

Estructura de edades, tamaños y crecimiento en una población local de piruétano (Córdoba, España)

S. Arenas-Castro^{1,*}, J. Fernández-Haeger², D. Jordano-Barbudo²

(1) Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 21 Prague 6 (Suchdol), Czech Republic.

(2) Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal (Área de Ecología), Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

* Autor de correspondencia: S. Arenas-Castro [b62arcas@uco.es; sarenascastro78@gmail.com]

> Recibido el 18 de febrero de 2015 - Aceptado el 17 de junio de 2015

Arenas-Castro, S., Fernández-Haeger, J., Jordano-Barbudo, D. 2015. Estructura de edades, tamaños y crecimiento en una población local de piruétano (Córdoba, España). Ecosistemas 24(2): 7-14. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.02

Durante las últimas décadas, la notable proliferación de estudios dendrocronológicos en España ha contribuido significativamente al avance del conocimiento de la estructura y dinámica de las masas forestales. Sin embargo, las investigaciones realizadas se han centrado principalmente en especies de mayor interés forestal, en detrimento de otras que sin embargo presentan un notable interés ecológico. Un caso paradigmático es el piruétano (*Pyrus bourgaeana*, D), especie virtualmente desconocida desde el punto de vista ecológico, aunque tipificada como especie característica de los ecosistemas Mediterráneos. Con objeto de describir la estructura poblacional de esta especie, a través del análisis de los anillos de los árboles obtuvimos la edad y tamaño de 122 individuos con DAP > 5 cm, localizados en dos zonas adyacentes (olivar abandonado y dehesa de encinas) en Sierra Morena (Córdoba, España). La edad media de los individuos fue de $\approx 37 \pm 12$ años, siendo el más longevo de 80 años, y el tamaño de los árboles fue muy variable, entre 10 y 35 cm. El diámetro del tronco no fue un buen predictor de la edad de los árboles, ya que incluso encontramos diferencias muy llamativas en la relación diámetro de tronco-edad entre árboles muy próximos. Tanto la edad como la tasa de crecimiento de los piruétanos del olivar abandonado, fueron significativamente mayores que en los árboles de la dehesa. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la historia de manejo llevada a cabo en el área de estudio durante los últimos 50 años, ya que no existen efectos negativos denso-dependientes sobre la tasa de crecimiento.

Palabras clave: anillos de los árboles; crecimiento radial; Dendroecología; dinámica de poblaciones; *Pyrus bourgaeana*

Arenas-Castro, S., Fernández-Haeger, J., Jordano-Barbudo, D. 2015. Structure of ages, sizes and growth in a local population of the Iberian wild pear (Cordoba, Spain). Ecosistemas 24(2): 7-14. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.02

In recent decades, the remarkable proliferation of dendrochronological studies in Spain has contributed significantly to advancing knowledge of the structure and dynamics of forests. However, researches have focused mainly on forest species of greatest interest, to the detriment of other species which have a greater ecological interest. A paradigmatic case is the Iberian wild pear (*Pyrus bourgaeana*, D), a virtually unknown species from the ecological point of view, although classified as characteristic species of Mediterranean ecosystems. In order to describe the population structure of this species, through the tree-rings analysis we obtained the age and size of 122 individuals with DBH > 5 cm, located in two adjacent areas (abandoned olive grove and meadows of Oaks or dehesa) in Sierra Morena (Cordoba, Spain). The mean age of trees was $\approx 37 \pm 12$ years, the oldest was 80, and the tree sizes were highly different, between 10 and 35 cm. Trunk diameter was not a good predictor of the tree-age, because even we found very striking differences in the age and trunk diameter relationship between closely spaced trees. Both age and growth-rates of trees in the abandoned olive grove were significantly higher than in the trees of the Dehesa. These differences could be related to the management history conducted in the study area during the last 50 years, because there are no negative density-dependent effects on growth-rates.

Key words: tree rings; radial-growth; Dendroecology; population dynamic; *Pyrus bourgaeana*

Introducción

Durante décadas, la gestión y la investigación de ecosistemas forestales han estado fundamentalmente orientadas a la explotación de la madera, principalmente de coníferas y de árboles caducifolios de rápido crecimiento e interés comercial en bosques templados. A partir de los 80, el número de estudios sobre las tendencias de crecimiento y edad de los bosques ha aumentado progresivamente (Spiecker et al. 1996). Además, el análisis de la abundancia y del crecimiento de los árboles en bosques templados y en plantaciones forestales, agrupados por clases de edad

y de tamaño, ha sido un enfoque clásico para describir la dinámica del bosque (Abrams et al. 1995; Sillett et al. 2010). Para ello, se han utilizado diferentes técnicas entre las que destaca el análisis de los anillos de crecimiento (Fritts 1976; Schweingruber 1988; 1996). Estos permiten reconstruir la historia de masas forestales y estudiar tendencias de productividad a largo plazo (Boisvenue y Running 2006). Sin embargo, en contraste con los bosques de coníferas y con los bosques templados caducifolios, el bosque mediterráneo ha carecido de interés forestal comercial, lo que explica que su estudio haya atraído comparativamente mucha menos atención.

En la región mediterránea, el objetivo de obtención de madera ha perdido el enorme protagonismo que llegó a tener en las décadas de los 50 y 60 del pasado siglo, de tal manera que importantes superficies de antiguas plantaciones forestales en mal estado y de escasa productividad están siendo gestionadas con el objetivo de lograr su transformación progresiva en bosque mediterráneo (Plieninger et al. 2003). En este sentido, la gestión del bosque mediterráneo debe estar orientada a objetivos múltiples que guardan muy poca relación con la explotación de la madera, como la explotación de ganado en extensivo, de la caza, del corcho, la conservación de la biodiversidad, la protección de cuencas, la educación ambiental y las actividades de ocio en la naturaleza, entre otros (De Dios et al. 2007). Es por ello que, realizar una buena gestión que logre conciliar objetivos tan diversos, requiere un conocimiento sólido de la estructura y dinámica de este ecosistema, así como de las tasas de crecimiento de los árboles y su productividad, en el que la vegetación leñosa juega un papel muy importante (Garnier et al. 2004; Valladares et al. 2008). Por otro lado, algunas técnicas básicas en el estudio de masas forestales son de difícil aplicación en especies típicas del bosque mediterráneo. Especialmente la datación de árboles a partir de la identificación de anillos de crecimiento en testigos de madera extraídos de los troncos, o su medición para estimar tasas de crecimiento. En efecto, mientras que los anillos son relativamente fáciles de determinar y medir en coníferas y especies frondosas de crecimiento rápido de bosques templados, su correcta identificación en especies leñosas mediterráneas es una tarea complicada (Cherubini et al. 2003). A esto hay que añadir que las especies mediterráneas presentan una arquitectura más variable y con patrones de ramificación más complejos que las coníferas, lo que hace más problemático el desarrollo de modelos alométricos tan exactos como los existentes para este último grupo.

Por todo lo anteriormente expuesto, el conocimiento de la estructura de poblaciones de especies leñosas mediterráneas y de sus tasas de crecimiento es aún limitado o prácticamente nulo en el caso de algunas especies. Un caso paradigmático es el peral silvestre ibérico o piruétano (*Pyrus bourgaeana*, D.), un pequeño árbol caducifolio que está tipificado como especie característica del bosque mediterráneo en Andalucía (Cabezudo y Pérez Latorre 2004) y considerada habitual y diagnóstica de la dehesa en la península ibérica (Díaz y Pulido 2009). Además, ofrece valiosos recursos tróficos en forma de hojas palatables y de frutos carnosos durante la sequía estival, cuando el alimento y el agua escasean (Arenas-Castro 2012). Por esta razón, podría ser considerada como una especie "clave" para el equilibrio de este tipo de ecosistemas. Sin embargo, *P. bourgaeana* es una especie poco abundante o rara, que parece presentar problemas serios de regeneración natural (datos sin publicar), y cuya ecología es virtualmente desconocida, ya que ni siquiera aparece mencionada en el Tercer y último Inventario Forestal Nacional (1997-2007). Aunque *P. bourgaeana* es considerado un endemismo Mediterráneo Ibero-Atlántico-Magrebí, exclusivo del centro y SW de la península ibérica (Valdés et al. 1987; Aedo y Aldasoro 1998), presenta una distribución muy reducida, prácticamente restringida al suroeste de la península ibérica (Arenas-Castro et al., datos sin publicar). La falta de información sobre *P. bourgaeana* es patente, con la excepción de alguna información descriptiva publicada hace algunas décadas (Aldasoro et al. 1996; Muñoz Garmendia y Navarro 1998) y los recientes aportes por Arenas-Castro et al. (2013, 2014) en el análisis de técnicas de teledetección para mapear individuos de esta especie, y Fedriani et al. (2010) centrados en la dispersión de semillas.

Por tanto, el objetivo de este estudio fue describir la dinámica del crecimiento radial y la edad de *P. bourgaeana* utilizando datos de anillos de crecimiento de los árboles, en dos hábitats diferentes, una dehesa y un olivar abandonado. De manera específica, (1) determinar la composición y estructura demográfica de la población mediante técnicas dendrocronológicas; (2) analizar el crecimiento de los individuos de la población objeto de estudio; (3) evaluar

cómo varía el crecimiento anual en función del tamaño y edad de los individuos; (4) analizar la correlación entre diámetro del tronco y la edad del árbol; (5) determinar la influencia de la competencia sobre el crecimiento radial de los individuos.

Material y Métodos

Área de estudio

El área de estudio (Fig. 1), de aproximadamente 230 ha, se localiza en Sierra Morena (37°53'53.53"N y 4°58'49.61"W), en la provincia de Córdoba (Andalucía, España). La altitud media es de 348 m.s.n.m., con máximos de 477 y mínimos de 252. La pendiente media es del 21 %, con máximos del 66 %, y la orientación predominante en las laderas es Sur. Las precipitaciones medias mensuales oscilan entre los 1.6 mm de julio y los 89.7 mm de noviembre, con reparto de lluvias durante el otoño, invierno y primavera, y sequía en verano. El ecosistema predominante es la dehesa típica de encinas (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) dispersas entre pastizales de una alta diversidad, donde predomina la ganadería en extensivo y la caza como principales fuentes de ingresos. Quedan escasos enclaves y de superficie limitada donde aún se conservan formaciones originales de bosque mediterráneo de hoja perenne. Una sección del área de estudio está ocupada por un olivar (*Olea europaea*) de producción tradicional, cuya explotación fue abandonada en los años 50, y que en la actualidad y desde mediados de los años 80 soporta una elevada carga de ganado ovino, mostrando signos evidentes de sobrepastoreo. Aun existiendo una ligera recuperación en cuanto a la vegetación por falta de laboreo y manejo del ganado, la excesiva carga ganadera a la que está sometida el área de estudio ha provocado un incremento de sobrepastoreo y ramoneo sobre ésta, quedando evidente en las características físicas (como la compactación) y químicas (falta de nutrientes) del suelo (Greenwood y McKenzie 2001), que pueden provocar la aparición de procesos sinérgicos como la erosión, pérdida de cubierta vegetal, reducción de la riqueza de especies y cambios microclimáticos, entre otros.

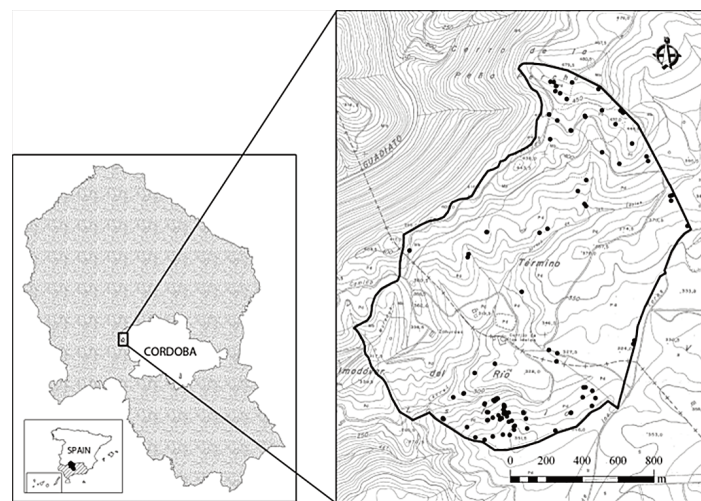


Figura 1. Área de estudio. Los puntos rellenos representan la localización de los árboles en el área de estudio.

Figure 1. Study area. Filled dots represent the location of the trees in the study area.

Muestreo y recogida de datos

Mediante SIG se generó una malla con cuadrículas de 25 x 25 metros sobre imágenes aéreas de 0.5 x 0.5 metros del área de estudio de diferentes años, que permitió cartografiar todos los individuos de piruétano cuyo diámetro a la altura del pecho (DBH) fue > 5 cm. En total se localizaron 122 árboles, que fueron separados en dos grandes tipos de hábitats diferenciados por su vegetación,

su manejo y su topografía, dehesa (50) y olivar (72). Con cinta métrica se registró el perímetro del tronco y los diámetros de copa de los árboles. Para determinar su edad y estudiar su crecimiento, mediante una barrena de Pressler (Haglöf) de 60 cm, y en base a la arquitectura del tronco de los piruétanos y su altura, de cada individuo se extrajeron dos testigos de madera perpendiculares entre sí, y a una altura constante de 50 ± 10 cm sobre el suelo. La extracción por la zona del tronco en que la médula se encuentra más distante de la superficie, proporcionó testigos completos (84.4 % con médula). Los testigos extraídos de cada árbol, debidamente montados y etiquetados sobre soportes de madera, fueron sometidos a las técnicas habituales de preparación y tratamiento (Stokes y Smiley 1968, 1996).

Análisis de los anillos de crecimiento

Un total de 244 testigos (2 por cada individuo), fueron analizados. Para llevar a cabo la datación, medición y análisis de los anillos de crecimiento, se aplicó el método descrito en Arenas-Castro et al. (en prensa). Básicamente, consiste en la obtención de imágenes digitales en color de cada core, mediante un escáner de alta resolución, y su posterior análisis mediante herramientas integradas en un SIG libre (DIVA-GIS; <http://www.diva-gis.org/>). A continuación, sobre las imágenes digitales de los testigos escaneadas en color, a escala real y alta resolución, se dataron, contaron y midieron los anillos de crecimiento, tomando como referencia el anillo más externo formado en el período de crecimiento previo a su fecha de extracción (Stokes y Smiley 1968, 1996; Swetnam et al. 1985). Por tanto, la edad fue estimada como el número total de anillos observados en la muestra por recuento. Debido a que los anillos de crecimiento del piruétano son inconspicuos, se prestó una especial atención en la datación de testigos complicados en los que se observaban anillos dudosos (tres casos). Para obtener una datación más fiable, se realizaron comprobaciones rigurosas y, al menos, dos dataciones separadas e independientes por testigo (dos testigos por árbol). Ambas dataciones se tuvieron en cuenta, otorgando más fiabilidad a la realizada sobre el testigo en el que se podían identificar con más claridad los anillos (Rozas 2003). Para ayudar en la datación, como un criterio afín para todos los casos, se tuvieron en cuenta aquellos anillos correspondientes a años característicos por su escasa (anillos estrechos) o abundante (anillos anchos) pluviometría (Kaennel y Schweingruber 1995). En concreto, los anillos correspondientes a los años comprendidos entre 1992-1995 en que hubo una intensa sequía (354, 444, 322 y 272 mm, respectivamente).

Edad y crecimiento de los árboles

El análisis demográfico y el de crecimiento se realizaron, tanto para la población local en su conjunto, como para los árboles del olivar abandonado y la dehesa. Además, y debido a que los anillos de crecimiento de *P. bourgaeana* son de difícil identificación, se utilizó el programa COFECHA (Holmes 1983; Grissino-Mayer 2001) con objeto de identificar posibles errores en los procesos de datación y medición. Debido a que los árboles de esta población son poco longevos, se configuró COFECHA para analizar segmentos desplazados 20 años con 10 años de solapamiento.

Para analizar el crecimiento de los árboles de la zona de estudio, e investigar cómo cambia la tasa de crecimiento con la edad, se utilizó la variable incremento de área basal (ΔAB ; $\text{cm}^2/\text{año}$) obtenida a partir del crecimiento anual del radio del tronco. Para elaborar las curvas de crecimiento, se analizó cómo varía el tamaño de los anillos anuales de crecimiento con la edad, en una muestra de árboles de aproximadamente la misma edad y que, por tanto, han estado expuestos a condiciones ambientales similares a lo largo de su vida. Dado el limitado tamaño de la población de estudio, y para poder contar con un tamaño de muestra adecuado, nos vimos obligados a agrupar árboles nacidos en un mismo período de cinco años, y considerar cada grupo como una cohorte diferente. Escogimos las dos cohortes de árboles con edad suficiente para el estudio y que reunieran el máximo número de individuos.

Las dos cohortes seleccionadas fueron, respectivamente, la formada por árboles de entre 35-39 años de edad ($n=19$) y la constituida por árboles de 40-44 años de edad ($n=26$). Los árboles de una misma cohorte son aproximadamente coetáneos y, por tanto, habrían estado sometidos a las mismas condiciones ambientales e influencias antrópicas. Nos interesaba saber si todos los árboles habían experimentado tasas de crecimiento similares a lo largo de su vida o, si por el contrario, existen diferencias notables. Para ello, se analizó su distribución de frecuencias, distinguiéndose tres clases: árboles con crecimiento "deficiente", los incluidos en el 1^{er} cuartil; árboles de crecimiento "normal", los incluidos en el 2^o y 3^{er} cuartil; y árboles de crecimiento "sobresaliente", los del 4^o cuartil.

Además, teniendo en cuenta que tanto la densidad, como la cobertura de árboles vecinos, son indicadores de la intensidad de la competencia potencial a la que puede estar sometido un árbol, pudiendo condicionar su crecimiento y desarrollo, se exploró el posible efecto de la competencia de árboles vecinos sobre el crecimiento de los piruétanos. Para ello, se delimitó un área de 10 m de radio en torno a cada árbol, y se registró el número de árboles vecinos y su cobertura dentro de dicha área. Finalmente se compararon dichos valores entre el grupo de árboles de crecimiento sobresaliente y el grupo de crecimiento deficiente mediante la prueba estadística no paramétrica *U* de Mann-Whitney.

Resultados

Edad, diámetro y crecimiento

La **Tabla 1** muestra los datos medios en cuanto a edad, diámetro y crecimiento de los árboles con $DBH > 5$ cm en el área de estudio. La edad media de los individuos del área de estudio fue de 36.6 ± 11.9 años, siendo el más longevo de 80 años. La pirámide de edades de la población es invertida (**Fig.2a**), ya que las clases de edad intermedias (30-50 años) son las de frecuencias más altas. Según el test Chi cuadrado de comparación de distribución de frecuencias realizado para la población total, las distribuciones de edad observadas no difieren de las esperadas ($\chi^2=8.04$, g.l. = 6, $p=0.235$).

Se puede observar cómo las clases de edad inferiores están escasamente representadas, lo que refleja sin duda un problema de reclutamiento en los últimos 20-25 años. En cuanto al diámetro de tronco de los árboles, este es muy variable (entre 10 y 35 cm). Las frecuencias más altas se recogen en las clases intermedias (**Fig.2b**). El diámetro medio del tronco de los árboles del olivar fue casi el doble que el de los de la dehesa, y las diferencias de diámetro entre zonas son estadísticamente significativas ($H(1, N=122) = 31.03110$; $p < 0.01$). En el olivar, la mayoría de los piruétanos tienen entre 11-30 cm de DAP, siendo muy escasos los ejemplares de menor o mayor diámetro que el intervalo indicado. Sin embargo, en la dehesa, la mayoría de los piruétanos tienen menos de 20 cm, dándose las frecuencias más altas en clases pequeñas de DAP.

Tabla 1. Características de los árboles (media \pm de), donde n = tamaño de muestra; Em = Edad media de los árboles; Dm = Diámetro medio; $IRAm$ = Incremento medio anual de radio.

Table 1. Tree features (mean \pm sd), where n = sample size; Em = age average; Dm = diameter average; $IRAm$ = Average annual increase of radius.

Sitio	n	Em (años)	Dm (cm)	IRAm (mm)
Dehesa	50	31.7 \pm 14.8	13.30 \pm 9.33	1.41 \pm 0.68
Olivar	72	39.9 \pm 7.5	20.23 \pm 7.95	1.62 \pm 0.68
Total	122	36.6 \pm 11.9	17.39 \pm 9.17	1.53 \pm 0.68

Tabla 2. Comparación entre pares de testigos de árboles próximos entre sí (≈ 10 m), donde $n = N^\circ$ de anillos (Edad); coeficiente de correlación r de Spearman; probabilidades asociadas ($* = p \leq 0.05$ y $n.s. =$ no significativo).

Table 2. Comparison between pairs of cores of nearby trees (≈ 10 m), where $n =$ number of rings (Age); Spearman's r correlation coefficient; associated probabilities ($* = p \leq 0.05$ and $ns =$ not significant).

Pares de testigos	Altura (m)	Diámetro (cm)	Distancia (m)	n	r
1	3.5	6.52	3.47	18	0.85*
2	2.75	9.05	10.68	23	0.23n.s.
3	5.15	28.5	3.02	39	0.51*
4	6.75	15.04	3.16	42	-0.01n.s.
5	7.4	15.45	7.3	40	0.17n.s.
6	5.1	14.4	8.4	26	-0.19n.s.
7	7.45	13.05	10.11	42	0.19n.s.

Tanto para el conjunto de árboles adultos del área de estudio (r de Spearman=0.58; $p \leq 0.001$; $n=122$), como para el caso de la sección de la dehesa ($r=0.76$; $p \leq 0.001$; $n=50$), la relación entre edad y diámetro de tronco, aunque estadísticamente significativa, es débil. Por el contrario, sorprende la ausencia de correlación entre edad y tamaño en los árboles del olivar ($r=0.17$; $n.s.$; $n=72$). Además, la relación entre la serie maestra para la población de piruétano, generada por COFECHA, y el resto de series individuales, es modesta ($r=0.55$; $p \leq 0.01$; sensibilidad media = 0.247). Estos resultados apuntan a que los árboles muestran tasas de crecimiento muy variables. Así, el análisis de 7 pares de árboles que crecían próximos entre sí, a una distancia de ≈ 10 metros, con edades y tamaño similares, mostró que la correlación entre series de anillos de crecimiento fue casi despreciable y no significativa para 5 pares de testigos, suponiendo un 71.4 % del total (Tabla 2). Esto pone de manifiesto que, bajo las mismas condiciones ambientales, los individuos podrían presentar un patrón de crecimiento diferente.

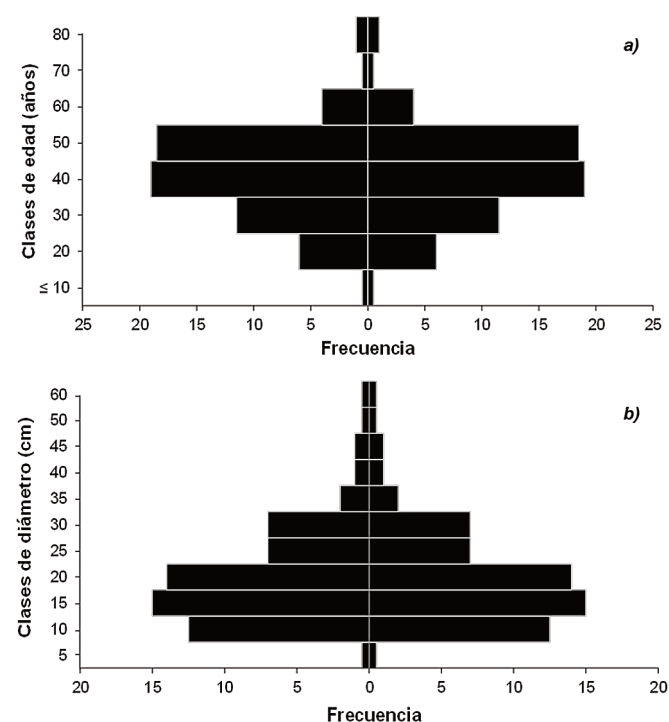


Figura 2. Pirámides de edad a) y diámetro b) de la población de estudio.
Figure 2. Age a) and diameter b) pyramids of the study population.

Análisis del crecimiento

Clases de tamaño

El modelo que ilustra de forma genérica el crecimiento radial del tronco con la edad, viene dado por la curva que relaciona el radio medio del tronco para una determinada edad (clases de edad de 5 años). Si analizamos por separado los árboles del olivar y de la dehesa, observamos que los primeros presentan una mayor homogeneidad de edades y tamaños (Fig.3). A igualdad de clase de edad, los radios medios de los árboles del olivar superan en la mayoría de los casos a los de la dehesa. Esta aproximación al análisis del crecimiento de los árboles presenta serias limitaciones, ya que árboles de edades tan dispares, con toda probabilidad, han experimentado condiciones diferentes en periodos concretos de su vida.

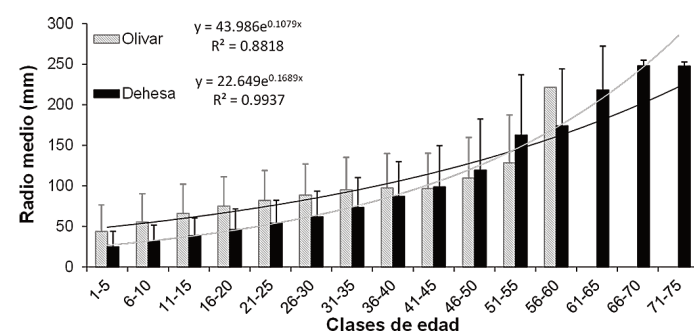


Figura 3. Radio medio de los árboles (media \pm ds) agrupados en clases de edad de 5 años y tipo de regresión. Olivar (línea negra) y dehesa (línea gris).

Figure 3. Average radius of the trees (mean \pm sd) clustered in age classes of 5 years and type of regression. Olive grove (black line) and dehesa (gray line).

Para simplificar, hemos extraído una submuestra de casos que incluye a todos los árboles del área de estudio que han alcanzado o superado la edad de 35 años, limitando las series temporales de valores de radios anuales hasta la edad de 35 años. De esta forma, aseguramos que los tamaños de muestra son adecuados y similares entre años. El análisis de frecuencias de radio final alcanzado por los árboles a la edad de 35 años, permite discriminarlos en tres clases, delimitadas respectivamente por el valor del 1^{er} cuartil, el 2^o y 3^{er} cuartil combinados y el 4^o cuartil. Estas tres clases incluyen, respectivamente, árboles que han tenido un crecimiento “deficiente”, “normal”, y “sobresaliente”. El análisis visual de la Figura 4 pone de manifiesto la variabilidad interindividual, percibiéndose las notables diferencias de crecimiento estadísticamente significativas (test de Kruskal-Wallis, $H = 41.22609$; $g.l. = 3$; $p < 0.001$; $n=45$), que han existido entre individuos de las tres categorías.

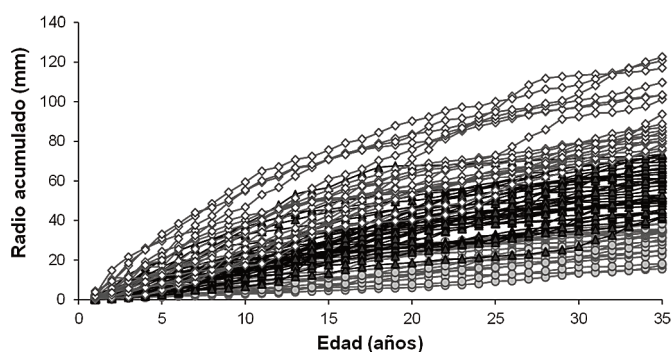


Figura 4. Variación del radio con la edad ($rt = 35$) en tres categorías de árboles: ● “crecimiento deficiente”; ▲ “crecimiento normal”; ◆ “crecimiento sobresaliente”.

Figure 4. Variation of the radius with age ($rt = 35$) in three categories of trees: ● “poor growth”; ▲ “normal growth”; ◆ “outstanding growth”.

Se aprecia que los límites entre ambas clases no son nítidos y, más interesante aún, se observan algunos casos en que la trayectoria del radio con la edad discurre durante varios años por la zona correspondiente a una clase, y después cambian para alcanzar un diámetro final que determina su inclusión en otra clase diferente. En resumen, hay árboles que de forma consistente hasta los 35 años de edad, han crecido más de lo que cabría esperar, y otros que lo han hecho menos. Pero también hay algunos casos de árboles que han experimentado un crecimiento cambiante, que en general y durante algunos años, han crecido mejor o peor que la mayoría, y luego han cambiado para terminar con un crecimiento en general estable.

Variación con la edad

El análisis del crecimiento de los árboles pertenecientes a las dos cohortes de edad similar (5 años de diferencia), permitió investigar el patrón de crecimiento de una manera sistemática. La **Figura 5a** muestra cómo cambia el área basal con la edad, para el conjunto de individuos del área de estudio. Sin embargo, se han combinado los datos de las dos cohortes (35-39 y 40-44 años), ya que no existían diferencias estadísticamente significativas entre ellas (test de *Kruskal-Wallis*, $H = 1.904858$; $g.l. = 1$; $p = 0.1675$; $n=70$). Por otra parte, las curvas que ilustran la variación de la tasa de crecimiento con la edad para los árboles del olivar y de la dehesa muestran importantes diferencias, ya que para cualquier edad del intervalo estudiado, el incremento medio (Δm) anual del área basal fue marcadamente superior en el grupo de árboles del olivar (**Fig.5b**). En conjunto, las diferencias observadas entre los dos grupos de árboles son estadísticamente significativas (test de *Kruskal-Wallis*, $H = 50.75145$; $g.l. = 1$; $p < 0.001$; $n=70$).

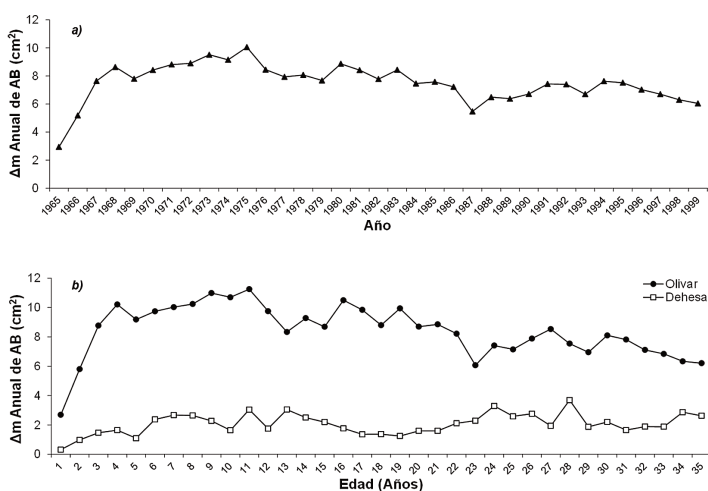


Figura 5. a) Incremento medio de área basal por año para las dos cohortes combinadas. b) Tasa de crecimiento anual en incremento de área basal entre los árboles del olivar ($n=34$) y de la dehesa ($n=11$) para las dos cohortes combinadas.

Figure 5. a) Average increase in basal area per year for both combined cohorts. b) Annual growth rate in basal area increment between olive trees ($n=34$) and dehesa ($n=11$) for two combined cohorts.

Variabilidad del crecimiento entre individuos

Una vez analizado el patrón de crecimiento de la población y observada la variabilidad que, en general, existe entre individuos de la misma edad y entre años, el siguiente paso fue investigar cuáles individuos habían tenido un crecimiento normal, cuáles habían tenido un crecimiento deficiente y cuáles un crecimiento por encima de lo normal o sobresaliente. Para ello se investigó la distribución de frecuencias del incremento de área basal experimentado por los árboles de las dos cohortes combinadas. Tomando como referencia los valores de los cuartiles de la distribución de frecuencias de área

basal, se discriminaron tres categorías de árboles: la primera formada por árboles incluidos en el 1^{er} cuartil, que han tenido un crecimiento inferior categorizado como “deficiente”; la segunda categoría está integrada por los árboles del 2^o y 3^{er} cuartil, de crecimiento “normal”; y la tercera formada por los árboles incluidos en el 4^o cuartil, cuyo crecimiento ha sido “sobresaliente”, tal como recoge la **Tabla 3**.

Tabla 3. Clases de crecimiento en función del incremento de área basal observado: crecimiento sobresaliente (4^o cuartil), crecimiento normal (2^o y 3^{er} cuartil) y crecimiento deficiente (1^{er} cuartil).

Table 3. Growth classes in terms of basal area increment observed: outstanding growth (4th quartile), normal growth (2nd and 3rd quartile) and poor growth (1st quartile).

Cuartiles	Clases (cm ²)	Denominación crecimiento	Frecuencia
1	101.9	Deficiente	12
2	103.8	Normal	21
3	362.5		
4	367.8	Sobresaliente	12

La distribución de los árboles de las tres categorías en el área de estudio no parece aleatoria, ya que se observa una importante asimetría en las frecuencias de árboles con crecimiento sobresaliente y con crecimiento deficiente en el olivar, donde predominan los primeros, y de signo contrario en la dehesa, donde predominan los segundos (**Tabla 4**).

Tabla 4. Frecuencias de árboles por categorías de crecimiento en el olivar y en la dehesa.

Table 4. Frequencies of trees by growth categories in the olive grove and in the dehesa.

	Sobresaliente	Normal	Deficiente	Total
Olivar	10 (29.4 %)	17 (50 %)	7 (20.6 %)	34
Dehesa	2 (18.2 %)	4 (36.4 %)	5 (45.4 %)	11
Total	12	21	12	45

Efectos de la competencia en el crecimiento

Podría ser que, el crecimiento y desarrollo de un árbol en el área de estudio, estuviera condicionado por la competencia a la que puede estar sometido con respecto a sus vecinos. Sin embargo, el incremento de área basal hasta los 35 años, que lógicamente fue muy diferente entre los dos grupos de árboles (los de crecimiento “sobresaliente” y “deficiente”), no guarda ninguna relación estadísticamente significativa con la cobertura de árboles vecinos. Además, la densidad y la cobertura de árboles vecinos fue muy diferente entre árboles (**Fig.6**), pero no entre los dos grupos (Cobertura, U de *Mann-Whitney* = 65; $p = 0.686$ n. s.). Por tanto, hay árboles que han tenido un crecimiento deficiente a pesar de crecer con escasos vecinos a su alrededor y, al contrario, hay árboles que han tenido un crecimiento sobresaliente a pesar de haber crecido rodeados de árboles vecinos.

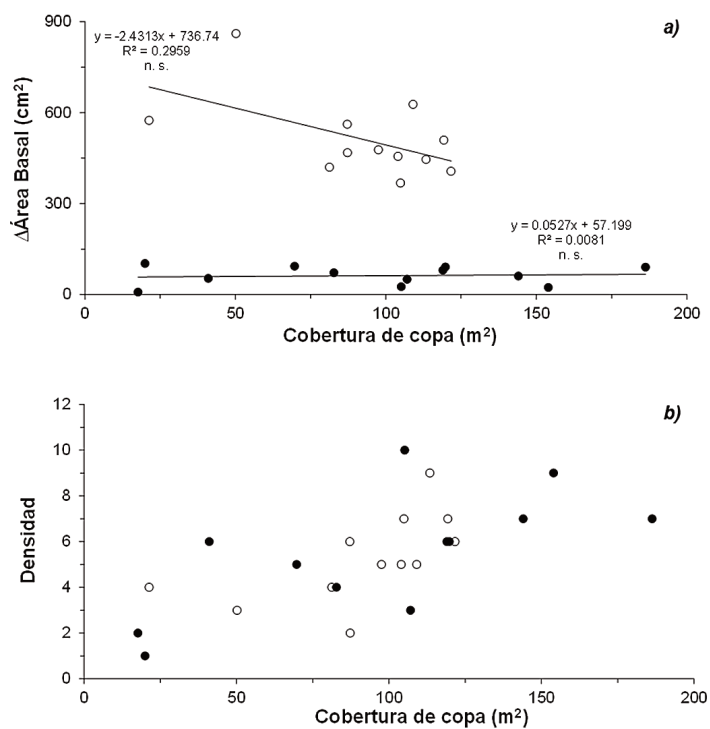


Figura 6. a) Incremento de área basal hasta los 35 años de edad frente a cobertura de árboles vecinos. b) Relación entre densidad de vecinos y su cobertura. Para todos los casos: Puntos vacíos = árboles de crecimiento sobresaliente; Puntos rellenos = árboles de crecimiento deficiente.

Figure 6. a) Basal area increment until 35 years vs. neighboring tree coverage. b) Relationship between neighboring tree density and tree coverage. For all cases: Empty dots = trees with outstanding growth; Filled dots = trees with poor growth.

Discusión

En general, los individuos analizados en el área de estudio (DAP > 5 cm) son árboles poco longevos y de tamaño modesto, aunque muy variable. La edad media ronda los 37 años y el árbol más longevo no llega a los 80 años de edad, mientras que los troncos miden en su mayoría entre 10 y 35 cm de diámetro. Sin embargo, las diferencias de tamaño observadas no se corresponden bien con diferencias de edad, y nuestros resultados muestran que el valor del diámetro del tronco como predictor de la edad es muy limitado. En la práctica, no es posible inferir la edad a partir del diámetro del tronco con un margen aceptable de incertidumbre. No obstante, esta imagen general del conjunto de árboles del área de estudio es un tanto engañosa. Cuando se analizan separadamente los datos de los árboles que crecen en la zona de olivar abandonado y en la zona de dehesa, se constata la existencia de diferencias notables. En primer lugar, los árboles de la zona de olivar tienen un diámetro de tronco significativamente mayor que los de la dehesa. Que existiesen diferencias es lo que cabría esperar teniendo en cuenta la historia de manejo de las dos zonas y las diferentes estructuras de edades de los árboles que las ocupan. La estructura de edades del grupo de piruétanos de la dehesa difiere con respecto a la del olivar, observándose una ligera mayor estabilidad que en este último, además de un reclutamiento moderado, pero continuo, durante los últimos 20-30 años. Sin embargo, el hecho de que las diferencias sean a favor de los árboles del olivar, de edades más homogéneas que las de los árboles de la dehesa, suscita la cuestión de que las tasas de crecimiento han sido diferentes entre ambas zonas a pesar de su proximidad. Por el momento, no tenemos elementos para poder discriminar qué factor o factores han podido determinar las diferencias encontradas entre los piruétanos del olivar abandonado y los de la dehesa. A nivel hipotético, podríamos apuntar condiciones más favorables en el transcurso de la sucesión secundaria para el establecimiento y crecimiento de los piruétanos, o efectos positivos de las antiguas la-

bores agrícolas en el crecimiento posterior de los piruétanos, entre otros. La historia del núcleo de piruétanos del olivar abandonado es llamativa. Las imágenes de la ortofoto del vuelo americano de 1956, así como datos propios, referentes a cambios de manejo y/o usos del suelo, ponen de manifiesto que el olivar, en esa fecha, aún se encontraba en explotación, y que 20-25 años después se abandonó para más tarde dedicarlo a un uso ganadero, marcado por una continua e intensa presión de herbivoría. Es por ello que en el olivar no aparecen individuos de clases de edad temprana, como consecuencia de un escaso o casi nulo reclutamiento en los últimos 25-30 años. Esta ausencia de reclutamiento podemos atribuirla principalmente al intenso aprovechamiento ganadero de ovino y caprino en semi-extensivo al que ha estado sometido durante ese período. Este mismo síndrome de colapso de la regeneración por excesiva presión de ungulados afecta sin duda a otras especies leñosas que producen frutos carnosos (Muñoz et al. 2009). La distribución de frecuencias de edades de los árboles, con unas bien representadas clases de edad entre 35 y 50 años, sugieren que el cambio de manejo que se produjo en la parcela tras el abandono de las labores del olivar y, previsiblemente, antes de que comenzase el intenso aprovechamiento ganadero, supuso una ventana de tiempo durante la cual la regeneración natural del piruétano se vio muy favorecida, estableciéndose muchos individuos que con el paso del tiempo han contribuido a consolidar las actuales clases de edad. No hemos podido precisar con exactitud en qué año se produjo el abandono del olivar, pero es significativo el hecho de que un 51.4 % de los árboles se establecieron durante un periodo de 10 años comprendido entre 1973 y 1983. Por tanto, la población actual en la zona de olivar es resultado de la regeneración ocurrida a partir del abandono del laboreo y la explotación del olivar. Todo ello pone de manifiesto que los distintos manejos a los que han sido sometidos estos dos sectores o unidades, y su evolución temporal, son la causa de las diferencias observadas en la estructura de edades y tamaños de los árboles que crecen en ellas.

El análisis del crecimiento en dos cohortes sucesivas de árboles, todos nacidos en la misma década, ha demostrado una gran variabilidad interindividual. Si analizamos la distribución de frecuencias de radio final alcanzado por los individuos a la edad de 35 años y los separamos en tres grupos mediante los cuartiles 1º y 4º (Fig.4), los árboles del 4º cuartil presentaron un crecimiento que sobresale por encima de los restantes y, por el contrario, los del 1º cuartil tuvieron un crecimiento deficiente. Las curvas de crecimiento de estos dos grupos de árboles difieren de forma muy notable. Sin embargo, evaluar la tasa de crecimiento en función del incremento del radio por año puede inducir a error, ya que un mismo incremento anual radial se puede traducir en incrementos de área basal dispares dependiendo del radio que ya tenga el árbol (Bigler y Bugmann 2003). En cambio, la magnitud del incremento anual del área basal (LeBlanc 1990) refleja de forma más fiel el crecimiento real que experimenta el tronco cada año (LeBlanc y Foster 1992; Biondi y Qeadan 2008). En este sentido, cuando se comparan las curvas que relacionan el incremento anual de área basal con la edad de los árboles de la dehesa con los del olivar (Fig.5), se observa que en estos últimos los valores son considerablemente superiores y significativos. Esto confirma que el crecimiento de los árboles del olivar es, en general, superior al de los árboles de la dehesa. Es imposible para nosotros señalar las posibles causas de dichas diferencias, ya que estas dos zonas no sólo difieren en manejo y estructura de la vegetación, sino también en orientación y en pendiente. Presumiblemente, la orientación norte de la zona del olivar puede jugar un papel importante, condicionando un crecimiento mejor de los árboles de esa zona en comparación con los de la dehesa, donde predomina la orientación sur (Arenas-Castro 2012). Atendiendo a la magnitud de área basal que alcanzan los individuos de las dos cohortes consecutivas dominantes en el área de estudio hasta los 39 años de edad, es posible discriminar un grupo de árboles que tuvieron un crecimiento sobresaliente (4º cuartil de la distribución de frecuencias) y otro grupo de árboles que tuvieron un crecimiento deficiente (1º cuartil). Todos los árboles que presentaron un crecimiento sobresaliente crecieron en el olivar, mientras

que un 45 % de los árboles de la cohorte investigada en la dehesa, tuvo un crecimiento deficiente. Estos resultados corroboran más aún si cabe la observación de que los árboles han crecido mejor en la zona del olivar abandonado.

Podría ser que existiese un efecto denso-dependiente de la competencia sobre el crecimiento de los árboles (Jobidon 2000; McCarthy et al. 2001). Sin embargo, se ha podido descartar con total confianza la posibilidad de que el crecimiento deficiente observado en algunos individuos de *P. bourgaeana*, pudiera deberse a la competencia de árboles vecinos. Ni la densidad, ni la cobertura de árboles vecinos en un radio de 10 metros, afectaron de forma diferencial a los árboles de crecimiento deficiente con respecto a los árboles con crecimiento sobresaliente. Tanto uno como otro tipo de árboles los encontramos en situaciones variadas y en los dos extremos, con muchos vecinos y una alta cobertura y, también, con pocos vecinos y baja cobertura. Por tanto, la competencia en base a las copas de los árboles, no parece haber jugado un papel determinante en el crecimiento que han experimentado los piruétanos.

Uno de los siete principios en los que se fundamenta la disciplina de la Dendrocronología es el *Crossdating* (Fritts 1976; Schweingruber 1988, 1996), que implica que, árboles de una misma especie viviendo en la misma región y bajo condiciones ambientales homogéneas, deben tener patrones similares de respuesta a los mismos eventos. Por tanto, el régimen climático mediterráneo, con alternancia de periodos de intenso frío en invierno y marcada sequía estival, puede ser un factor común de variabilidad para las especies de plantas leñosas, que dependerá a su vez de las características climáticas y microclimáticas, topográficas, geomorfológicas y edáficas de la zona (Cherubini et al. 2003). A los factores climáticos hay que sumarle otros factores que pueden afectar, directa o indirectamente, en el crecimiento de los árboles en esta zona. Estos son las actividades antropogénicas relativas al manejo de una zona, como poda, fertilización o labranza (Mörling 2002), o bien afecciones provocadas por parásitos o enfermedades (Hogg et al. 2002) y herbivoría (Trotter et al. 2002), entre otros, dando lugar a comportamientos diferentes en el crecimiento. Además, la madera de esta especie (así como muchas otras de la familia *Rosaceae*) tiene porosidad difusa, y los límites de los anillos de crecimiento no son nítidos, lo cual dificulta su identificación. Comparado con otras especies de árboles y arbustos de la cuenca mediterránea (Ackerly 2004), la madera de *P. bourgaeana* presenta una considerable densidad (Arenas-Castro 2012). Todos estos factores y condicionantes han de ser responsables de la marcada variabilidad interindividual en las series de anillos de *P. bourgaeana*, y la débil correlación de las series registradas con la serie maestra, incluso entre individuos con características muy similares y próximos entre sí.

Conclusiones

Según estos resultados podemos concluir que, para el caso de los individuos de esta población, no es posible relacionar la variación interanual del área basal del tronco ni con la edad, ni con un efecto de la competencia. Debido a la gran variabilidad en el crecimiento de los árboles, no es posible usar el diámetro del tronco como predictor de la edad. Además, la estructura de edades, tanto de los árboles del olivar abandonado como sobre todo de la dehesa, está descompensada y revela un colapso del reclutamiento. Una de las teorías más plausibles, es que la estructura de edades de la población de piruétano objeto de estudio ha estado y está fuertemente condicionada por los usos y aprovechamientos que se han dado en el área de estudio durante algo más de un lustro. El aprovechamiento agrícola olivarero debió implicar el desmonte inicial de la vegetación natural, el laboreo y la plantación de olivos. Y, posteriormente, el laboreo periódico de la zona y otras tareas adicionales. Este tipo de manejo impide la regeneración natural de las especies leñosas mediterráneas, incluido el piruétano. Tras el abandono de las labores agrícolas se debió producir un importante reclutamiento que dio lugar al grueso del núcleo de piruétanos existentes en la actualidad. Dicho reclutamiento se empezó a truncar

con el comienzo del aprovechamiento ganadero, quedando literalmente bloqueado con la intensificación de dicho aprovechamiento, lo que puede poner en peligro la persistencia de estas poblaciones. Es complicado tratar de generalizar nuestros resultados al resto del área de distribución de la especie. Sin embargo, nos permiten predecir que debe existir una importante variabilidad en la estructura de edades de diferentes poblaciones de piruétanos creciendo en zonas distintas, quizá condicionada por distintos usos y aprovechamientos (cinagético, ganadero, forestal, agrícola...), provocando que la estructura de edades de los piruétanos esté truncada, con una escasa o nula representación de individuos en las clases de edad juveniles. Más aún, podemos predecir que en aquellas áreas donde el principal aprovechamiento tradicional haya sido la ganadería, especialmente caprino y ovino, la presencia de piruétanos debe ser muy escasa. Por el momento, no tenemos elementos que nos permitan explicar la gran variabilidad observada en el crecimiento de árboles, incluso de árboles próximos entre sí y conocer sus causas; sólo se podrían aventurar explicaciones hipotéticas relacionadas con factores abióticos y bióticos, así como la propia variabilidad genética intraespecífica. Este trabajo proporciona nuevos conocimientos sobre la demografía y tasa de crecimiento del piruétano en Sierra Morena Central, que son relevantes para comprender los efectos de manejos agrícolas y ganaderos sobre la dinámica de la población y que tienen implicaciones importantes desde el punto de vista de su conservación.

Agradecimientos

Los autores expresan su gratitud al Prof. Dr. Petr Sklenička por apoyar este estudio. Este trabajo fue financiado por los fondos con cargo al proyecto N° 400144 (ACUAVIR y IPA S.L.), cuyo investigador principal fue el Prof. Dr. Fernández-Haeger, así como el proyecto Postdoc ČZU Project ESF/MŠMT CZ.1.07/2.3.00/30.0040, adjudicado al Dr. Arenas-Castro.

Referencias

- Abrams, M.D., Orwig, D.A., Dimeo, T.E. 1995. Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white-pine-mixed-oak forest in the southern Appalachians, USA. *Journal of Ecology* 83: 123-133.
- Ackerly, D.D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monograph* 74: 25-44.
- Aedo, C., Aldasoro, J.J. 1998. *Flora Ibérica: Plantas vasculares de la península ibérica e Islas Baleares*. Vol. VI. Rosaceae. Real Jardín Botánico-CSIC, Madrid, España.
- Aldasoro, J.J., Aedo, C., Muñoz Garmendia, F. 1996. The genus *Pyrus* L. (*Rosaceae*) in south-west Europe and North Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 143-158.
- Arenas-Castro, S. 2012. *Análisis de la estructura de una población de Piruétano (*Pyrus bourgaeana*) basado en técnicas de Teledetección y SIG*. Tesis de Doctorado, Universidad de Córdoba, España. <http://hdl.handle.net/10396/7832>
- Arenas-Castro, S., Julien, Y., Jiménez-Muñoz, J.C., Sobrino, J.A., Fernández-Haeger, J., Jordano-Barbudo, D. 2013. Mapping wild pear trees (*Pyrus bourgaeana*) in Mediterranean forest using high resolution Quickbird satellite imagery. *International Journal of Remote Sensing* 34: 3376-3396.
- Arenas-Castro, S., Fernández-Haeger, J., Jordano-Barbudo, D. 2014. Evaluation and Comparison of QuickBird and ADS40-SH52 Multispectral Imagery for Mapping Iberian Wild Pear Trees (*Pyrus bourgaeana*, Decne) in a Mediterranean Mixed Forest. *Forests* 5: 1304-1330.
- Arenas-Castro, S., Fernández-Haeger, J., Jordano-Barbudo, D. (en prensa). A method for tree-ring analysis using DIVA-GIS freeware on scanned core images. 2015. *Tree-Ring Research* 71(2)
- Bigler, C., Bugmann, H.K.M. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 210-221.
- Biondi, F., Qeadan, F. 2008. A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* 64: 81-96.

- Boisvenue, C., Running, S.W. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity-evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12: 862-882.
- Cabezudo, B., Pérez Latorre, B. 2004. *Las comunidades vegetales*. En: Herrera, C. M. (Coordinador). El monte mediterráneo en Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., Bröker, O.U., Schoch, W., Inne, J.L. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climates. *Biological Reviews* 78: 119-148.
- De Dios, V.R., Fischer, C., Colinas, C. 2007. Climate change effects on Mediterranean forests and preventive measures. *New Forests* 33: 29-40.
- Díaz, M., Pulido, F.J. 2009. 6310. Dehesas perennifolias de *Quercus* spp. En: *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Fedriani, J.M., Wiegand, T., Delibes, M. 2010. Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the Iberian pear. *Ecography* 33: 545-555
- Fritts, H.C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, UK
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Greenwood, K.L., McKenzie, B.M. 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: A review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41: 1231-1250.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. Assessing cross-dating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* 57: 205-221.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.
- Hogg, E.H., Brandt, J.P., Kochtubajda, B. 2002. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 823-832.
- Jobidon, R. 2000. Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development - a 5-year study. *Forest Ecology and Management* 130: 77-97.
- Kaennel, M., Schweingruber, F.H. 1995. *Multilingual Glossary of Dendrochronology*. Terms and definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. *Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research*, Birmensdorf. Paul Haupt Publishers, Bern, Suiza.
- LeBlanc, D.C. 1990. Relationships between breast-height and whole-stem growth indices for red spruce on Whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1399-1407.
- LeBlanc, D.C., Foster, J.R. 1992. Predicting effects of global warming and mortality of upland oak species in the Midwestern United States: A physiologically based dendroecological approach. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1739-1752.
- McCarthy, B.C., Small, C.J., Rubino, D.L. 2001. Composition, structure and dynamics of Dysart Woods, an old-growth mixed mesophytic forest of southeastern Ohio. *Forest Ecology and Management* 140: 193-213.
- Mörling, T. 2002. Evaluation of annual ring width and ring density development following fertilization and thinning of Scots pine. *Annals of Forest Science* 59: 29-40.
- Muñoz, A., Bonal, R., Díaz, M. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 10:151-160.
- Muñoz Garmendia, F., Navarro, C. (eds), 1998. *Flora Ibérica: Plantas vasculares de la península ibérica e Islas Baleares*. Vol VI. *Rosaceae*. Real Jardín Botánico-CSIC. Madrid, España.
- Plieninger, T., Pulido, F.J., Schaich, H. 2003. Effects of land-use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration. *Environmental Conservation* 30: 61-70.
- Rozas, V. 2003. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecology* 167: 193-212.
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree Rings. Basics and Applications in Dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Países Bajos.
- Schweingruber, F.H. 1996. *Tree Rings and Environment: Dendroecology*. Bern, Suiza.
- Sillett, S.C., Van Pelt, R., Koch, G.W., Ambrose, A.R., Carroll, A., et al. 2010. Increasing wood production through old age in tall trees. *Forest Ecology and Management* 259: 976-994.
- Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.P. 1996. *Growth trends in European forests*. Springer, Berlin Heidelberg New York, US.
- Stokes M.A., Smiley T.L. 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Stokes, M.A., Smiley, T.L., 1996. *An Introduction to Tree-ring Dating*. University of Arizona Press, Tucson, Estados Unidos.
- Swetnam, T.W., Thompson, M.A., Sutherland, E.K. 1985. *Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees*. Agricultural Handbook N°639. U.S. Department of Agriculture, Washington DC, Estados Unidos.
- Trotter III, R.T., Cobb, N.S., Whitham, T.G. 2002. Herbivory, plant resistance, and climate in the tree ring record: Interactions distort climatic reconstructions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 10197-10202.
- Valdés B., Talavera. S., Fernández-Galiano E. 1987. Flora Vasculare de Andalucía Occidental (Ed. Ketres). *Pyrus bourgaeana* (Decne). Vol. VI. Ketres Editora S.A. Barcelona, España.
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sanchez-Gomez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmouth, A., et al. 2008. Is shade beneficial for mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany* 102: 923-933