set arbres repartits per l'est i nord peninsular. A la figura superior hi ha representada l'evolució de la variància explicada (%) per a cada component principal (CP) i subperíode. La variància explicada pel primer component, CPI, ha augmentat al llarg del temps. Interpretem que aquest CPI recull la variància comuna en el creixement de tots els arbres, la qual és deguda al senyal macroclimàtic que en sincronitza el creixement. A la figura inferior s'ha representat el nombre de components significatius per a cadascun dels subperíodes analitzats. Es pot observar que en les darreres dècades el nombre de components significatius és menor, però expliquen proporcionalment més variància (Andreu, 2002).

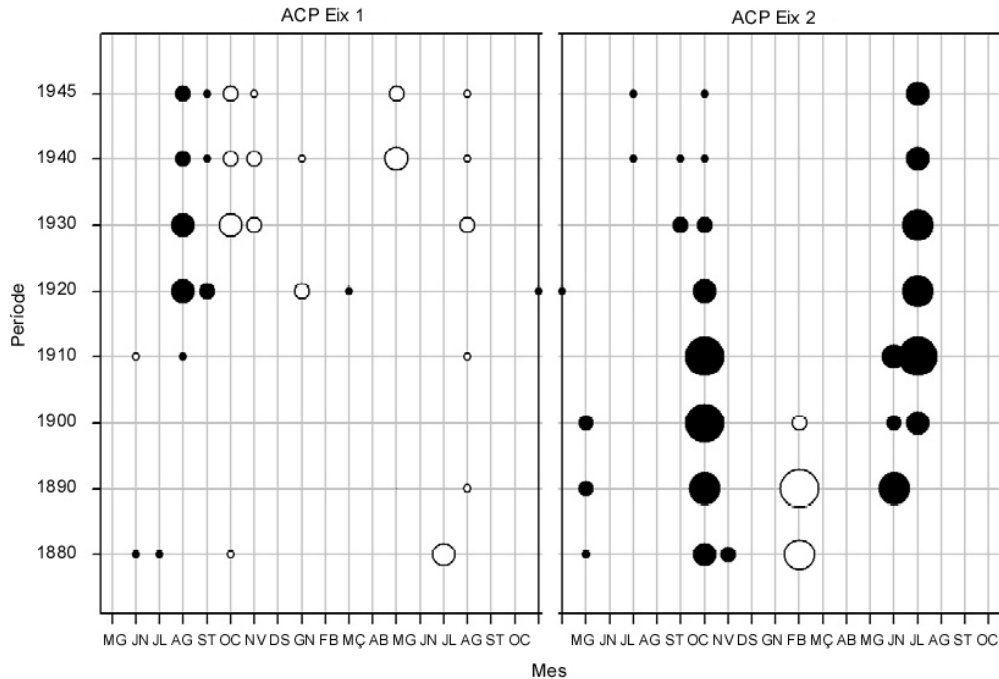


FIGURA 10. Canvis temporals en les correlacions entre els valors anuals dels dos primers components principals de creixement radial de pi negre, *Pinus uncinata*, i la temperatura mitjana als Pirineus centrals, Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Es mostren els coeficients de correlació per a períodes de cinquanta anys començant el 1880. La mida del símbol indica la significació (*p*-valor) de la correlació, del més petit al més gran: $p < 0,1$, $p < 0,05$, $p < 0,01$ i $p < 0,001$. El signe de la correlació s'ha indicat amb el color del símbol: blanc, correlació positiva; negre, correlació negativa. Els eixos horitzontals mostren els mesos analitzats des de maig de l'any anterior al de la formació de l'anell fins a l'octubre de l'any de creixement (Tardif *et al.*, 2003).

de datar, a causa de l'elevada variabilitat climàtica. Sota condicions de clima mediterrani, les espècies poden créixer durant tot l'any amb aturades més o menys llargues per la manca d'aigua o per les baixes temperatures, fet que denota l'origen subtropical de moltes d'aquestes. Aquest doble estrès climàtic al qual estan sotmeses les espècies mediterrànies —fred hivernal i eixut estival— queda reflectit també en canvis anatòmics de l'estructura de la fusta formada, fet que dificulta el reconeixement dels anells.

En aquest apartat es presenten els resultats del seguiment del creixement en gruix del pi blanc, *Pinus halepensis*, des de l'abril

de 1995 fins al febrer de 2002. Aquest estudi forma part d'un seguiment fenològic més complet que inclou diverses espècies llenyoses en tres localitats a Catalunya (Pirineus, Garraf i muntanyes de Prades) des del juliol de 1993 i que vàrem ampliar el 1995 amb altres espècies com ara el pi blanc.

Els objectius varen ser: *a*) posar de manifest el patró anual del creixement en gruix d'aquestes espècies, *b*) determinar les taxes de creixement i *c*) quantificar l'efecte del clima i de l'augment de les temperatures sobre l'activitat del càmbium. L'estudi es va dur a terme al Garraf, en una localitat propera al municipi de Begues que es va cremar l'any 1982. Vàrem seleccionar cinc individus

al vessant nord i cinc més al vessant sud i els vàrem instal·lar dendròmetres de banda a una alçada superior a 0,5 m de la base. Els registres de l'increment en gruix del tronc es van fer cada vint o trenta dies, depenent de l'època de l'any.

A la figura 4 es representa l'evolució anual de les taxes de creixement radial per a tots els anys d'estudi, a les quals s'ha ajustat una funció. Aquest ajust s'ha realitzat considerant el valor més alt de creixement, cosa que denota les millors condicions per al creixement, i considerant només els valors més baixos, és a dir, quan les condicions per al creixement són les pitjors del període. Les taxes de creixement radial màximes en condicions climàtiques favorables queden descrites per les corbes superiors i les taxes més baixes per les corbes inferiors. Per tant, les corbes ajustades només reflecteixen les condicions de mitjana per al període estudiat, d'abril de 1995 a febrer de 2002.

Com en el cas d'altres pins de zones més fredes però amb una clara influència mediterrània del clima, com el pi roig i el pi negre (Camarero *et al.*, 1998), el patró de creixement del pi blanc és clarament bimodal: mostren dos màxims de creixement, l'un a la primavera i l'altre a la tardor i cada any s'atura a l'hivern per l'efecte de les baixes temperatures. Regularment, els individus del vessant sud aturen el creixement a l'estiu, encara que en anys sense un estrès hídric molt sever poden continuar creixent. Al vessant nord, el creixement s'atura només si la sequera és molt intensa, per exemple, el 1995.

En aquesta mateixa figura 4 es mostra la relació de les taxes de creixement amb la temperatura mitjana (°C; cercles vermells) i la relació amb el quocient de la precipitació total dividida per la temperatura mitjana, P/TM (mm/°C; triangles verds) entre dies consecutius de mostreig (Ribas *et al.*, 2003). Aquest índex (factor termopluiomètric de Lang) resulta molt

útil per a l'estudi del clima mediterrani, especialment quan manquen dades ecofisiològiques, com ara l'evapotranspiració real (Fidalgo, 1988). L'índex relaciona les precipitacions, i les considera com a factor favorable per al creixement vegetal, amb la temperatura mitjana, factor que determina les pèrdues d'aigua per evapotranspiració.

Segons els nostres resultats, el pi blanc inicia l'activitat del càmbium (creixement radial) quan la temperatura mitjana supera els 8 °C (vegeu la figura 4, línia horitzontal; vegeu la figura 5), és a dir, el llindar que determina l'inici i també el cessament de l'activitat del càmbium és de 8 °C (vegeu la figura 5; Ribas *et al.*, 2003). Els resultats obtinguts en aquest seguiment mostren que el pi blanc, de la mateixa manera que la majoria de les espècies de coníferes, té com a únic mecanisme de control per a iniciar el seu creixement la temperatura.

En relació amb l'inici de l'activitat del càmbium s'ha detectat a partir dels registres del creixement radial i la seva relació amb la temperatura (dades diàries de l'estació meteorològica de Begues, a només 8 km de distància) que en els últims anys s'ha avançat l'inici del període de creixement. Efectivament, la temperatura llindar s'ha assolit abans en els darrers anys. Per tant, cal esperar que l'augment general de les temperatures afavoreixi un període de creixement més llarg. Com es pot apreciar a la figura 6, aquesta temperatura tan sols s'atenyia en el mes de març dels anys setanta i vuitanta, i esporàdicament durant el mes de febrer. També, les temperatures dels mesos de tardor (octubre, novembre i desembre) han pujat en les últimes dècades. Aquests canvis en les temperatures afavoreixen que el període del creixement del pi blanc sigui més llarg. Els efectes són més evidents sobre els processos (fisiològics i de creixement) i en les espècies que tenen una major dependència de la temperatura que del fotoperíode.

La situació descrita per al pi blanc al Garraf no és excepcional. L'escalfament gene-

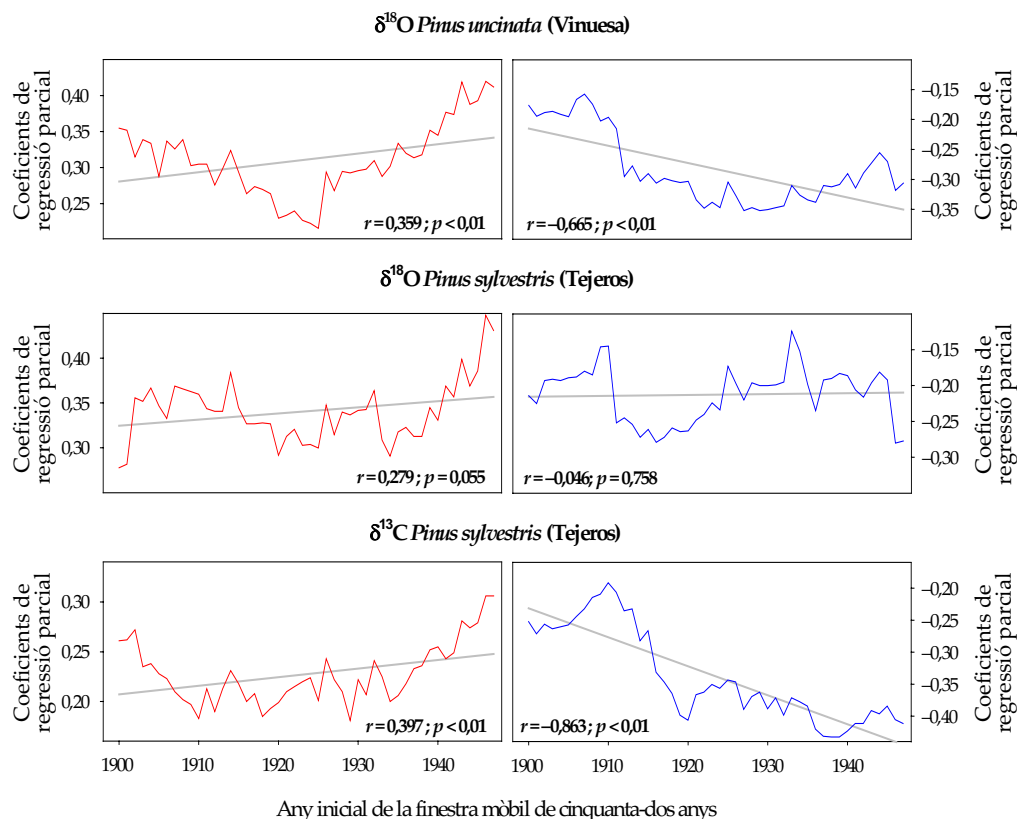


FIGURA 11. Evolució dels coeficients de regressió parcials corresponents a la temperatura mitjana (columna esquerra, línies vermelles) i la precipitació total (columna dreta, línies blaves) del quadrimestre maig-agost. Els coeficients han estat estimats al llarg de tot el segle XX amb regressions múltiples ortogonalitzades (vegeu el text per a més detalls) utilitzant una finestra mòbil de cinquanta-dos anys, on els *predictands* utilitzats han estat les $\delta^{18}\text{O}$ de *Pinus uncinata* i *Pinus sylvestris* i la $\delta^{13}\text{C}$ de *Pinus sylvestris*. Tots els valors dels coeficients de regressió parcials representats són significatius al 95 %. Les línies de tendència ajustades són significatives al 99 % en tots els casos, llevat del de la $\delta^{18}\text{O}$ per a *Pinus sylvestris*, que és significativa al 90 % per al cas de la temperatura, i no significativa per al de la precipitació (Planells, 2003).

ral provoca l'allargament de l'estació favorable per al creixement de les plantes i l'activitat dels animals i modificacions en el calendari anual d'activitat i repòs (fenologia) dels organismes (Menzel i Fabian, 1999; Inouye *et al.*, 2000). Com a conseqüència d'aquestes modificacions en els calendaris, en alguns ecosistemes s'han detectat desajustos en les interaccions tròfiques (Harrington *et al.*, 1999).

Al nostre país s'han detectat canvis significatius en el creixement i la fenolo-

gia d'espècies vegetals i animals com a resposta de l'augment de temperatura i l'allargament del període favorable de creixement (Peñuelas i Filella, 2001; Dolsa i Albarán, 1998). En algunes espècies dioiques, com *Pistacia lentiscus*, hem detectat un augment del nombre dels fruits no fecundats (de color roig) sobre els fruits fecundats (de color negre; dades no publicades). Atribuïm aquesta desproporció a un desajust de la floració dels individus masculins i dels femenins.

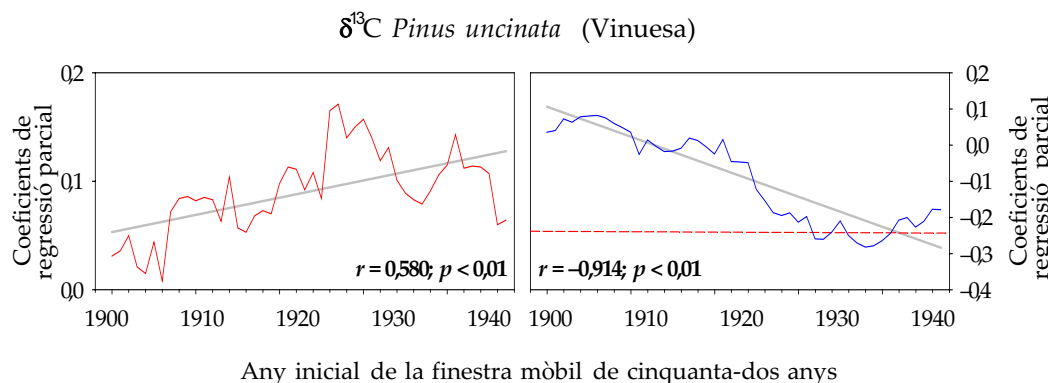


FIGURA 12. Evolució dels coeficients de regressió parcials corresponents a la temperatura mitjana (esquerra, línia vermella) i la precipitació acumulada (dreta, línia blava) del quadrimestre maig-agost. Els coeficients han estat estimats al llarg de tot el segle XX amb regressions múltiples ortogonalitzades (vegeu el text per a més detalls) utilitzant una finestra mòbil de cinquanta-dos anys, i essent la $\delta^{13}\text{C}$ de *Pinus uncinata* el *predictand* de l'anàlisi. Els valors dels coeficients de regressió parcials corresponents a la temperatura no són significatius en cap cas, però els coeficients de la precipitació esdevenen significatius a la segona meitat del segle XX (la línia discontinua representa el nivell de significació al 95 % per sota del qual els coeficients són significatius). Les línies de tendència ajustades són significatives al 99 % en tots dos casos (Planells, 2003).

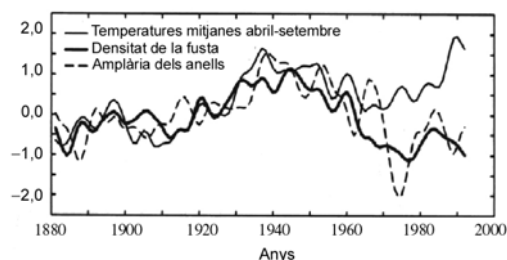


FIGURA 13. El gruix dels anells (línia discontinua) i la densitat de la fusta (línia més gruixuda) mostren una tendència decreixent en les últimes dècades. Contràriament, les temperatures d'abril a setembre presenten una tendència ascendent. Dades de l'Institut Federal Suís de Recerca Forestal, Nival i Paisatgística (WSL, Birmensdorf) corresponents a la mitjana de quatre-centes cronologies d'arbres vius de la zona boreal de l'hemisferi nord. Des de 1960 la densitat màxima de la fusta i el gruix dels anells no es corresponen amb la tendència ascendent de l'augment de temperatura.

EL CREIXEMENT DELS ARBRES COM A REGISTRES DEL CLIMA

L'efecte del canvi climàtic sobre el creixement dels arbres es pot analitzar utilitzant la

informació continguda en les sèries d'anells de creixement anual, però tal com ja s'ha comentat, cal extreure i destriar la informació prèviament segons l'objectiu de l'estudi. Per tant, per a posar de manifest quin és l'efecte del clima primer hem d'obtenir un nombre de sèries representatives d'una localitat determinada, i després hem d'establir la sèrie mestra o cronologia fent comparables les sèries dels diferents arbres, tot estandarditzant-les i, finalment, hem de posar de manifest quines són les variables climàtiques que tenen efectes significatius sobre el creixement.

Per a l'estandardització hem fet servir una funció *spline* (Cook i Peters, 1981; Cook i Kairiukstis, 1990). El grau de suavitzat de la funció *spline* l'hem fixat en un 50 % de la freqüència de resposta de trenta-dos anys per ressaltar la variació d'alta freqüència. Aquesta transformació de les sèries de creixement, a més d'eliminar la tendència deguda a l'edat, també filtra altres canvis en el creixement que no estan relacionats amb el clima. Sobretot, és adient quan els

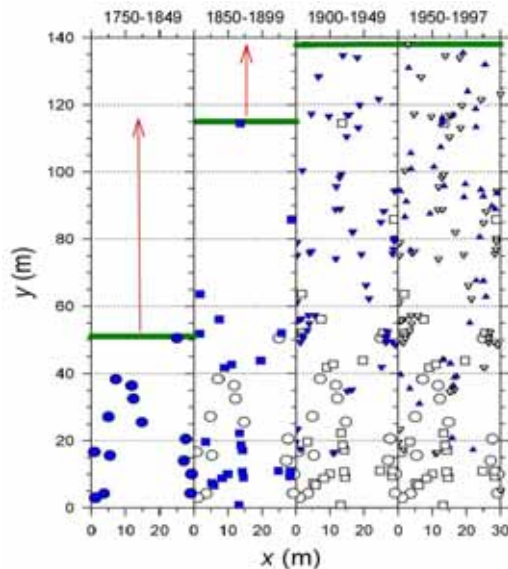


FIGURA 14. Posició del límit de l'arbre (línia gruixuda de color verd) des de 1.750 m al Tessó de Son (altitud, 2.330 m, Pirineu central). Els diferents símbols representen arbres que s'han establert amb èxit a cadascun dels intervals de temps reconstruïts per a aquesta localitat. La unitat de mostreig que hem utilitzat en aquest tipus d'estudi és una parcel·la de 140 × 30 m. El costat més llarg travessa tot l'ecotó des de l'interior del bosc (part inferior) fins als prats alpins (part superior) seguint l'eix altitudinal (modificat de Camarero i Gutiérrez, 2003).

arbres experimenten variacions en el creixement a causa de la competència amb els veïns. La diferència entre els valors predits per la funció i els reals és una nova sèrie anomenada d'*índexs de creixement*, amb mitjana constant.

Les sèries d'índexs encara conserven l'efecte que té el creixement d'un any sobre el creixement d'anys posteriors. És a dir, que no són observacions independents, condició necessària per a moltes anàlisis estadístiques (Monserud, 1986). Per aquesta raó, les sèries d'índexs han estat filtrades de nou amb models autoregressius. Aquest tractament estadístic proporciona les sèries residuals d'índexs de creixement que

són amitjanades per establir la cronologia de cada lloc. Hem fet servir una mitjana robusta, per tal de ponderar l'efecte dels valors de creixement fora de rang (*mitjana robusta bponderada*; Cook, 1985).

Variabilitat de les sèries de creixement

Atès que el clima canvia al llarg del temps, el creixement dels arbres també mostra una variabilitat temporal, reflex de la influència del clima. Així, podem quantificar la variabilitat recent en les sèries d'anells deguda al canvi climàtic actual en relació amb els canvis o episodis climàtics del passat. Així, un període d'estabilitat en les sèries de creixement (variància baixa) al llarg d'un període de temps pot indicar una relaxació de l'estrès climàtic. A la figura 7 es representen les sèries del gruix dels anells (dades brutes) de deu arbres. Es poden apreciar els canvis acusats en el rang de creixement.

Les anàlisis de la variabilitat de les sèries de creixement es poden fer de diverses maneres: *a*) quantificant els anells característics (per exemple, anells molt prim, molt amples o anatòmicament singulars); *b*) calculant la variabilitat interanual o índex de sensibilitat mitjana; *c*) calculant la variància de les sèries per períodes; *d*) mitjançant coeficients de correlació entre sèries i *d*) amb tècniques d'anàlisi multivariant. Amb les dues últimes tècniques es posa de manifest, a més, el grau de similitud (o sincronització) entre sèries situades en diferents punts a l'espai (localitats) i també al llarg del temps si es fa per subperíodes.

Com a exemple de sèries d'anells característics, presentem les obtingudes per a un conjunt de cronologies establertes amb més de dos-cents arbres corresponents a tres espècies: pi roig (*Pinus sylvestris*), avet (*Abies alba*) i pi negre (*Pinus uncinata*) al Pirineu, al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de

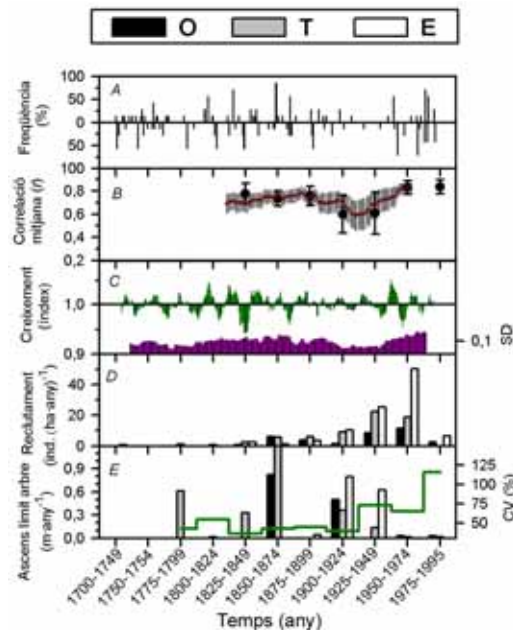


FIGURA 15. Relacions entre el creixement radial (A-C), el reclutament (D) dins tres ecotons (O, T i E) i la taxa d'ascens màxima (E) en aquestes tres localitats del Pirineu central. A) Freqüència relativa d'anells amples ($> +1,5$ SD; valors per sobre de zero) i estrets ($< -1,5$ SD; valors per sota del zero), estandarditzats, per a les set cronologies subalpines del pi negre, *Pinus uncinata* (mostra = 177 testimonis de fusta, 7 cronologies). B) Mitjana (\pm SD) de les correlacions (Pearson r ; $n = 21$) entre les set cronologies per als intervals fixos de vint-i-cinc anys que apareixen a l'eix comú (punts negres grossos) i per a intervals mòbils de vint-i-cinc anys (punts negres petits). C) Mitjana i desviació estàndard (SD) del gruix dels anells anuals de creixement de les set cronologies. D) Reclutament de nous individus als ecotons (O, T, E). E) Taxa màxima d'ascens als ecotons estudiats (barres) i estima de la variabilitat mitjana anual de la temperatura (línia; CV, coeficient de variació per a cada període basat en la reconstrucció de les temperatures fetes per a l'estany Redó per al període 1781-1995). Els colors de les barres dels gràfics D i E corresponen a les diferents localitats estudiades. Malgrat que el reclutament de nous individus ha augmentat, sobretot a la segona meitat del segle XX, no s'ha produït un avenç del límit del bosc (Camarero i Gutiérrez, 2003).

Sant Maurici (vegeu la figura 8; Gutiérrez *et al.*, 1998; Tardif *et al.*, 2003). La figura representa la freqüència d'anells molts estrets (gruix inferior a 1,5 desviacions estàndard;

$< 1,5$ SD) i la freqüència dels anells molt gruixuts (amplada dels anells superior a 1,5 desviacions estàndard; $> 1,5$ SD). Es pot comprovar que la freqüència d'anells extremament estrets o molt amples també ha augmentat en les últimes dècades. Atribuïm aquest increment de la variabilitat en el creixement dels arbres a un augment de la variabilitat climàtica que, al seu torn, ha provocat també un creixement anual més sincrònic en els arbres i, molt particularment, en els que creixen a una major altitud. Igualment, la variabilitat en les sèries d'isòtops augmenta de manera significativa (vegeu la figura 3), tal com s'ha argumentat més amunt.

L'anàlisi de components principals (ACP) l'hem feta amb la matriu de correlacions sobre un conjunt de trenta-set cronologies repartides per la meitat nord-est peninsular. El període analitzat, des de 1885 fins a 1999, es va tractar agafant subperíodes de trenta anys amb un desplaçament de cinc anys. Cada punt a la figura 9 representa la variància explicada dels diferents components o eixos. A la figura inferior s'ha representat el nombre de components que són significatius en cadascuna de les anàlisis (vegeu la figura 9). Per a cada subperíode els valors de la variància explicada per als diferents components recullen un determinat percentatge de la variància total entre cronologies, que és major per al primer eix i va disminuint successivament en el segon, tercer, etc. (Andreu, 2002). Aquesta anàlisi permet visualitzar de manera gràfica i sintètica la similitud o diferència entre totes les cronologies, i posar de manifest els eixos principals de variabilitat al llarg del temps. La representació per a períodes successius de la variància ens permet veure com canvia la variància comuna de les sèries de creixement.

En aquest tipus d'anàlisi, la variància explicada pel primer component s'interpreta com el percentatge de variabilitat comuna en el creixement de totes les cronologies,

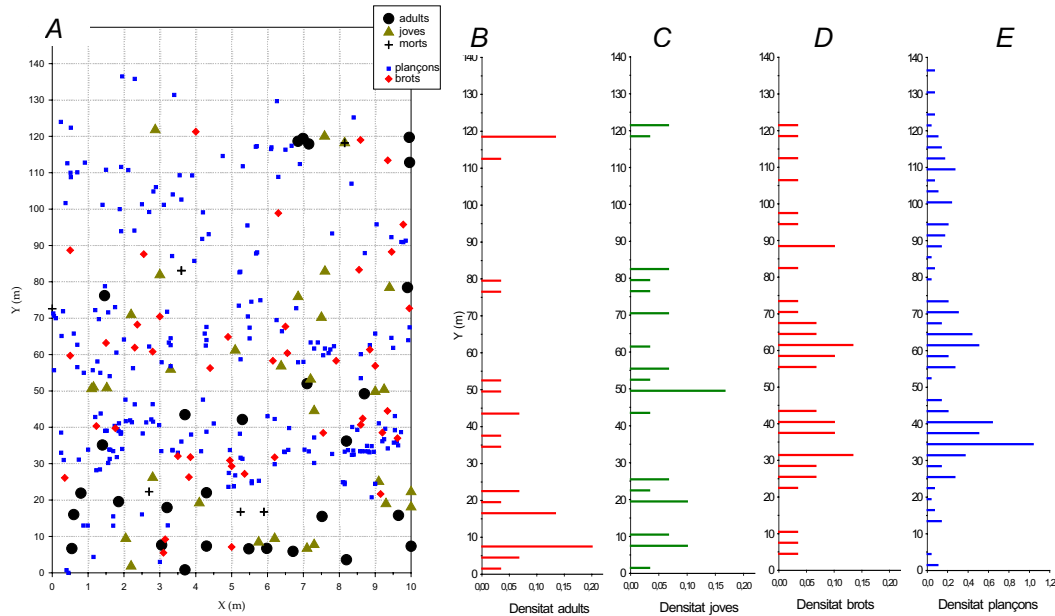


FIGURA 16. Distribució espacial dels diferents tipus d'individus del límit del bosc del pi negre, *Pinus uncinata*, al bosc Gran (Meranges, Cerdanya). Cercles: adults; triangles: joves; rombes: pinetons; quadrats: plançons; creus: morts. Es representen les densitats (individus/m²) al llarg de l'eix altitudinal (Y) d'adults (B), joves (C), pinetons (D) i plançons (E), respectivament.

la qual està determinada per les condicions macroclimàtiques. La figura 9 mostra que en les darreres dècades la variància comuna explicada ha augmentat de manera significativa, i el nombre de components significatius només és de dos, mentre que per a períodes anteriors al segle xx el nombre de components és major. Aquests resultats indiquen que durant la segona meitat del segle xx el clima ha estat més limitant per als arbres, i sincronitza les variacions anuals del seu creixement. Tanmateix, durant la major part de la primera meitat del segle xx les condicions climàtiques varen ser més benèvols. Les cronologies de pi negre (*Pinus uncinata*) de major altitud (> 2.000 m) són les que millor reflecteixen aquesta tendència, cosa que es deu a un menor impacte de les perturbacions locals d'origen antròpic (resultats no mostrats).

Els períodes en els quals existeix una esta-

bilitat en el creixement (baixa variància explicada, com ara, durant la primera meitat del segle xx) indiquen unes condicions climàtiques més favorables per al creixement, de manera que prenen importància els factors locals (topografia, substrat, competència...) i es necessita un major nombre de components per a explicar una variància total semblant.

Als boscos subalpins de pi negre, aquests períodes climàtics favorables i estables han portat a un ascens del límit del bosc fins a la segona meitat del segle xx (Camarero i Gutiérrez, 2003). Aquestes condicions climàtiques favorables i estables han permès als arbres dels boscos subalpins créixer més en altitud i augmentar la densitat d'arbres dins l'ecotò bosc/prats alpins (Camarero i Gutiérrez, 2003). Tot i així, un clima favorable (augment de les temperatures) però

molt inestable (augment de la variabilitat climàtica) pot comportar un major estrès climàtic, tal com demostra l'aparició d'estrès per sequera en arbres dels boscos boreals (Barber *et al.*, 2000) o el desajust de les relacions clima-creixement (Briffa *et al.*, 1998) que han constituït la base de múltiples reconstruccions dendroclimàtiques.

INESTABILITAT DELS REGISTRES DENDROCRONOLOÒGICS AMB EL CLIMA

Relacions creixement-clima

El canvi climàtic afecta de molt diverses maneres el creixement i el desenvolupament dels arbres. En principi, un augment de temperatura pot produir un major creixement, atès que la temperatura exerceix un efecte positiu sobre les taxes de creixement dels arbres si no hi ha manca d'aigua. Així succeeix efectivament en algunes zones (Alekseev i Soroka, 2002), però en d'altres els resultats són diferents (Barber *et al.*, 2000).

Per posar de manifest les relacions creixement-clima, primer vàrem calcular vuit ACP basades en les sèries de creixement de *Pinus uncinata* al Parc Nacional d'Aigües-tortes i Estany de Sant Maurici, per a diferents períodes temporals de cinquanta anys, començant el 1880 i decalats deu anys, excepte l'últim subperíode: 1880-1929, 1890-1939, 1900-1949, 1910-1959, 1920-1969, 1930-1979, 1940-1989 i 1945-1994 (vegeu la figura 10). Per estimar les relacions creixement-clima vàrem fer servir el primer i el segon components en lloc de les cronologies, ja que tots els arbres presentaven un elevat percentatge de variabilitat en comú. El primer component (CPI) representa la variabilitat en comú deguda al senyal macroclimàtic, i el segon separa les cronologies segons la seva altitud, tot seguint el gradi-

ent de temperatura associat (Gutiérrez *et al.* 1998; Tardif *et al.*, 2003). Després, vàrem calcular les correlacions dels dos primers components principals amb les temperatures, usant l'índex r de Pearson. Les temperatures emprades són la mitjana regional per mesos obtingudes a partir de les dades de les estacions següents: Viella, Arties, Tredòs, Cabdella i pic del Migdia (vegeu la figura 10).

En general, les relacions clima-creixement de *Pinus uncinata* als Pirineus centrals són molt diferents entre la primera i la segona meitats del segle xx (vegeu la figura 10). Com es pot veure, les correlacions amb el primer component són molt baixes durant la primera meitat del segle xx però no durant la segona. Això vol dir que les condicions macroclimàtiques han pres més importància i s'han tornat més limitants per al creixement des de mitjan segle xx. Les correlacions amb el segon component del creixement, que representa el gradient altitudinal, es comporten justament de manera contrària; a principis i mitjan segle xx el gradient altitudinal era molt fort però durant la segona meitat del segle xx es relaxa i es perd la influència de les variables climàtiques sobre el creixement. Així mateix, les clàssiques relacions positives del creixement radial (en aquest estudi representat pel primer component) i la temperatura mitjana de l'octubre anterior a l'any de creixement no serien importants fins al període 1930-1979, és a dir, quan la majoria d'anys estudiats corresponen a la segona meitat del segle xx. Un resultat similar s'observa amb les temperatures de maig de l'any de creixement, que es tornen importants a partir de 1940-1989. Les relacions amb els valors del segon component destaquen per la presència de relacions negatives amb les temperatures de juliol de l'any de creixement, que podrien indicar un cert estrès hídric, especialment intens a partir de 1910.

Relacions de la signatura isotòpica amb el clima

En aquest apartat comentarem alguns aspectes sobre com ha estat determinada la composició isotòpica del carboni 13 ($\delta^{13}\text{C}$) i de l'oxigen 18 ($\delta^{18}\text{O}$) per a les condicions climàtiques. Les anàlisis s'han fet al llarg del temps per determinar, com en el cas del creixement en gruix, si es manté l'estabilitat en la relació clima - signatura isotòpica. L'estudi l'hem dut a terme amb sèries de pi negre i pi roig en dues localitats del sector nord del Sistema Central (Planells, 2003; vegeu l'apartat sobre CO_2 i el registre isotòpic més amunt).

Les anàlisis estadístiques dutes a terme han posat de manifest que les signatures isotòpiques del carboni 13 ($\delta^{13}\text{C}$) i de l'oxigen 18 ($\delta^{18}\text{O}$) reflecteixen la temperatura mitjana i la precipitació total dels mesos de maig a agost (Planells, 2003). S'ha arribat a aquests resultats mitjançant l'establiment de regressions múltiples ortogonalitzades (Fritts, 1976) en què les variables meteorològiques quadrimestrals de l'estació de Sòria han constituït els *predictors* i la signatura isotòpica, el *predictand*, per cadascuna de les espècies. S'han fet rèpliques d'aquestes regressions múltiples, prenent mostres a l'atzar amb reposició (mètode del *bootstrap*; Efron, 1979) i així s'han determinat intervals de confiança per als coeficients de regressió parcials i, en conseqüència, la seva significació estadística.

Aquestes regressions múltiples s'han calculat per a períodes de cinquanta-dos anys, amb un any de desplaçament, al llarg de tot el segle xx. Els resultats mostren com els coeficients de regressió parcial per a les temperatures i precipitacions del quadriestru maig-agost augmenten significativament (en valor absolut) al llarg del segle xx (vegeu la figura 11), sobretot pel que fa a les temperatures. Aquest resultat suggereix que els factors ambientals que havien estat

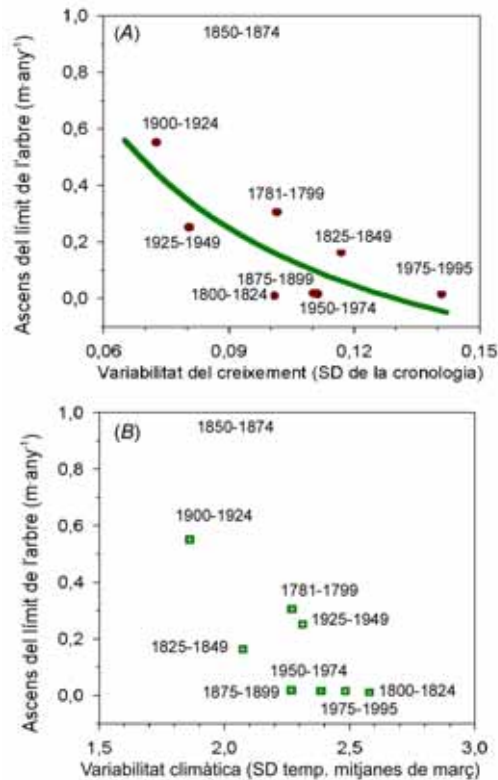


FIGURA 17. Relació negativa entre l'avenç del límit de l'arbre i la variabilitat del creixement dels arbres (gràfic superior). El mateix tipus de relació s'observa amb la variabilitat climàtica representada per la desviació estàndard (SD) de les temperatures mitjanes del mes de març (Camarero i Gutiérrez, 2003).

favorables a finals del segle xx ara esdevenen limitants, i fa que es perdi l'augment de la resposta a aquests factors, i a causa de la influència d'altres variables.

En el cas de la $\delta^{13}\text{C}$ per al pi negre a Vinuesa, no es va trobar cap relació significativa amb les variables meteorològiques de maig a agost quan la regressió múltiple fou calculada emprant les dades de tot el segle xx. Però en fer el mateix càlcul amb subperíodes de cinquanta-dos anys amb un any de desplaçament, s'ha trobat, de nou, un augment dels coeficients de regressió parcials que, per al cas de la precipitació, arriben a

ser significatius al 95 % a finals de segle (vegeu la figura 12). Aquest resultat corrobora la hipòtesi del paràgraf anterior, i mostra també com un canvi envers un clima més restrictiu provoca una major sincronització del creixement entre poblacions i espècies. Efectivament, la relació entre la $\delta^{13}\text{C}$ de *Pinus uncinata* a Vinuesa i les variables meteorològiques ha canviat al llarg del segle xx, atès que l'assimilació dels isòtops de $\delta^{13}\text{C}$ té tendència a respondre a aquells factors que més limiten el creixement (la meteorologia de maig a agost).

Així, a les dues localitats del Sistema Ibèric estudiades s'observa una uniformització de la resposta dels arbres al clima, que queda reflectida en la seva composició isotòpica, fet que corrobora la cada vegada més elevada sincronització del creixement entre els diferents boscos de l'est i nord peninsulars.

EFFECTES SOBRE LA DENSITAT DE LA FUSTA

Segons dades de l'Institut Federal Suís de Recerca Forestal, Nival i Paisatgística, WSL (vegeu la figura 13) que concorden amb els obtinguts per Briffa *et al.* (1998), la densitat de la fusta i el creixement dels arbres mostren tendències divergents en relació amb l'augment de les temperatures en les zones temperades-fredes de l'hemisferi nord (vegeu la figura 13). A l'espai, aquesta tendència s'estén per àmplies zones d'Euràsia i Amèrica del Nord (Briffa *et al.*, 1998).

Aquest fet podria explicar-se perquè s'hauria sobrepassat el llindar òptim de resposta a l'escalfament; aquestes poblacions responen de manera negativa a un major estrès hídric, fins i tot a latituds elevades (Barber *et al.*, 2000). També, la disminució de densitat de la fusta podria tenir implicacions profundes en el funcionament i en l'estructura dels boscos, ja que

s'afavoriria una descomposició més ràpida per part dels organismes. Addicionalment, l'activitat dels descomponedors també es veuria accelerada per les temperatures més altes.

L'ECOTÒ BOSCOS SUBALPINS/PRATS ALPINS ALS PIRINEUS

Les poblacions d'arbres, als marges de la seva distribució són molt sensibles a la variabilitat climàtica (Tranquillini, 1979; Brubaker, 1986). Per aquesta raó, la zona de transició o ecotò (Van der Maarel, 1990) entre el límit altitudinal del bosc i els prats alpins és un bon monitor dels canvis globals del sistema (Kullman, 1979; Payette i Filion, 1985; Lavoie i Payette, 1992; Slatyer i Noble, 1992; Weisberg i Baker, 1995; Lloyd, 1996). L'ecotò, pròpiament dit, és l'àrea compresa entre el límit del bosc (zona boscosa densa a major altitud) i el límit de l'arbre (altitud màxima a la qual es troben arbres amb un tronc principal de dos metres d'alçada).

Actualment, l'interès científic està centrat en la taxa d'ascens del límit del bosc deguda al canvi climàtic, als canvis d'ús del sòl, a l'augment en la concentració de diòxid de carboni i a l'increment de les deposicions de nitrogen. En els nostres estudis ens centrem fonamentalment en els efectes que té el canvi climàtic (augment de les temperatures i de la variabilitat del clima), i el canvi en els usos del sòl a causa d'un descens de les activitats ramaderes i agrícoles tradicionals als Pirineus (Bas *et al.*, 1994; Bringue, 1995).

El canvi climàtic i els canvis en els usos del sòl impliquen modificacions diferents de les condicions en les quals es desenvolupen les poblacions i, per tant, es produeix un canvi en la dinàmica demogràfica d'aquestes poblacions i, com a resultat, en l'estructura general del paisatge on s'ubiquen (Kullman, 1990; Lavoie i Payette, 1994; Szeicz i Macdonald, 1995; Lloyd,

1996). Els límits forestals altitudinals no pertorbats localment per l'home es localitzen on les condicions climàtiques són tan severes que no permeten el creixement de vegetals amb port arbori. Per això, una modificació deguda a perturbacions locals (pastura, tales, incendis) en les condicions en les quals es troben pot tenir efectes importants en la seva estructura i dinàmica. L'estudi d'aquests canvis és important per a determinar l'efecte que aquests poden tenir sobre la biodiversitat dels ecotons alpins i les comunitats supraforestals (Camarero i Gutiérrez, 1999). Poder predir l'evolució dels ecotons boscos subalpí/prats alpins es converteix també en una eina de gestió molt important per a preservar els hàbitats i les comunitats supraforestals alpines, alguns relictuals i restringits a pics aïllats, i que podrien ser envaïts pels boscos subalpíns.

Malgrat els augments espectaculars de temperatura que s'han produït en el Pirineu central (Bücher i Dessens, 1991), el límit de l'arbre de l'ecotò boscos/prats alpins en diversos llocs del Pirineu no s'ha desplaçat a cotes superiors en els últims cinquanta anys (vegeu la figura 14; Camarero i Gutiérrez, 2003). Les primeres hipòtesis formulades pronosticaven un avenç del límit de l'arbre a causa de l'escalfament global, ja que el període favorable per al creixement seria més llarg a les zones d'elevades altituds i latituds. Aquesta hipòtesi s'ha comprovat en alguns llocs de latituds elevades on el bosc ha avançat cap a la tundra (Kullman, 2000). Els nostres resultats, després d'estudiar diversos llocs no pertorbats recentment per activitats humanes als Pirineus, demostren que els límits del bosc i de l'arbre no s'han desplaçat a cotes superiors durant la segona meitat del segle xx (vegeu les figures 14 i 15). El que sí que ha augmentat és la densitat d'arbres dins de l'ecotò bosc subalpí/prats alpins.

Les anàlisis estadístiques que hem realit-

zat amb les variables climàtiques posen de manifest que la variabilitat del clima es relaciona de manera inversa amb l'ascens del límit del bosc i, per tant, amb l'establiment amb èxit dels nous individus (vegeu la figura 16). Així mateix, hem demostrat que hi ha una relació inversa i significativa entre l'ascens del límit de l'arbre i el creixement (vegeu la figura 16). Els arbres que s'estableixen fora de l'àrea d'influència (microclima) que generen els arbres grans o les formes arbustives d'arbres (*krummholz*) moririen per manca de la protecció necessària. Aquesta interacció positiva (facilitació) acostuma a produir-se en ambients durs com els que es donen en cotes elevades. Si aquesta interacció positiva afecta la dinàmica de l'ecotò en relació amb la principal pertorbació, el clima, la resposta de l'ecotò al canvi climàtic actual pot ser no lineal i pot afectar la flora alpina de manera sobtada, atès que espècies com el pi negre són potencialment bones invasores.

Actualment, els nostres esforços se centren a comparar l'estructura i la dinàmica d'un grup d'ecotons representatius al llarg dels Pirineus, incloent-hi llocs pertorbats localment per l'home (ramaderia, tales, incendis) i llocs no pertorbats localment però afectats pel canvi climàtic regional, per quantificar la influència del canvi climàtic i d'usos del sòl sobre l'ascens del límit altitudinal del bosc. La figura 17 mostra els resultats preliminars del patró espacial en un ecotò no pertorbat localment situat a Meranges, a la Cerdanya. Es poden apreciar les ones de colonització descrites per la densitat dels plançons de pi negre al llarg de l'eix altitudinal. Aquest mateix patró ja va ser descrit en altres límits de boscs distants i topogràficament molt diferents, però també poc afectats per activitats humanes locals, com Las Cutas (Ordesa) (Camarero i Gutiérrez, 1999). És aquest patró espacial un indicatiu de l'avenç natural del límit a causa únicament d'efectes climàtics?

AGRAÏMENTS

La recerca ha estat finançada gràcies als projectes següents:

Respuestas fisiológicas, anatómicas y morfológicas de las especies leñosas del encinar en un gradiente atlántico-mediterráneo. Núm. ref.: CICYT FOR91-0689. Ministeri d'Educació i Ciència. 1992-1994.

Reconstrucciones dendroclimáticas y efecto del aumento de temperatura durante los últimos cien años en el límite superior del bosque de Pinus uncinata. Núm. ref.: AMB95-0160 CICYT del Programa Nacional del Pla Nacional de R+D. 1995-1998.

Projecte europeu: ForMAT *Sensitivity of tree-growth to climate change and growth modelling from past to future*. Contracte núm.: ENV4-CT97-0641. 1998-2001.

Vulnerabilidad del paisaje supraforestal pirenaico frente al ascenso del límite superior del bosque. Ref. REN2002-04268-02-021/ELO del Programa Nacional del Pla Nacional de R+D+I. 2002-2005.

Projecte europeu: ISONET *400 years of annual reconstructions of European climate variability using a high resolution ISOTopic NETwork*. Contracte núm.: EVK2-2001-00237. 2002-2005.

El doctor Jacques Tardif va treballar amb nosaltres gràcies a una beca del Programa de Cooperació Catalunya-Quebec.

REFERÈNCIES

- ALEKSEEV, A. S.; SOROKA, A. R. (2002). «Scots pine growth trends in northwestern Kola peninsula as an indicator of positive changes in the carbon cycle». *Climatic Change*, vol. 55, pàg. 183-196.
- ANDREU, L. (2002). *Anàlisi de la variabilitat espai-temporal del creixement anual de tres espècies de pi a l'est i nord peninsulars*. Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Departament d'Ecologia. [Trellat d'investigació realitzat per la obtenció de la Titulació en Estudis Avançats en Ecologia]
- BARBER, V. A.; JUDAY, G. P.; FINNEY, B. P. (2000). «Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress». *Nature*, vol. 405, pàg. 668-672.
- BAS, J. (1993). *Les pastures supraforestals a la Vall Ferrera i la Vall de Cardós (Pallars Sobirà)*. Valoració de la capacitat ramadera de les pastures de Lladorre. Universitat de Lleida, Escola Tècnica d'Agricultura. [M. Sc. Tesi]
- BOSCH, O.; GUTIÉRREZ, E. (1999). «La sucesión en los bosques de *Pinus uncinata* del Pirineo. De los anillos de crecimiento a la historia del bosque». *Ecología*, vol. 13, pàg. 133-171.
- BRIFFA, K. R.; SCHWEINGRUBER, F. H.; JONES, P. D.; OSBORN, T. J.; SHIYATOV, S. G.; VAGANOV, E. A. (1998). «Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes». *Nature*, vol. 391, pàg. 678-682.
- BRINGUE, G. M. (1995). *Comunitats i bens comunals als Pallars Sobirà, segles XV-XVIII*. Barcelona: Universitat Pompeu Fabra, Departament d'Història. [Tesi doctoral]
- BRUBAKER, L. B. (1986). «Responses of tree populations to climatic change». *Vegetatio*, vol. 67, pàg. 119-130.
- BÜCHER, A.; DESSENS, J. (1991). «Secular trend of surface temperature at an elevated observatory in the Pyrenees». *Journal of Climate*, vol. 4, pàg. 859-868.
- CAMARERO, J. J. (2000). *Growth and regeneration patterns and processes in Pinus uncinata Ram. treeline ecotones in the Pyrenees and in an isolated population in the Western distribution limit in Spain*. Universitat de Barcelona. [Tesi doctoral]
- CAMARERO, J. J.; GUERRERO-CAMPO, J.; GUTIÉRREZ, E. (1998). «Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees». *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, vol. 30, pàg. 1-10.
- CAMARERO, J. J.; GUTIÉRREZ, E. (1999). «Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish Central Pyrenees». *Écoscience*, vol. 6, pàg. 451-464.
- (2003). «Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees». *Climatic change*. [En premsa]
- CARRERAS, J.; CARRILLO, E.; MASALLES, R. M.; NINOT, J. M.; SORIANO, I.; VIGO, J. (1995). «Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees». *Bull. Soc. Linn. Provence*, vol. 47, pàg. 27-36.
- COOK, E. R. (1985). *A time series analysis approach to tree-ring standardization*. Tucson: University of Arizona, Lab. of Tree-Ring Research. [Tesi doctoral]
- COOK, E. R.; KAIRIUKSTIS, L. A. (1990). *Methods of dendrochronology*. Boston: Kluwer Academic Publishers.
- COOK, E. R.; PETERS, K. (1981). «The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies». *Tree-Ring Bulletin*, vol. 41, pàg. 45-53.

- DOLSA, A. G.; ALBARÁN, M. T. (1998). «Aproximació a les poblacions dels lepidòpters heliòfils de les valls de l'Escrita i Peguera». A: *La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici: IV Jornades de Recerca*. Pàg. 189-207.
- EFRON, B. (1979). «Bootstrap methods: another look at the jackknife». *The Annals of Statistics*, vol. 7, pàg. 1-26.
- EHLERINGER, J. R.; FARQUHAR, G. D.; HALL, A. E. (1993). *Stable isotopes and carbon-water relations*. San Diego: Academic Press.
- FARQUHAR, G. D.; O'LEARY, M. H.; BERRY, J. A. (1982). «On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration of leaves». *Australian Journal of Plant Physiology*, vol. 9, pàg. 121-137.
- FENG, X. (1998). «Long-term c_i/c_a response of trees in western North America to atmospheric CO₂ concentration derived from carbon isotope chronologies». *Oecologia*, vol. 117, núm. 19-25.
- FENG, X.; EPSTEIN, S. (1995). «Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing atmospheric CO₂ concentration». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 59, núm. 12, pàg. 2599-2608.
- FERNÁNDEZ, A.; GÉNOVA, M.; CREUS, J.; GUTIÉRREZ, E. (1996). «Dendroclimatological investigation covering the last 300 years in Central Spain». A: J. S. DEAN; D. M. MEKO; T. W. SWETNAM [ed.], *Tree rings, environment and humanity. Radiocarbon, special issue*. Pàg. 181-190.
- FIDALGO, C. (1988). *Metodología fitoclimática*. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid. 123 pàg.
- FONT TULLOT, I. (1988). *Historia del clima de España. Cambios climáticos y sus causas*. Madrid: INM.
- FRIEDLI, H.; LÖTSCHER, H.; OESCHGER, H.; SIEGENTHALER, U.; STAUFFER, B. (1986). «¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂ in the past two centuries». *Nature*, vol. 324, pàg. 237-238.
- FRITTS, H. C. (1976). *Tree, rings and climate*. Nova York: Academic Press.
- GUTIÉRREZ MERINO, E.; CAMARERO MARTÍNEZ, J. J.; TARDIF, J.; BOSCH, O.; RIBAS, M. (1998). «Tendencias recientes del creixement i la regeneración en boscos subalpins del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici». *Ecologia*, vol. 12, pàg. 251-283.
- HARRINGTON, R.; WOIWOD, I.; SPARKS, T. (1999). «Climate change and trophic interactions». *TREE*, vol. 14, núm. 4, pàg. 146-150.
- HOLMES, R. L. (1992). *Dendrochronology program library version 1992-1*. Tucson: University of Arizona, Lab. of Tree-Ring Research.
- INOUE, D. W.; BARR, B.; ARMITAGE, K. B.; INOUE, B. D. (2000). «Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species». *PNAS*, vol. 97, núm. 4, pàg. 1630-1633.
- IPCC (1997). «Special report on the regional impacts of climate change. An assessment of vulnerability. Chapter 5: Europe». <<http://www.grida.no/climate/ipcc/regional/index.htm>>
- (2001). «Canvi climàtic. Informe». <<http://www.ipcc.ch/pub/un/syrspanish/spm.pdf>>
- KEELING, C. D.; MOOK, W. G.; TANS, P. P. (1979). «Recent trends in the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric carbon dioxide». *Nature*, vol. 277, pàg. 121-123.
- KEELING, C. D.; WHORF, T. P. (1999). «Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network». A: *Trends: A compendium of data on global change*. Oak Ridge, Tenn: Oak Ridge National Laboratory, Carbon Dioxide Information Analysis Center.
- KÖRNER, C. (1999). *Alpine plant life: functional ecology of high mountain ecosystems*. Berlín: Springer-Verlag. 338 pàg.
- KULLMAN, L. (1979). «Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the Southern Swedish Scandes 1915-1975». *Acta Phytogeogr. Suec.*, vol. 65, pàg. 1-121.
- (1990). «Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review». *Norsk Geografisk Tidsskrift*, vol. 44, pàg. 103-116.
- (2000). «Warmer climate and tree-limit rise in the Swedish Scandes». *Fauna-och-Flora-Stockholm*, vol. 95, núm. 3, pàg. 113-129.
- LAJHTA, K.; MICHENER, R. H. (1994). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- LAVOIE, C.; PAYETTE, S. (1992). «Black spruce growth-forms as a record of a changing winter environment at tree line, Québec, Canada». *Arct. Alp. Res.*, vol. 24, pàg. 40-49.
- (1994). «Recent fluctuations of the lichen-spruce forest limit in subarctic Québec». *J. Ecol.*, vol. 82, pàg. 725-734.
- LLOYD, A. H. (1996). *Patterns and processes of tree line response to late Holocene climate change in the Sierra Nevada, California*. Tucson: University of Arizona. [Tesi doctoral]
- MAAREL, E. VAN DER (1990). «Ecotones and ecoclines are different». *J. Veg. Sci.*, vol. 1, pàg. 135-138.
- MARTÍN, J.; OLCINA, J. (2001). *Climas y tiempos de España*. Madrid: Alianza.
- MENZEL, A.; FABIAN, P. (1999). «Growing season extended in Europe». *Nature*, vol. 397, pàg. 659.
- MONSERUD, R. A. (1986). «Time-series analyses of tree-ring chronologies». *Forest Science*, vol. 32, pàg. 349-372.
- MUNTÁN, E.; ANDREU, L.; OLLER, P.; GUTIÉRREZ, E.; MARTÍNEZ, P. (2003). «Dendrochronological study of the avalanche path Canal del Roc Roig. First results of the ALUDEX Project in the Pyrenees». *Annals of Glaciology*. [En premsa]

- PAYETTE, S.; FILION, L. (1985). «White spruce expansion at the tree line and recent climatic change». *Can. J. For. Res.*, vol. 15, pàg. 241-251.
- PEÑUELAS, J. (2001). «Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. Ecosistemas Mediterráneos». *Análisis funcional. CSIC-AEET*, pàg. 423-455.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I. (2001). «Responses to a warming world». *Science*, vol. 294, pàg. 793-795.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; COMAS, P. (2002). «Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region». *Global Change Biol.*, vol. 8, pàg. 531-544.
- PIÑOL, P.; TERRADAS, J.; LLORET, F. (1998). «Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain». *Climate Change*, vol. 38, pàg. 345-357.
- PLANELLS, O. (2003). *Variabilitat del gruix i de la composició isotòpica dels anells de creixement de Pinus uncinata i Pinus sylvestris al Sistema Ibèric i la seva relació amb el clima*. Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Departament d'Ecologia. [Treball d'investigació realitzat per a l'obtenció de la Titulació en Estudis Avançats en Ecologia]
- RIBAS, M.; MARTÍN, E.; GUTIÉRREZ, E. (2003). «Phenology of *Pinus halepensis* radial growth temporal pattern and its relationship with climatic conditions». [En revisió]
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1996). *Tree rings and environment: dendroecology*. Berna: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, Paul Haupt Verlag.
- SHAVER, G. R.; CANADELL, J.; CHAPIN III, F. S.; GUREVITCH, J.; HARTE, J.; HENRY, G.; INESON, P.; JONASSON, S.; MELILLO, J.; PITELKA, L.; RUSTAD, L. (2000). «Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis». *BioScience*, vol. 50, núm. 10, pàg. 871-882.
- SLATYER, R. O.; NOBLE, I. R. (1992). «Dynamic of Montane Treelines». A: A. J. HANSEN; F. DI CASTRI [ed.], *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Nova York: Springer-Verlag, pàg. 346-359.
- STUIVER, M. (1978). «Atmospheric carbon dioxide and carbon reservoir changes». *Science*, vol. 199, núm. 4326, pàg. 253-259.
- SZEICZ, J. M.; MACDONALD, G. M. (1995). «Recent white spruce dynamics at the Subarctic alpine tree Line of North-Western Canada». *J. Ecol.*, vol. 83, pàg. 873-885.
- TARDIF, J.; CAMARERO, J. J.; RIBAS, M.; GUTIÉRREZ, E. (2003). «Spatiotemporal variability in radial growth of trees in the Central Pyrenees: climatic and site influences». *Ecological Monographs*, vol. 73, núm. 2, pàg. 241-257.
- TRANQUILLINI, W. (1979). *Physiological ecology of the Alpine Timberline: Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps*. Berlín: Springer-Verlag. 137 pàg.
- WEISBERG, P. J.; BAKER, W. L. (1995). «Spatial variation in tree regeneration in the forest-tundra ecotone, Rocky Mountain National Park, Colorado». *Can. J. For. Res.*, vol. 25, pàg. 1326-1339.