

CRECIMIENTO ESTACIONAL Y CAIDA DE ACICULAS EN *PINUS SYLVESTRIS* Y *P. UNCINATA*

J. GUERRERO-CAMPO

Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC. Apdo. 202. 50080 Zaragoza

J. J. CAMARERO

E. GUTIERREZ

Dpto. Ecología, Universitat de Barcelona. 08028 Barcelona

RESUMEN

En este trabajo se estudia la formación mensual del anillo del tronco, la caída de acículas y la elongación de las ramas en poblaciones de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus uncinata* Ram. en el Pirineo Central Español durante 1993. La formación del anillo se produce de principios de junio hasta final de septiembre, si bien la mayoría de su crecimiento se lleva cabo de mediados de junio hasta mediados de julio. *P. sylvestris* comienza el desarrollo de su anillo antes que *P. uncinata*. El inicio del desarrollo de los brotes de *P. uncinata* se adelanta ligeramente al del crecimiento en grosor del tronco. La caída de acículas es máxima en el otoño y se produce más tarde en *P. uncinata* que en *P. sylvestris*. Este retraso, junto al mayor peso de las acículas y el menor diámetro de las traqueidas de *P. uncinata*, denotan su adaptación a un mayor estrés ambiental que *P. sylvestris*.

PALABRAS CLAVE: Crecimiento
Hojarasca
Anillo
Pirineos
Pinus sylvestris
Pinus uncinata

INTRODUCCION

El crecimiento estacional de las especies vegetales es un parámetro muy influenciado por las condiciones del medio en el que habitan (Kozłowski, 1971; Cremer, 1973). Además, el período de crecimiento depende en gran medida de las características genéticas de cada especie o ecotipo. El crecimiento del anillo refleja la influencia climática (Fritts, 1976) y otros factores ambientales —condiciones edáficas, herbivorismo, etc.— o internos —edad del árbol, posición del anillo en el tronco, etc.— (Creber, Chaloner, 1984).

Este crecimiento puede ser modelizado usando datos meteorológicos y estos modelos podrían ser aplicados en la reconstrucción de eventos pasados (Fritts *et al.*, 1991). Sin embargo, el período concreto de crecimiento y de formación del anillo ha sido menos estudiado y esta información se desconoce para muchas especies y lugares (Serre-Bachet, 1976).

Recibido: 21-5-98

Aceptado para su publicación: 5-8-98

El crecimiento de los brotes tampoco se ha investigado en gran detalle. En las zonas templadas, los brotes se expanden generalmente en un corto período de tiempo, pero esta expansión varía mucho incluso entre árboles de un mismo género (ver por ejemplo, Kozlowski, 1971, donde se citan datos que van de sólo seis semanas a más de cinco meses en diversas especies de pinos norteamericanos).

La caída de hojarasca es un mecanismo muy importante en el ciclo de nutrientes, que determina la renovación y entrada de materia orgánica al suelo (Bray, Gorham, 1964). Los patrones estacionales en la producción de hojarasca están determinados principalmente por el comportamiento funcional de las especies vegetales, si bien hay una influencia notable de factores climáticos, edáficos, topográficos y de la propia estructura del bosque (González, Gallardo, 1982). Su producción se relaciona generalmente con la calidad productiva de la localidad (Albrektson, 1988).

En el Pirineo Español, *Pinus sylvestris* L. ocupa el piso montano, mientras que *P. uncinata* Ram. se ubica generalmente en el subalpino, ascendiendo hasta los 2200 m de altitud, aunque algunos individuos aislados llegan incluso hasta los 2700 m, siendo los árboles que alcanzan mayor altitud en esta cadena montañosa. Las dos especies constituyen frecuentemente bosques continuos a lo largo de amplias laderas, hibridándose entre ellas en las altitudes intermedias.

Actualmente se conocen los patrones de crecimiento de bastantes especies de pinos en distintas regiones bioclimáticas. En lo que se refiere a *P. sylvestris*, se han estudiado tanto el crecimiento en grosor del anillo como la elongación de las ramas (Grace, Norton, 1990; Kozlowski *et al.*, 1991). No obstante, no se conoce bien su fenología en el Pirineo o regiones próximas (Gutiérrez, 1990; Camarero *et al.*, 1998). Sin embargo, en esta especie han sido estudiadas las tasas de caída de acículas y hojarasca en localidades del Pirineo y otras áreas de la península Ibérica (Alvera, 1973; Santa Regina, Gallardo, 1985; Escudero *et al.*, 1992; Pausas, 1993).

Los estudios referentes a *P. uncinata* son mucho más escasos, hacen referencia a aspectos ecofisiológicos (Gil Pelegrín, 1993) o, sobre todo, son trabajos dendroclimáticos realizados en escalas temporales muy largas, de hasta 600 años (Creus, Puigdefábregas, 1976; Ruiz-Flaño, 1988; Gutiérrez, 1991; Florence Schueller, Rolland, 1995b). Se conoce también el crecimiento de acículas, yemas y ramas en poblaciones próximas al límite altitudinal de la especie ("treeline") en el Pirineo (Gil Pelegrín, 1993). Sin embargo, se tienen pocos datos acerca del crecimiento estacional del tronco (Camarero *et al.*, 1997; 1998) y la caída de acículas.

El objetivo de este estudio es conocer el crecimiento estacional de los anillos del tronco de *P. sylvestris* y *P. uncinata* en cuatro localidades del Pirineo Español. De modo complementario, se pretende investigar la elongación mensual de las ramas y la caída de acículas —especialmente en *P. uncinata*—, a fin de situar y relacionar en el tiempo estas tres importantes fases fenológicas.

METODOLOGIA

Area de estudio

El área de estudio se localiza en los Pirineos Centrales Españoles, en el centro-norte de la provincia de Huesca, cabecera de la cuenca del río Cinca (Fig. 1). Se escogieron cuatro

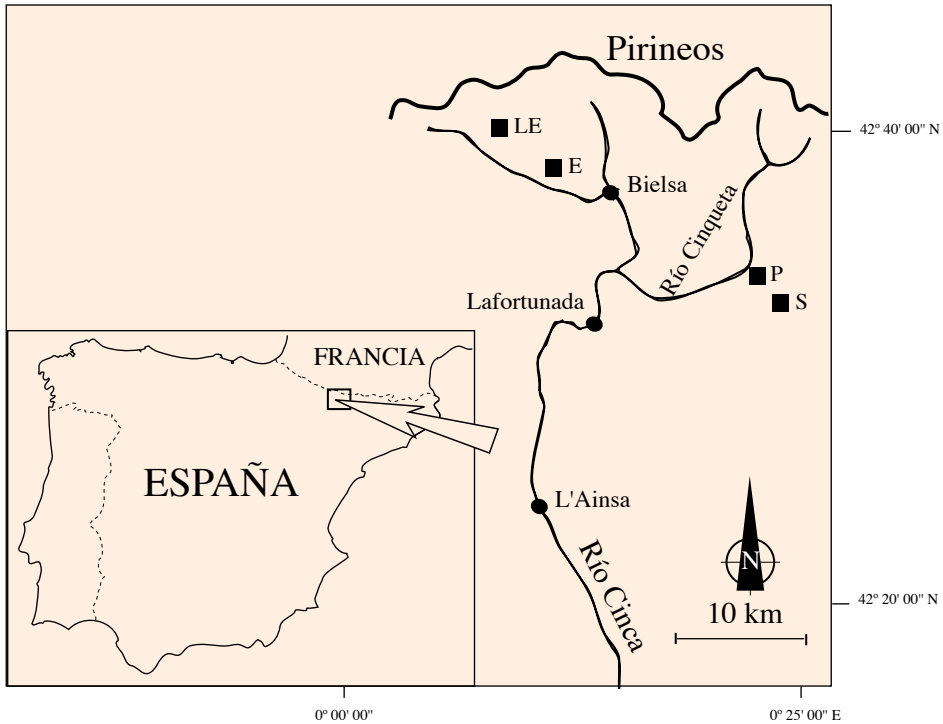


Fig. 1.—Mapa del área de estudio

Los cuadros negros indican las localidades de muestreo: La Estiva (LE), Espierba (E), Collado de Sahún (S), Plan (P)

Study area

Black squares show the sampled localities, their abbreviations being: La Estiva (LE), Espierba (E), Collado de Sahún (S), Plan (P)

localidades, situadas en los valles de Pineta y Chistau. En el primer valle se halla la localidad de La Estiva, un bosque de *P. uncinata* a gran altitud (Tabla 1). En la misma ladera, pero a mucha menor altitud, se muestreó un bosque de *P. sylvestris* en las cercanías de Espierba. En el valle de Chistau se procedió de manera similar, tomando una localidad de *P. uncinata* en la zona alta (Collado de Sahún) y una de *P. sylvestris* en la zona baja del valle (Plan). El clima en el área de estudio es subhúmedo, con una precipitación elevada. Aunque se carecen de datos precisos, estaciones meteorológicas no muy lejanas indican que en las dos localidades situadas a mayor altitud se podrían alcanzar los 1800 mm anuales e incluso más, mientras que en las zonas bajas, las precipitaciones son sensiblemente menores (1488 mm anuales recibe Espierba). Las precipitaciones no son escasas durante el verano, de modo que no existe un período de aridez manifiesto. Las temperaturas son bajas, con una media anual de unos 12° C en Plan, mientras que en La Estiva la media anual escasamente superará los 8° C. La media de las mínimas en Plan es de 3,4° C, mientras que en La Estiva se aproximaría a 0,8° C. Las heladas son muy frecuentes, especialmente en las zonas altas.

TABLA 1
CARACTERÍSTICAS DE LAS LOCALIDADES DE MUESTREO

Characteristics of the sampling localities

	La Estiva	Espierba	Collado de Sahún	Plan
Ubicación	Valle de Pineta	Valle de Pineta	Valle de Chistau	Valle de Chistau
Especie muestreada	<i>Pinus uncinata</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. sylvestris</i>
Altitud (m)	1990	1270	1790	1220
Exposición	SW	SW	NE	N-NW
Inclinación (°)	25	40	5	20
Tipo de sustrato	Calizas cretácicas, suelo esquelético	Morrenas cuaternarias procedentes de calizas. Suelo forestal	Calizas cretácicas, suelo forestal	Morrenas cuaternarias procedentes de calizas. Suelo forestal
Edad de los árboles (años, $\bar{X} \pm SD$)	89 \pm 13	50 \pm 2	95 \pm 10	57 \pm 4
Variables muestreadas	1, 2, 3, 4*	1, 2, 4	1, 2	1, 2

*1 = Crecimiento mensual del anillo del tronco. 2 = Número de células del nuevo anillo. 3 = Crecimiento de las nuevas ramas. 4 = Caída mensual de acículas.

Datos climáticos del año muestreado

Para comprobar si el año muestreado presentaba alguna característica climática anormal, se compararon los valores medios mensuales de precipitación y temperatura desde junio de 1992 a diciembre de 1993, con los valores mensuales medios de todo el período de registro de cada estación meteorológica. Se realizó un test de la *t* para comprobar si el valor mensual del mes *X* no difería significativamente de los valores de ese mes registrados por la estación. Ello se realizó con las cinco estaciones meteorológicas que parecían más adecuadas, considerando sólo los resultados coincidentes en unas y otras estaciones.

Toma de datos

Con el fin de conocer el crecimiento del tronco y la formación del anillo, se escogieron 10 árboles en cada una de las cuatro localidades. En cada árbol se extrajeron cilindros de madera de 10-15 cm de longitud mediante una barrena Pressler. El muestreo se practicó mensualmente, desde enero de 1993 hasta marzo de 1994; sin embargo, durante los meses de diciembre de 1993, enero y febrero de 1994 no se pudo muestrear en todas las localidades debido a la gran cantidad de nieve caída, si bien durante este período el crecimiento es nulo. Todos los cilindros fueron extraídos aproximadamente a una misma altura del tronco (alrededor de 1,3 m), para reducir la variabilidad dentro de cada árbol. Las extracciones se hicieron de forma espiralada a lo largo del tronco para que el daño producido al árbol en una extracción no afectara a los resultados de los siguientes muestreos. Una vez que los cilindros estuvieron montados, preparados y lijados, se midió la anchura del anillo median-

te un sistema semiautomático de medición Aniol, con una resolución de 0,01 mm. Asimismo, se contó el número de células del último anillo mediante un microscopio binocular. En cada anillo y para cada árbol y mes, se contaron las células de cinco radios diferentes con el fin de reducir posibles desviaciones. En la localidad de La Estiva, no se pudieron contar las muestras de octubre, noviembre de 1993 y marzo de 1994 debido a las dificultades de preparación y la falta de resolución de éstas.

Únicamente en la localidad de La Estiva se escogió un árbol tipo (del que no se había extraído muestra de madera) y se midió el crecimiento mensual de ocho ramas. El crecimiento apical se refiere a la longitud de las yemas y/o brotes formados durante el año en curso. Una vez producida la división de las ramas secundarias a partir de las apicales en los nuevos entrenudos, se midió la longitud de las ramas secundarias aparecidas durante el año muestreado (que fueron siete ramas). Las mediciones se llevaron a cabo únicamente durante los meses en que se esperaba que podía haber crecimiento.

A fin de conocer la caída mensual de acículas, se colocaron trampas para hojarasca de 530 cm² cada una, que eran vaciadas mensualmente. Se colocaron siete trampas en la localidad de La Estiva y tres trampas en la localidad de Espierba, ubicadas algunas en la base de pinos y otras en el centro de grupos de pinos no muy distantes. Se contabilizó el número de acículas de pino caídas en las trampas, despreciándose la caída de ramas y corteza, así como la de hojarasca de otras especies vegetales. Los resultados se recalcularon teniendo en cuenta la superficie exacta de cada trampa y los días entre cada recogida de hojas. La presencia de gran cantidad de nieve en la localidad de La Estiva podría dar lugar a interferencias en los datos de caída de acículas entre noviembre de 1993 y marzo de 1994, aunque la tasa real de caída de hojas probablemente sea muy baja durante todo el invierno. Se midió la longitud de 20 y el peso de 100 acículas de la hojarasca en cada especie.

Modelo de caída estacional de acículas

Los datos mensuales de caída de acículas fueron transformados en una distribución acumulativa y, después, convertidos en porcentajes respecto al total final para analizar su ajuste a una curva logística según el método de Dixon (1976), ampliamente reconocido y utilizado por otros autores (Escudero, Del Arco, 1987; Pausas, 1993). El tiempo (t) se contabilizó en días julianos desde $t = 0$, 1 de enero de 1993, hasta $t = 455$, 31 de marzo de 1994. Tal como sugiere Dixon (1976), se usaron como variables independientes del modelo el tiempo o los grados-día. En el segundo caso, utilizamos la suma acumulada de las temperaturas diarias medias, tomando como umbral inferior 5° C. Los datos fueron tomados de estaciones del Servicio Meteorológico Nacional, concretamente de "Bielsa" (990 m s.n.m., para *P. sylvestris*) y "Góriz" (2210 m s.n.m., para *P. uncinata*). Se usaron los datos térmicos brutos y los corregidos según un gradiente térmico altitudinal de 0,6° C/100 m de altitud calculado por nosotros para la temperatura media anual. Dicho cálculo se efectuó mediante regresión lineal con los datos de temperatura media anual de Góriz, Pineta, Gistaín, Plan y Canfranc-Arañones, confirmando para la zona estudiada la regresión que otros autores ya habían calculado en zonas próximas: 0,56-0,6° C/100 m (Del Barrio *et al.*, 1990).

De modo resumido, los modelos usados son:

- 1) Modelo logístico de Dixon (1976):

$$F(t) = P1 / (1 + e^{(2,2/P3) (P2-t)}) \quad [1]$$

donde:

$F(t)$ = caída acumulativa de hojas (en g/m^2 o kg/ha),

P1 = caída total de hojarasca (en g/m^2 o kg/ha),

P2 = punto de inflexión de la curva o tasa máxima de caída de hojas (días),

P3 = tiempo entre la caída del 10 y el 50% del total de hojas caídas o el tiempo entre la caída del 50 y el 90% de ese total (en días, este parámetro supone una distribución simétrica de la caída de las hojas (Escudero, Del Arco, 1987),

t = tiempo (días), variable independiente que puede sustituirse por otra climática como los grados-día.

El modelo de Richards tiene la forma:

$$F(t) = B1 / ((1 + B3 * e^{-(B2 \cdot t)})^{(1/B4)}) \quad [2]$$

donde las variables son las antes referidas y los parámetros del modelo son (Calvo Haro, *et al.*, 1994):

B1 = asíntota —caída total acumulada de hojarasca (P1 del modelo de Dixon)—,

B2 = valor relacionado con el valor de t (en días o en grados-día) para la tasa máxima de caída de acículas (similar al P2 del modelo anterior),

B3 = parámetro en relación con los valores iniciales de $F(t)$ para $t = 0$,

B4 = valor que permite que la localización del punto de inflexión —valor de t para la tasa máxima de caída de acículas— sea variable.

El ajuste de las diversas funciones logísticas se realizó con el programa SPSS, versión 6.1.3 (SPSS, 1995).

Las medias se compararon mediante el test no paramétrico de la U de Mann-Whitney. En el caso de la tasa de caída de acículas, se utilizó el test de rangos de Wilcoxon para muestras apareadas.

RESULTADOS

Condiciones climáticas del año muestreado

Las climatología del año muestreado (1993) y de la segunda mitad del anterior (1992) fue bastante normal. Sin embargo, se señalan los meses de climatología menos normal. En las localidades de *P. sylvestris*, en 1992, junio fue húmedo y frío, y noviembre seco y cálido. En 1993 febrero fue seco, abril húmedo, septiembre y octubre húmedos y fríos. Estas son condiciones de buenas a normales para el crecimiento de *Pinus sylvestris*, excepto, quizá el otoño húmedo (Genova, 1987).

En las localidades de *Pinus uncinata*, en 1992 no fueron meses muy normales junio y julio, que fueron fríos, así como agosto y septiembre, que fueron húmedos. En 1993, enero fue cálido y seco, julio frío y seco, agosto húmedo, septiembre y octubre fríos. Estas son condiciones favorables para el crecimiento radial de *P. uncinata*, según Gutiérrez (1991).

Crecimiento mensual del grosor del tronco

En nuestra área de estudio y durante 1993, el período de crecimiento del tronco se extendió aproximadamente desde principios de junio hasta mitad de septiembre-principios

de octubre, tanto en *P. sylvestris* como en *P. uncinata*. Sin embargo, en la localidad de La Estiva —la situada a mayor altitud— no se contabilizaron células en el muestreo del 10 de junio, por lo que en esta localidad el crecimiento comenzó entre la segunda mitad de junio y la primera de julio.

Aproximadamente, el 80% del crecimiento del último anillo se produjo entre el 10-11 de junio y el 18 de julio en 1993, disminuyendo la tasa de crecimiento en agosto y más aún en septiembre. No obstante, en la localidad de La Estiva, la tasa de crecimiento fue ligeramente mayor entre el 18 de julio y el 20 de agosto. En esta localidad, el retraso en el crecimiento no conllevó necesariamente un menor crecimiento total respecto a otras localidades, ya que en octubre, al final del período de crecimiento, tanto la anchura del nuevo anillo como el número de células formado parece incluso mayor en La Estiva que en el Collado de Sahún, si bien dichas diferencias no son significativas (Figs. 2 y 3).

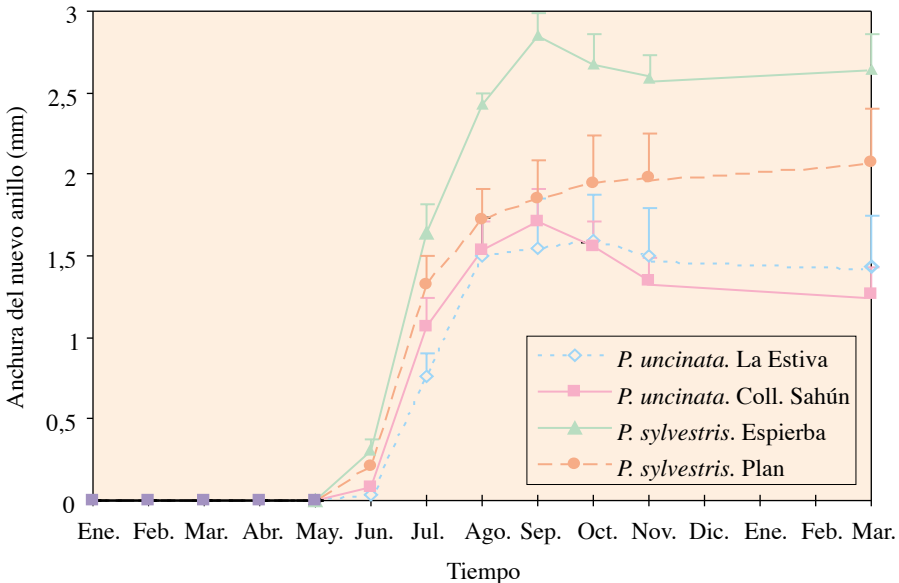


Fig. 2.—Crecimiento mensual acumulado del nuevo anillo en las cuatro estaciones de muestreo, dos para cada especie, a lo largo del período comprendido entre enero de 1993 y marzo de 1994

Las barras verticales indican el error estándar

Cumulative monthly growth of the new tree-ring in two localities per specie, since January 1993 to March 1994
Vertical bars show the standar error

El grosor del anillo y el número de células no se incrementaron significativamente a partir del 16 de septiembre de 1993, aunque se aprecia la formación de algunas células entre esa fecha y el 11 de octubre, formación que parece más marcada en *P. uncinata* del Collado de Sahún (Fig. 3). En algunas localidades, parece apreciarse un descenso en el grosor y número de células del anillo entre los meses otoñales y los invernales, descenso no significativo y debido posiblemente a la variabilidad que se produce entre los diferentes puntos del tronco de un mismo individuo.

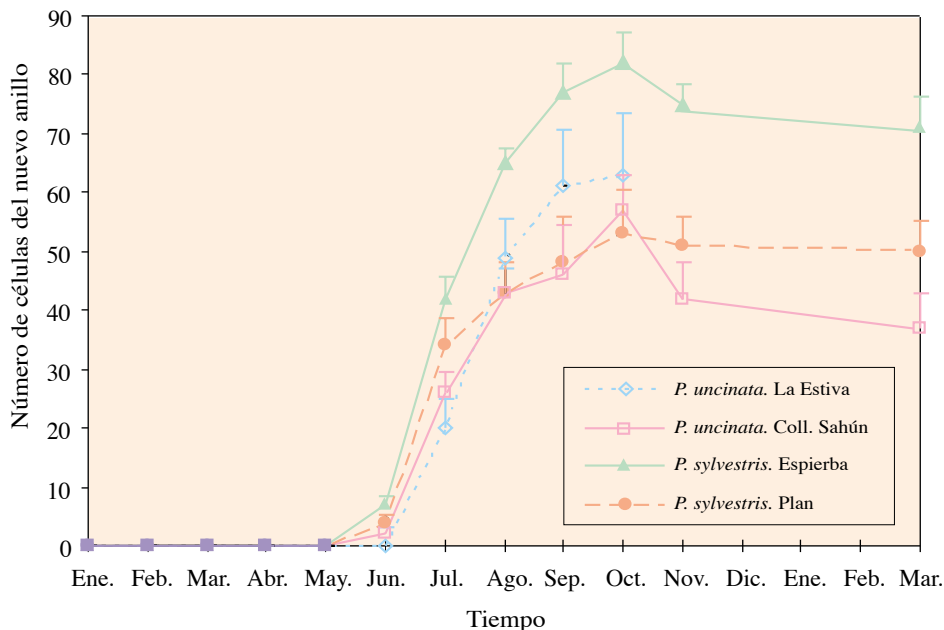


Fig. 3.—Incremento mensual acumulado en el número de células del nuevo anillo formado a lo largo del período comprendido entre enero de 1993 y marzo de 1994

Las barras verticales indican el error estándar

Cumulative monthly increase in the number of cells of the new tree-ring between January 1993 and March 1994
Vertical bars show the standar error

El crecimiento medio total en el grosor del anillo fue mayor en *P. sylvestris* que en *P. uncinata*. Dentro de las dos localidades muestreadas de *P. uncinata*, no se aprecian diferencias significativas; sin embargo, la población de *P. sylvestris* de Espierba creció más que la de Plan (Tabla 2). El número medio de células del último anillo es significativamente mayor en los *P. sylvestris* de la localidad de Espierba, mientras que en las otras tres localidades es similar (Tabla 2).

TABLA 2

VALORES MEDIOS Y ERROR ESTANDAR DEL TAMAÑO FINAL DEL ANILLO FORMADO DURANTE 1993. MEDIA REALIZADA CON 10 ARBOLES POR CADA UNA DE LAS CUATRO LOCALIDADES MUESTREADAS

Average tree-ring size (from 1993) in each locality (standart error is shown, $n = 10$)

	Anchura del anillo (mm)	Número de células
La Estiva (<i>P. uncinata</i>)	1,198 ± 0,141 ^{c *}	40 ± 5 ^b
Espierba (<i>P. sylvestris</i>)	2,037 ± 0,135 ^a	57 ± 4 ^a
Collado de Sahún (<i>P. uncinata</i>)	1,167 ± 0,098 ^c	38 ± 3 ^b
Plan (<i>P. sylvestris</i>)	1,490 ± 0,109 ^b	40 ± 3 ^b

* Las letras diferentes indican diferencias significativas con una $p \leq 0,001$ entre las medias de las poblaciones.

Crecimiento de los brotes

En la localidad de La Estiva, el crecimiento de los brotes de *P. uncinata* comenzó en el período comprendido entre el 8 de mayo y el 10 de junio de 1993, observándose que en esta última fecha ya se había producido una gran proporción del crecimiento (Fig 4). Un mes más tarde, el 18 de julio, el crecimiento de las ramas principales prácticamente había concluido. De los nudos que generan las ramas terminales surgieron ramas secundarias que comenzaron a aparecer entre el 10 de junio y el 18 de julio, alcanzando rápidamente sus valores máximos. En los muestreos de agosto y posteriores no se observó un crecimiento neto significativo respecto al que tenía el 18 de julio.

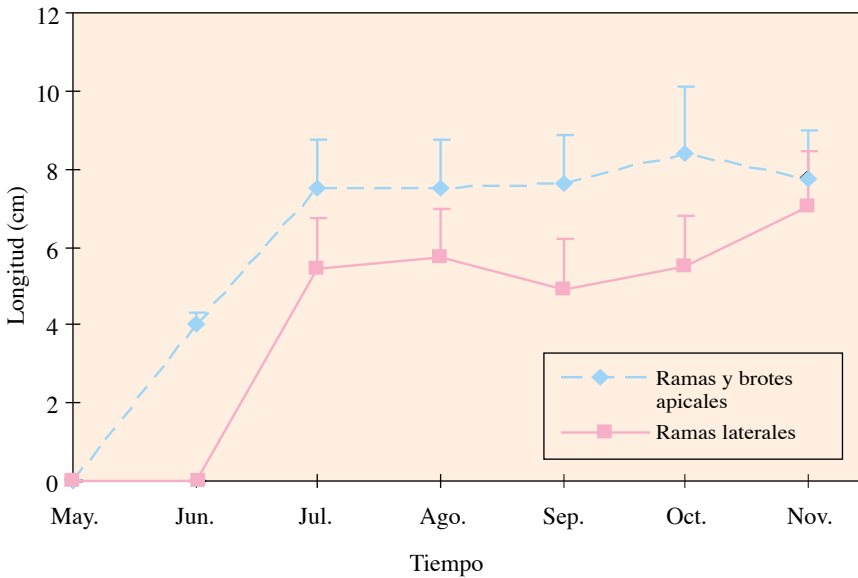


Fig. 4.—Crecimiento en longitud de los brotes de *P. uncinata* en la localidad de La Estiva, desde mayo hasta noviembre de 1993. Se indica el crecimiento de los brotes apicales (n=8) y de los laterales (n=7), aquellos nacidos de los nudos generados por las ramas apicales

Las barras verticales indican el error estándar

*Longitudinal growth of apical and lateral *P. uncinata* in shoots in the La Estiva locality between May and November of 1993*

Vertical bars show the standar error

Caída de acículas

La caída de acículas tuvo lugar fundamentalmente durante el otoño en ambas especies de pinos (Fig. 5). En *P. uncinata* de La Estiva, la tasa máxima de caída se produjo entre el 16 de septiembre y el 12 de octubre, si bien del 20 de agosto al 16 de septiembre la tasa también fue alta. En esta localidad, la caída de acículas durante los meses primaverales fue sensiblemente mayor que durante los meses invernales. En la población de *P. sylvestris* de Espierba, la tasa máxima de caída se produjo entre el 20 de agosto y el 16 de septiembre,

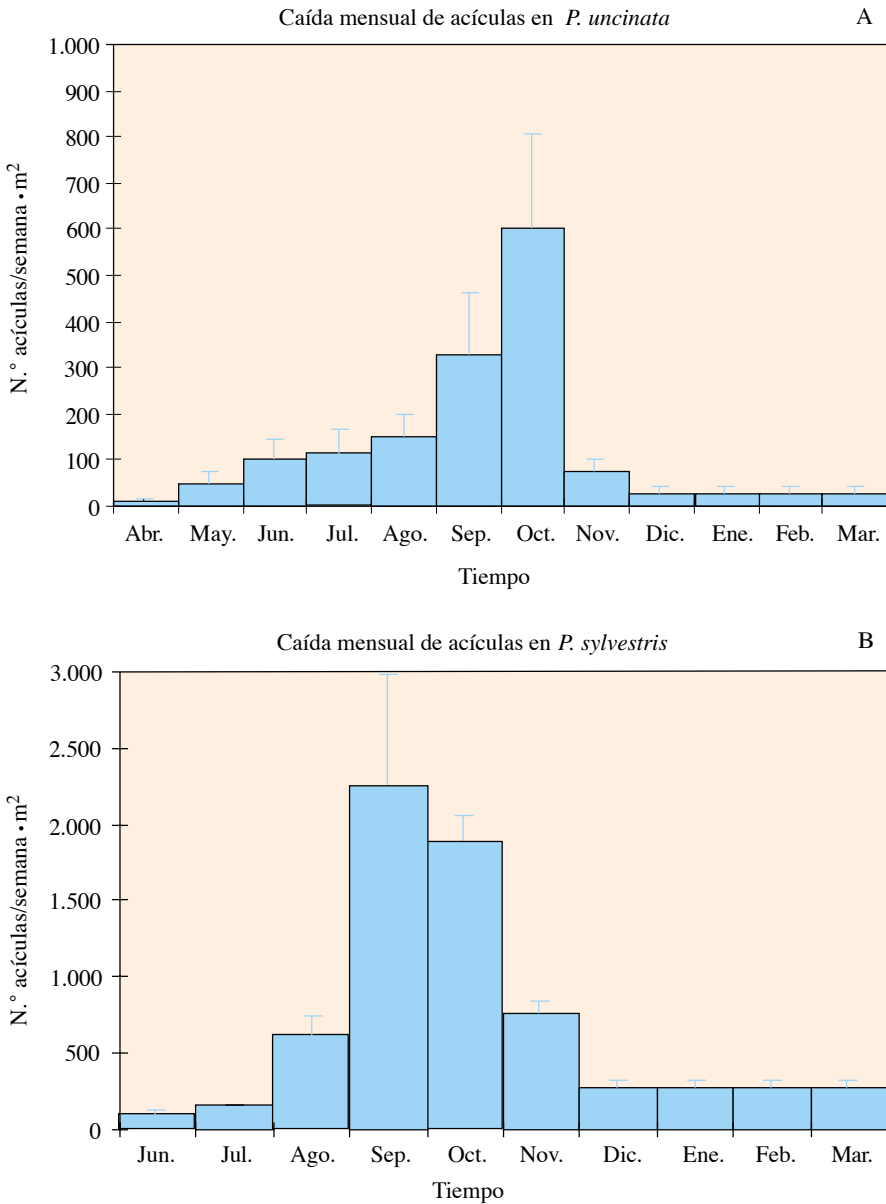


Fig. 5.—Tasa de caída mensual de acículas desde abril de 1993 hasta marzo de 1994. El gráfico “A” muestra la caída en *P. uncinata* en la localidad de La Estiva (número de trampas=7), el gráfico “B” muestra la caída en *P. sylvestris* en la localidad de Espierba (n=3)

Las barras verticales indican el error estándar

*Monthly needle fall between April of 1993 and March of 1994. A- *P. uncinata* in La Estiva. B- *P. sylvestris* in Espierba*
Vertical bars show the standar error

siendo alta la caída en el siguiente mes y en menor medida desde mediados de julio a mediados de agosto, así como entre mitad de octubre y mitad de noviembre. La cantidad de acículas caídas en este bosque fue cinco veces mayor que la caída en el bosque de *P. uncinata* de La Estiva (Fig. 5, Tabla 3).

TABLA 3

COMPARACION ENTRE *P. SYLVESTRIS* Y *P. UNCINATA* EN LA TASA DE CAÍDA DE ACICULAS, LONGITUD Y PESO DE ESTAS ACICULAS EN LA HOJARASCA

*Comparison of the mean values between *P. sylvestris* and *P. uncinata* in fall pine leaves, length and weight of leaves*

	<i>Pinus uncinata</i> , La Estiva	<i>Pinus sylvestris</i> , Espierba	P
Peso seco de cada acícula (mg)	18,3 ± 0,93	7,58 ± 0,65	0,0002
Longitud de la acícula (mm)	40,9 ± 2,49	38,9 ± 2,34	0,5503
Caída media anual de acículas (acículas/semana/m ²)	125 ± 37,6	633 ± 143	0,0000

Se indica la media, el error estándar y la probabilidad de que no existan diferencias (datos pertenecientes a 1993).

Modelo de caída de acículas

Si empleamos el tiempo como variable independiente, la función asintótica de Richards ofrece mejor bondad de ajuste para ambas especies que la logística propuesta por Dixon (1976), ya que la caída de acículas no sigue una dinámica simétrica en ambos casos (Tabla 4). No sucede lo mismo si la variable independiente son los grados-día, en cuyo caso la propuesta función logística explica una mayor proporción de la variabilidad de las observaciones. En general, el ajuste es mejor si la variable independiente es el tiempo y no los grados-día.

Los parámetros obtenidos según el ajuste logístico confirman algunas de las observaciones: el período en el que caen la mayoría de las acículas (P3) se encuentra más dilatado en el tiempo para *P. uncinata* y, por tanto, la tasa máxima de caída de hojas es mayor para *P. sylvestris* —esta tasa está relacionada con el cociente $2,2/P3$ según Dixon (1976)— (Tabla 4). Sin embargo, la tasa máxima de caída de acículas estaría más retrasada en el tiempo para *P. sylvestris* (P2, Tabla 4), lo cual no concuerda con las observaciones (Figs. 5A., 5B.) y denota la parcial falta de ajuste de un modelo logístico simétrico. Al usar los grados-día como variable independiente en el modelo de Dixon, obtenemos valores contradictorios con los observados para el parámetro P3 a pesar de ser un mejor ajuste que el derivado de la función de Richards (Tabla 4). No obstante, los parámetros de este último ajuste tienen mayor sentido comparados con la realidad, mostrando mayores valores para *P. uncinata* en todos ellos: un B2 mayor significa una mayor velocidad de caída de acículas, ya que en una mínima variación de grados-día durante el otoño se desprenden muchas acículas. Un mayor B3 implica un retraso en el inicio de la caída de acículas. Un parámetro B4 más elevado localizaría la tasa máxima de caída de acículas antes, dado que la estación meteorológica más elevada (Góriz) alcanza menos grados-día en el momento de la tasa máxima de caída de *P. uncinata* que la estación próxima a *P. sylvestris* (Bielsa).

TABLA 4

PARAMETROS DE LOS MODELOS ASINTOTICOS DE DIXON Y DE RICHARDS DE CAIDA ACUMULADA DE ACICULAS (%)

Parameters of the asintotic models of Dixon and Richards of cumulative needles fall (%)

Especie	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>
Variables independientes	<i>t</i> *	<i>t</i>	T: E. climática: Bielsa	T: E. climática: Góriz**
Dixon:				
P1 ± SE	99,13 ± 0,86	100,00 ± 4,72	100 ± 2,19	100 ± 12,26
P2 ± SE	272,55 ± 0,77	262,81 ± 5,06	2969,9 ± 15,9	1724,7 ± 46,7
P3 ± SE	40,02 ± 1,42	54,93 ± 8,85	358,9 ± 29,5	196,61 ± 74,4
R ²	0,99945	0,98500	0,99743	0,93375
Richards:				
	<i>t</i>	<i>t</i>	<i>T</i>	<i>T</i>
B1 ± SE	99,70 ± 0,92	99,99 ± 1,50	100 ± 5,00	100 ± 21,56
B2 ± SE	0,049 ± 0,004	0,137 ± 0,051	0,0044 ± 0,002	0,0087 ± 0,03
B3 ± SE	4,37*10 ⁵ ± 6,29*10 ⁵	1,27*10 ⁸ ± 2,01*10 ¹⁹	1,00*10 ⁵ ± 8,40*10 ⁵	7*10 ⁵ ± 6,02*10 ⁷
B4 ± SE	0,71 ± 0,19	6,74 ± 2,84	0,29 ± 0,82	0,32 ± 10,05
R ²	0,99956	0,99824	0,99405	0,93010

* *t* = tiempo (días). *T* = temperatura (grados-día). SE = error estándar.

** En el caso de Góriz, aplicamos el gradiente térmico dada la evidente mejoría del ajuste y por la pronunciada diferencia de altitud y situación del bosque de *P. uncinata* muestreado (220 m de desnivel). N = 7 en *P. uncinata*, n = 3 en *P. sylvestris*.

Todo ello se resume afirmando que la caída máxima de acículas en *P. sylvestris* se adelanta en el tiempo, mientras que en *P. uncinata* se “estira” a lo largo del otoño, comenzando antes su caída elevada de acículas y retrasando su tasa máxima de caída alrededor de un mes respecto a *P. sylvestris*. Si la variable independiente son los grados-día, *P. uncinata* pierde casi todas sus hojas en una variación mínima del sumatorio de temperaturas diarias superiores a 5° C, es decir, durante un período otoñal ya frío.

Sucesión de fenofases y diferencias en las acículas

Tal como se aprecia en la Fig. 6, a principios de junio ya se había producido un notable crecimiento de los brotes de *P. uncinata* en La Estiva, mientras que el crecimiento en grosor del tronco comenzó más tarde. La formación de la mayoría de las células del anillo se retrasó ligeramente respecto al grosor del anillo. Además, la elongación de ramas cesó rápidamente, mientras que el crecimiento en grosor del tronco se alargó de uno a dos meses más. La caída de acículas se produjo en su mayor parte una vez que las ramas, las hojas y el anillo del año estuvieron completamente formados.

Las acículas de la hojarasca de una y otra especie son similares en longitud, pero difieren fuertemente en el peso seco. Así, las acículas de *P. uncinata* pesan como promedio más de dos veces las de *P. sylvestris* en el área de estudio y año muestreado — 1993— (Tabla 3).

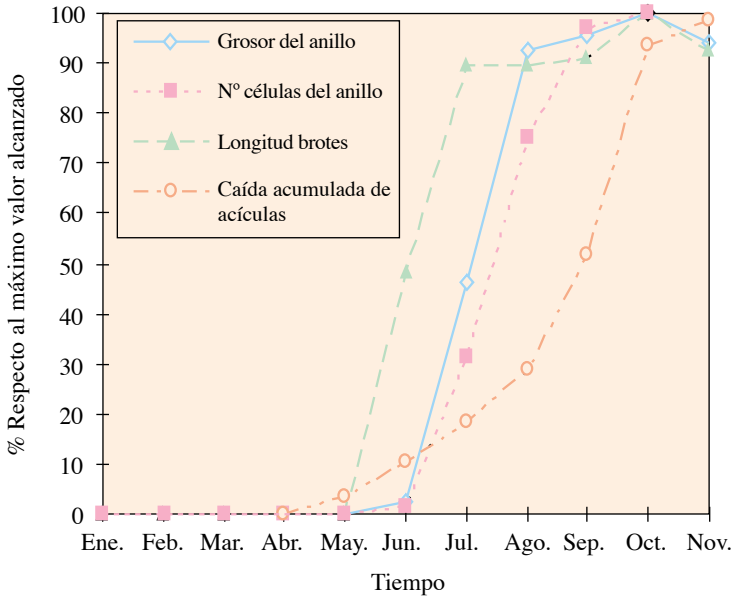


Fig. 6.—Crecimiento mensual y caída de acículas en *P. uncinata* en la localidad de La Estiva, desde enero de 1993 a marzo de 1994

Se indica la caída acumulada de acículas a lo largo del año, el crecimiento en longitud de las ramas, así como el aumento en grosor y número de células del nuevo anillo, siendo todo ello el porcentaje respecto al máximo valor alcanzado por las distintas variables.

Monthly variation of the last tree ring width and number of cells layers, shoot length and needle fall between January of 1993 and March of 1994

The points represent the percentage of the annual maximum value

DISCUSION

En las localidades muestreadas en este estudio, *P. uncinata* y *P. sylvestris* mostraron patrones generales similares en el crecimiento y en la caída de acículas. Dicha similitud se explica tanto por la cercanía genética entre ambas especies, que frecuentemente se hibridan, como por las condiciones climáticas y ecológicas de las diferentes localidades, que son relativamente semejantes.

En los Pirineos Centrales, el crecimiento en grosor del anillo de *P. sylvestris* y *P. uncinata* comenzó entre el 8 de mayo y el 10-11 de junio y finalizó entre el 16 de septiembre y el 12 de octubre, por lo que el período de crecimiento se extendió unos 124 ± 30 días. No obstante, la mayoría del crecimiento en grosor del tronco se produjo en un corto período de tiempo y, posteriormente, se produjo un lento crecimiento, con un oscurecimiento de la madera tardía que se prolongó incluso tras finalizar el crecimiento (Camarero *et al.*, 1998). En 1993, en algo más de un mes —entre el 10-11 de junio y el 18 de julio—, se produjo de un 75 a un 90% del crecimiento total del anillo, por lo que podemos decir que el pulso principal de crecimiento ocurrió al comienzo del verano, no al principio de la primavera como

habían sugerido algunos autores al estudiar otras localidades de *P. uncinata* en los Pirineos y el Sistema Ibérico (Ruiz-Flaño, 1988; Rolland, Florence Schueller, 1994). Los estudios dendroclimáticos antes citados no están en desacuerdo con los nuestros (Camarero *et al.*, 1997, 1998), ya que los autores encuentran fuertes relaciones positivas entre el crecimiento del anillo y las altas temperaturas de la primavera y, sobre todo, del verano (Creus, Puigdefábregas, 1976; Ruiz-Flaño, 1988; Gutiérrez, 1991). Es muy posible que la bonanza climática durante la primavera haga posible una mayor fotosíntesis y un acúmulo temporal de reservas que permitan a la planta desarrollar un mayor crecimiento a comienzos del verano. Estos desfases temporales entre clima y crecimiento son bien conocidos, y operan incluso a escalas anuales, tal como encontraron Mikola (1962) e Isik (1990) al estudiar el crecimiento de yemas y ramas de *P. sylvestris* y *P. nigra*, respectivamente.

Podríamos pensar que nuestros datos fenológicos de un año concreto se ajustan bastante bien a los habituales de la población, ya que los datos climáticos del año muestreado (1993) y de la primera mitad del anterior (1992) sugieren que se escogió un período de tiempo muy usual y normal para las localidades estudiadas. Este periodo se caracterizó sobre todo por sus inviernos secos y otoños húmedos y fríos, algo habitual —no obstante— en el territorio.

Todo ello sugiere la necesidad de realizar y contrastar estudios como los dendroclimáticos —realizados sobre largas escalas de tiempo— junto a otros centrados en conocer el crecimiento en cortas escalas de tiempo (Serre-Bachet, 1976). El segundo tipo de estudios, en el que se enmarca éste, podrían servir para interpretar correctamente los resultados obtenidos en estudios del primer tipo.

Otro dato que apoya la hipótesis de que el crecimiento de estos árboles está limitado por la temperatura, es el hecho de que tanto el crecimiento en grosor del tronco como el número de células es significativamente mayor en la localidad de *P. sylvestris* orientada al SW (Espierba) que en la situada al N-NW (Plan). Ello se corresponde con otros trabajos llevados a cabo en el Pirineo, que señalan el mayor grosor del anillo de los pinos situados en la solana frente a los de la umbría, debido a que en la primera situación hay tres semanas más con temperaturas mayores de 5° C (Florence Schueller, Rolland, 1995a). Además del menor crecimiento total, *P. uncinata* en La Estiva experimenta un retraso del crecimiento del tronco respecto a otras localidades, tanto en lo que se refiere al comienzo del crecimiento como a la tasa máxima de éste. Este retraso puede deberse a que dicha localidad es la situada a mayor altitud, habiéndose encontrado en otros trabajos comportamientos similares al aumentar la altitud o la latitud (Daubenmire, 1955; Leikola, 1969). Este retraso inicial se contrarresta con un crecimiento acelerado durante el resto del verano, también observable en la otra localidad estudiada de *P. uncinata*, donde parecen apreciarse aumentos tardíos en el número de células del anillo durante los primeros meses del otoño.

La baja influencia de la precipitación a la hora de determinar el crecimiento de estas especies, se ve corroborada por la bibliografía existente, donde se cita con frecuencia que en las áreas elevadas o de gran latitud, el crecimiento se ve influenciado principalmente por la temperatura y no por la precipitación, ya que el agua no es en estos casos un factor limitante sobre el crecimiento vegetal (Kozlowski, 1971; Fritts, 1976; Grace, Norton, 1990; Florence Schueller, Rolland, 1995a).

P. sylvestris presenta mayor crecimiento en el grosor del anillo que *P. uncinata*. Sin embargo, el número medio de células por anillo tan solo es significativamente más elevado en la localidad de Espierba, siendo similar en los ejemplares de *P. sylvestris* de Plan respecto a los de *P. uncinata* de las dos localidades estudiadas. De esta manera, *P. sylvestris*

presenta en ocasiones mayores crecimientos que *P. uncinata* pero igual número de células. Ello se debe al menor diámetro de las traqueidas que suelen tener las especies más tolerantes al estrés (Carlquist, 1975), como ocurre en este caso en *P. uncinata*, especie adaptada a soportar temperaturas más bajas que *P. sylvestris*. Las características de las acículas de ambas especies también parecen mostrar que *P. uncinata* está más adaptado que *P. sylvestris* para soportar mayores grados de estrés ambiental, suponemos que debidos fundamentalmente a las bajas temperaturas y contrastes térmicos de los ambientes subalpinos. Así lo sugiere también la evidente mayor vida media de las hojas de *P. uncinata* (Gil Pelegrín, 1993) y el mayor peso de las acículas caídas de esta especie, si bien faltaría por demostrar que el peso específico en las hojas funcionales sea también mayor en *P. uncinata* que en *P. sylvestris*, aunque nuestros datos parecen suponerlo.

El porcentaje en crecimiento del tronco es mayor que la formación de células durante los primeros meses de crecimiento (junio y julio). Ello se debe a que las células formadas durante esta estación —madera temprana—, son mayores en diámetro radial que las formadas después —madera tardía— (Schweingruber, Kaennel, 1995).

La elongación de los brotes de *P. uncinata* se produce a lo largo de un corto período de tiempo. El 8 de mayo de 1993, la elongación todavía no había empezado, mientras que el 18 de julio se había producido entre un 90% y un 100% del total. Este patrón de rápido crecimiento apical parece ser común al que se produce en otras especies de pinos: por ejemplo, *P. nigra* produce en 45 días el 80% de su elongación apical (Isik, 1990). Sin embargo, el período total de crecimiento posiblemente podría alargarse durante todo el verano en yemas y brotes de *P. uncinata* del Pirineo (Gil Pelegrín, 1993). De todas maneras, se ha de tener en cuenta que, al menos en algunas especies de pinos, la localidad y las condiciones climáticas del año son factores que pueden hacer variar fuertemente el patrón fenológico, tanto de la formación del anillo de crecimiento como de la elongación de las ramas (Cremer, 1973).

En cuanto a la caída de acículas, *P. sylvestris* tiene una tasa de caída mucho mayor que *P. uncinata*, debido tanto a la mayor densidad de árboles en el bosque como a la mayor cantidad de hojas producidas y su menor duración en *P. sylvestris*. Este hecho se deriva de las diferencias genéticas entre las dos especies, así como de las mejores condiciones ambientales que poseen las localidades de baja altitud, donde se ubica la segunda especie (Albrektson, 1988). Las diferencias que se observan entre las dos especies en la caída estacional de acículas no son muy aparentes. Los máximos de caída se producen en ambos pinos durante el otoño, *P. uncinata* muestra un retraso en la caída máxima respecto a *P. sylvestris*, aunque se debería llevar a cabo una demostración más evidente, con un mayor número de muestras. En la primera especie, este período se extiende desde mediados de septiembre a mediados de octubre, mientras que en *P. sylvestris* la tasa máxima se produce entre mediados de agosto y mediados de septiembre. La diferencia podría ser una respuesta al mayor estrés térmico que soporta *P. uncinata*, lo que condiciona una mayor duración de sus hojas. Además, *P. uncinata* “estira” la tasa máxima de caída de acículas, mientras que *P. sylvestris* concentra dicha caída en un corto lapso de tiempo. Un largo período de retranslocación de los nutrientes de las hojas de *P. uncinata*, podría causar este retraso en la caída de sus acículas respecto a *P. sylvestris* (Escudero *et al.*, 1992; Gil Pelegrín, 1993). El corto período vegetativo en las localidades de alta altitud, ocupadas en este caso por *P. uncinata*, favorece una caída de hojas poco comprimida en el tiempo y una mayor longevidad de las acículas para recuperar así la inversión realizada por el árbol (Kikuzawa, 1991).

Pausas (1993) encontró en un bosque de *P. sylvestris* del Pirineo Catalán una tasa máxima de caída de acículas en octubre, con unos mínimos invernales muy marcados. Los resul-

tados de Alvera (1973), sobre *P. sylvestris* del Pirineo Aragonés, muestran también un máximo de caída en octubre y valores elevados en septiembre y noviembre. Sin embargo, en la sierra de Béjar (Salamanca), Santa Regina, Gallardo (1985) encuentran que el mayor aporte de hojarasca total en un bosque de *P. sylvestris* se produce en diciembre, mientras que en los dos meses anteriores el aporte es menor; siguiendo la caída de acículas este mismo patrón. Estas diferencias observadas entre localidades no sólo son debidas a factores ambientales propios de cada localidad, que tienen gran importancia (clima, suelo, etc.), sino también a sucesos puntuales como las características climáticas de la temporada muestreada, especialmente la precipitación y el viento.

Si comparamos la disposición mensual de estas fenofases en *P. uncinata*, observamos que la elongación de las ramas parece adelantarse al crecimiento en grosor del tronco. Este retraso del crecimiento del tronco respecto al de las ramas, ya ha sido cuantificado en algunos trabajos con otras especies de pinos (Kozłowski *et al.*, 1991). El hecho de que el crecimiento de los brotes preceda al crecimiento en grosor se debe a que el segundo depende en gran medida de las nuevas hojas. Estas sintetizan auxina, hormona que “despierta” y activa al cambium (Kozłowski, *et al.*, 1991). El crecimiento de las nuevas ramas laterales, las que se dividen y nacen en la base de las ramas principales (o apicales), se retrasa unas semanas respecto a la elongación de las ramas principales, pero finaliza rápidamente. Asimismo, el crecimiento de la nueva cohorte de hojas se produce unas semanas después de iniciada la elongación de las ramas (Isik, 1990; Gil Pelegrín, 1993). El crecimiento de los brotes parece ser un proceso más concentrado en el tiempo que el crecimiento en grosor del tronco. En otras especies y localidades también se han observado tendencias similares (Kozłowski, *et al.*, 1991).

La sucesión de las distintas fenofases en *P. uncinata* parece seguir un patrón lógico en el que una vez comenzados los meses de mejoría climática se desarrollan los brotes. De ellos nacen y finalizan rápidamente su crecimiento la nueva cohorte de hojas. A partir de ahí, los productos derivados de la fotosíntesis, generados por las hojas nuevas y viejas, se invierten en finalizar el crecimiento en grosor y quedan parcialmente almacenados, determinando en parte el crecimiento de brotes, anillo y hojas del año siguiente. Las hojas más viejas permanecerán en el árbol mientras el período favorable continúe, hasta el otoño, retranslocando antes de su abscisión algunos de sus componentes.

CONCLUSIONES

La mayoría del crecimiento en grosor del tronco se produce en un corto período de tiempo, entre mitad de junio y mitad de julio. Sin embargo, éste no parece finalizar hasta mitad de septiembre o principios de octubre en los Pirineos Centrales durante 1993.

El comienzo del crecimiento de los anillos se adelanta ligeramente en las localidades situadas a menor altitud, ocupadas por *P. sylvestris*.

El crecimiento radial en grosor es mayor en las poblaciones de *P. sylvestris* que en las de *P. uncinata*, si bien el número de células del anillo no siempre es mayor en la primera especie.

El comienzo del crecimiento de los brotes de *P. uncinata* parece adelantarse ligeramente al crecimiento en grosor del tronco, produciéndose en un corto periodo de tiempo.

La caída de acículas es cinco veces menor en el bosque de *P. uncinata* que en el de *P. sylvestris*.

El patrón mensual de caída de acículas es parecido en ambas especies, con máximos en el otoño.

El peso seco promedio de las acículas caídas es mayor en *P. uncinata*, y el diámetro de las traqueidas es menor. Todas estas diferencias estructurales y fenológicas son adaptaciones a ambientes con un período vegetativo más corto y con una mayor limitación térmica que los ocupados por *P. sylvestris*.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la ayuda de Carmen Pérez en la elaboración gráfica, así como de Mónica Bardají, Pilar Castro, Elia Salomón y un revisor anónimo en las correcciones finales y en el muestreo de campo. Este trabajo ha sido realizado gracias a la concesión de una beca FPI (AP93 72784356) al segundo autor y parcialmente por el proyecto CICyT AMB95-0160.

SUMMARY

Seasonal growth and needle fall in *Pinus sylvestris* and *P. uncinata*

In this work, we study monthly development of tree-ring, elongation of branches, needle fall for *Pinus sylvestris* L., *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Central Pyrenees during 1993. Tree-ring formation happens from early June to late September, but most tree-ring growth happens from mid June to mid July. *P. sylvestris* starts its tree-ring development before *P. uncinata*. *P. uncinata* begins its growth of shoots earlier than its tree-ring growth. Needle fall reaches its maximum in autumn. *P. uncinata* shows a delayed maximum rate of needle fall, a longer period of fall of most of its needles compared to *P. sylvestris*. This delay, the greater needle dry weight, and the smaller average radial diameter of *P. uncinata* tracheids compared with *P. sylvestris*, show *P. uncinata* adaptations to environments with more stress.

KEY WORDS: Growth
Litterfall
Tree ring
Pyrenees
Pinus sylvestris
Pinus uncinata

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALBREKTSON A., 1988. Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in relation to site quality, stand age and latitude. Scand. J. For. Res., 3, 333-342.
- ALVERA B., 1973. Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: Pinar con acebo de San Juan de la Peña: 1) Producción de hojarasca. Pirineos, 109, 17-29.
- BRAY J.R., GORHAM E., 1964. Litter production in forest of the world. Adv. Ecol. Research, 2, 101-157.
- CALVO HARO R.M., GONZALEZ ANDUJAR J.L., PEREZ BOADA S., 1994. Manual de modelos no lineales en los ámbitos agronómico, ganadero y forestal. Ed. MAPA, Madrid, 110 pp.
- CAMARERO J. J., GUERRERO-CAMPO J., GUTIERREZ E., 1997. Formación del anillo de crecimiento y clima: un ejemplo de modelos para *Pinus uncinata* Ram. y *Pinus sylvestris* L. en los Pirineos Centrales. Ecología, 11, 235-254.
- CAMARERO J.J., GUERRERO-CAMPO J., GUTIERREZ E., 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* Ram. y *Pinus sylvestris* L. in the Central Spanish Pyrenees. Arctic and Alpine Research, 30, 1-10.
- CARLQUIST S., 1975. Ecological strategies of xylem evolution. Ed. Univ. of California Press. Berkeley, 259 pp.
- CREBER G.T., CHALONER W.G., 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. Bot. Rev., 50, 357-448.

- CREMER K.W., 1973. Seasonal patterns of shoot development in *Pinus radiata* var. Aust. For. Res., 6, 31-52.
- CREUS J., PUIGDEFABREGAS J., 1976. Climatología histórica y dendrocronología del *Pinus uncinata* Ramond. Cuadernos de Investigación (Geogr. e Historia, Logroño), 2, 17-30.
- DAUBENMIRE R.F., 1955. Xylem layers of trees as related to weather and altitude in the northern Rocky Mountains. Ecology, 36, 456-463.
- DEL BARRIO G., CREUS J., PUIGDEFABREGAS J., 1990. Thermal seasonality of the high mountain belts of the Pyrenees. Mountain Research and Development, 10, 227-233.
- DIXON K. R., 1976. Analysis of seasonal fall in north temperate deciduous forests. Oikos, 27, 300-306.
- ESCUADERO A., DEL ARCO J.M., 1987. Ecological significance of the phenology of leaf abscission. Oikos, 49, 11-14.
- ESCUADERO A., DEL ARCO J.M., SANZ I.C., AYALA J., 1992. Effects of leaf longevity, retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. Oecologia, 90, 80-87.
- FLORENCE SCHUELLER J., ROLLAND C., 1995a. Influence de l'altitude, de l'exposition et du climat sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) en Cerdagne (Pyrénées Orientales Françaises). Pirineos, 145-146, 23-34.
- FLORENCE SCHUELLER J., ROLLAND C., 1995b. Influence stationelle sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.). Schweiz. z. Forstwes., 145, 739-755.
- FRITTS H.C., 1976. Tree rings and climate. Ed. Academic Press. London, 567 pp.
- FRITTS H.C., VAGANOV E.A., SVIDERSKAYA I.V., SHASKIN A.V., 1991. Climatic variation and tree-ring structure in conifers: empirical, mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness, wood density. Climate Research, 1, 97-116.
- GENOVA R., 1987. Análisis y significado de los anillos de crecimiento de dos especies forestales: *Pinus uncinata* y *Pinus sylvestris*, en la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Dpto. Ecología, Universidad de Barcelona.
- GIL PELEGRIN E., 1993. Estudios ecofisiológicos sobre *Pinus uncinata* Mill. en el límite superior de la especie. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid. 231 pp.
- GONZALEZ M.I.M., GALLARDO J.F., 1982. El efecto hojarasca: una revisión. An. Edaf. Agrobiol., 41, 1129-1157.
- GRACE J., NORTON D.A., 1990. Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree growth-rings. Journal of Ecology, 78, 601-610.
- GUTIERREZ E., 1990. Dendroecología de *Pinus sylvestris* L. en Cataluña. Orsis, 5, 23-41.
- GUTIERREZ E., 1991. Climate tree-growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish Pre-Pyrenees. Acta Oecol., 12, 213-225.
- ISIK K., 1990. Seasonal course of height and needle growth in *Pinus nigra* grown in summer-dry Central Anatolia. Forest Ecology and Management, 34, 261-270.
- KIKUZAWA K., 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit, leaf longevity of trees and their geographical pattern. Am. Nat., 138, 1250-1263.
- KOZLOWSKI T.T., 1971. Growth and development of trees. Physiological Ecology, 1. Ed. Academic Press. New York, 443 pp.
- KOZLOWSKI T.T., KRAMER P.J., PALLARDY S.G., 1991. The physiological ecology of woody plants. Physiological ecology. Ed. Academic Press. San Diego, 657 pp.
- LEIKOLA M., 1969. The influence of environmental factors on the diameter growth of young trees. Acta For. Fenn., 92, 1-44.
- MIKOLA P., 1962. Temperature and tree growth near the northern timberline. In: Tree growth, Kozlowski T., ed, Ronald Press, New York, pp. 265-274.
- PAUSAS J.G., 1993. Litterfall in two Pyrenean stands of *Pinus sylvestris* L. under different environmental conditions. Fol. Bot. Misc., 9.
- ROLLAND C., FLORENCE SCHUELLER J., 1994. Relationships between mountain pine and climate in the french pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method. Pirineos, 143-144, 55-70.
- RUIZ-FLAÑO P., 1988. Dendroclimatic series of *Pinus uncinata* R. in the central Pyrenees and in the Iberian System, Spain. A comparative study. Pirineos, 132, 49-63.
- SANTA REGINA I., GALLARDO J.F., 1985. Producción de hojarasca en tres bosques de la Sierra de Béjar (Salamanca). Mediterránea Ser. Biol., 8, 89-101.
- SCHWEINGRUBER F.H., KAENNEL M. (Compilers), 1995. Multilingual glossary of dendrochronology: terms and definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. Ed. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Haupt. Birmensdorf. Berne, 467 pp.
- SERRE-BACHET F., 1976. Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Oecol. Plant., 11, 143-171.
- SPSS, 1995. Statistical Package for the Social Sciences. SPSS Inc. 1989-1995. Chicago, Illinois, USA.