

Cita bibliográfica: Lallana-Llorente, V. (2017). Análisis dendroclimático y modelización cartográfica de la respuesta climática de *Fagus sylvatica* en su crecimiento, en un sector de la montaña cantábrica central. *Investigaciones Geográficas*, (67), 193-213. <https://doi.org/10.14198/INGEO2017.67.11>

Análisis dendroclimático y modelización cartográfica de la respuesta climática de *Fagus sylvatica* en su crecimiento, en un sector de la montaña cantábrica central¹

Dendroclimatic analysis and cartographic modelling of the climate response on the growth of Fagus sylvatica in an area of the central Cantabrian Mountain range

Víctor Lallana-Llorente²

Resumen

La amplia distribución del haya común (*Fagus sylvatica*) en Europa revela su gran adaptación a diversas condiciones de temperatura y humedad. Este interesante aspecto permite explicar el contexto del objetivo principal del presente trabajo: realizar un análisis dendroclimático de la especie *Fagus sylvatica* en el valle de Polaciones (Cantabria), un área de transición entre un ambiente característico de tipo atlántico hacia las condiciones de otro más mediterráneo, en el límite meridional de su crecimiento. La metodología desarrollada parte del análisis de 25 cronologías locales de anillos de crecimiento muestreadas en diversas altitudes a lo largo del valle, generando a su vez, una cronología de referencia para el área de estudio. Posteriormente, se estiman los patrones de crecimiento y de respuesta a las variaciones climáticas a través de la función respuesta y de correlación y, se obtienen las variables mensuales más significativas en el crecimiento anual de la especie. Finalmente, estas se introducen en un Sistema de Información Geográfica (SIG) donde se modelizan cartográficamente en el gradiente altitudinal mediante análisis multivariante, teniendo en cuenta las diversas variables geográficas y topográficas que inciden en la variabilidad zonal de respuesta de la especie. Los resultados de los análisis y modelos cartográficos muestran que variables son *más determinantes en el crecimiento anual de la especie* y la distribución de la respuesta climática de ésta en función de las variables consideradas.

Palabras clave: *Fagus sylvatica*; dendrocronología; dendroclimatología; clima; Sistemas de Información Geográfica; R-Project; análisis multivariante; cartografía.

Abstract

The widespread distribution of common beech (*Fagus sylvatica*) throughout Europe shows that it is highly adaptable to diverse temperature and humidity conditions. This interesting point helps explain the context of the main objective of this paper: to carry out a dendroclimatological analysis of the climate sensitivity of this species in the Polaciones valley (Cantabria). There is a transition in this area from

1 El desarrollo de este trabajo ha sido posible gracias a la concesión de una Beca FPI del MICINN (CSO2009-14116-C03-02), asociada al proyecto I+D+i "Transformaciones históricas de los paisajes forestales de montaña. Sector central de la cordillera Cantábrica", dirigido por Raquel González Pellejero, que se encuadra en una de las principales líneas de investigación del Grupo *Dinámica Forestal de las Montañas Ibéricas*, dirigido por Josefina Gómez Mendoza.

2 Departamento de Geografía, Urbanismo y Ordenación del Territorio. Grupo de investigación Geografía Histórica del Paisaje. Universidad de Cantabria. lallanav@unican.es

Atlantic climate conditions to Mediterranean climate conditions in the southern limit of its growth. The developed methodology is based on the analysis of 25 local chronologies of growth rings sampled at different altitudes throughout the valley, which produced a reference chronology for the area under analysis. Later, growth patterns and responses to climatic variations were analyzed through the correlation and response function, and the most significant monthly variables in the annual growth of the species were obtained. Finally, these significant monthly climatic variables are entered in a Geographic Information System (GIS), where the response functions of *Fagus sylvatica* are modeled in the altitudinal gradient. This modeling is carried out through multivariate analysis, taking into account the different physical and topographic variables that may influence the zonal response variability of the species. The results of the analyzes and cartographical models show which variables are more decisive in the annual growth of the species and the climatic response distribution of this according to the variables considered.

Keywords: *Fagus sylvatica*; dendrochronology; dendroclimatology; climate; Geographic Information Systems; R-project; Multivariate analysis; cartography.

1. Introducción

El conocimiento de los factores ambientales que afectan al crecimiento de las plantas leñosas es fundamental no sólo para realizar una correcta gestión de estos recursos, sino también para observar los posibles efectos que se producirán en el futuro si dichos factores se modifican. Las variaciones de las condiciones ambientales se ponen de manifiesto en el análisis de los patrones espaciales y temporales de distribución y explican la dinámica de las poblaciones (Peñuelas, & Boada, 2003; Gutiérrez, 2009; Gottfried, Pauli, Futschik, Akhalkatsi, Barančok, Alonso,... & Krajči, 2012).

En este contexto se enmarca el presente trabajo: teniendo en cuenta la especial sensibilidad del *Fagus sylvatica* a los cambios que se producen en su entorno (en particular las situaciones de estrés por sequía) se plantea como hipótesis inicial utilizar esta especie como patrón de modelización espacial de la respuesta a las variables climáticas, determinando la incidencia o alcance de estas en el gradiente altitudinal. El objetivo principal de este estudio es, pues, realizar un análisis dendroclimático de la respuesta de esta especie frente al clima en el valle de Polaciones (Cantabria), unos de sus límites meridionales de distribución. A partir de este se plantean una serie de objetivos secundarios como: a) crear una cronología maestra de anillos de crecimiento para el área de estudio que suponga un observatorio dendrocronológico de referencia dentro de la Cordillera Cantábrica; b) caracterizar la respuesta climática de *Fagus sylvatica*, en la llamada relación crecimiento-clima e identificar que variables mensuales inciden en mayor medida sobre el crecimiento anual; c) modelizar cartográficamente en un SIG las variables climáticas de la relación crecimiento-clima en el conjunto del área de hayedo del Valle de Polaciones (Cantabria).

El empleo de una metodología dendroclimática para el conocimiento fenológico de *Fagus sylvatica* y su comportamiento frente al clima, se basa en el principio general de que los árboles responden de un modo determinado a ciertos parámetros y variables climáticas que influyen en su crecimiento anual (Hughes, Swetnam & Diaz, 2011; Fritts, 2012). Sin embargo, existen otros efectos perturbadores no climáticos que también afectan al crecimiento y formación de los anillos anuales: la edad del árbol, las perturbaciones a nivel de individuo (por ejemplo, un cambio en la competencia) o los incendios o plagas que han podido afectar a la población en general (Schweingruber, 1990; Cook & Kairiukstis, 1990). Estos deben ser minimizados si queremos obtener una señal climática útil, por lo que la replicación de muestras y la selección de lugares resultan clave en este tipo de estudios.

La importancia de aplicar este tipo de estudios al caso de la *Fagus sylvatica* en la Cornisa Cantábrica viene dado por la importante extensión que las frondosas caducifolias adquieren en esta área y, en general, su amplia distribución por los bosques europeos, en zonas de ambientes húmedos y con suelos de buen drenaje (Fang & Lechowicz, 2006), pues es una especie comúnmente conocida por su baja tolerancia al déficit hídrico o sequía estival (Herbette, *et al.*, 2010; Barigah, *et al.*, 2013), debido a la cavitación y pérdida de conductividad del xilema que le produce la escasez de precipitación. Forman bosques puros y mixtos desde altitudes próximas al nivel del mar hasta formaciones que delimitan el límite superior del bosque (von Wuehlisch, 2008; Packham, Thomas, Atkinson & Degen, 2012).

El estudio de esta especie está ampliamente desarrollado en los bosques del centro, sur, oeste y norte de Europa (Gutiérrez, 1988; Biondi, 1993; Biondi & Visani, 1996; Rozas, 2001, 2006; Dittmar, *et al.*, 2003; Lebourgeois, 2005; Lebourgeois, Breda, Ulrich, & Granier, 2005; Piovesan & Schirone, 2000; Piovesan, Bernabei, Di Filippo, Romagnoli & Schirone, 2003; Piovesan, Biondi, Bernabei, Di Filippo & Schirone,

2005a; Piovesan, Di Filippo, Alessandrini, Biondi & Schirone, 2005b; Jump, Hunt & Peñuelas, 2006, 2007; Di Filippo, *et al.*, 2007; Di Filippo, Biondi, Maugeri, Schirone, & Piovesan, 2012; Friedrichs, *et al.*, 2009; Drobyshev, *et al.*, 2010; Babst, *et al.*, 2013; Tegel, *et al.*, 2014; Rozas, Camarero, Sangüesa-Barreda, Souto & García-González, 2015). En algunos de ellos, presenta ciertos patrones geográficos comunes en la respuesta de crecimiento de los anillos respecto al clima, en los que muestra gradientes ambientales locales moduladores como la altitud (Piovesan, *et al.*, 2005a; Di Filippo, *et al.*, 2007; Rozas, *et al.*, 2015).

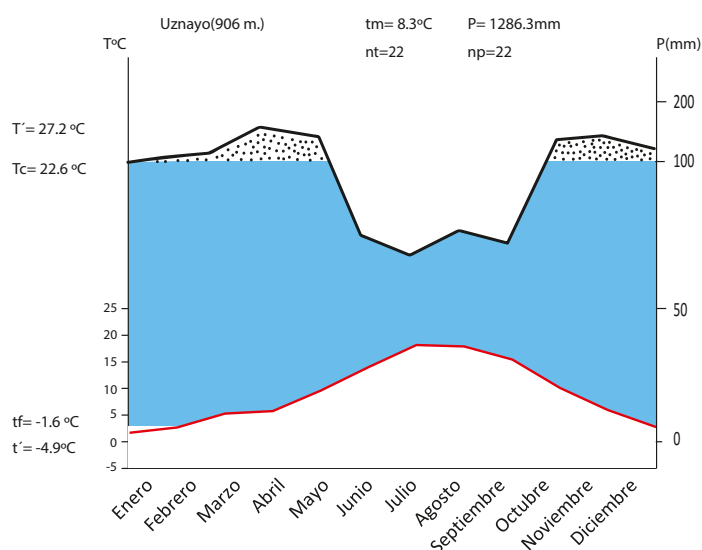
Por último, la integración de resultados obtenidos de los análisis climáticos en relación con el crecimiento de los anillos de *Fagus sylvatica* en un Sistema de Información Geográfica [SIG], resulta interesante a la hora de comprender la respuesta de los bosques de esta especie a las diversas variables o gradientes ambientales expuestos. En este sentido son recientes los trabajos donde la información obtenida mediante análisis dendroclimático y las variables puramente geográficas y físicas se integran en un SIG y se ponen en relación (Novak, *et al.*, 2016; Tejedor, Saz, Cuadrat, Esper, & De Luis, 2017).

1.1. Área de estudio

El área escogida para realizar este estudio es el valle de Polaciones en Cantabria (Figura 2). Constituye un área del límite sur de distribución de *Fagus sylvatica* en Europa y supone, a su vez, un ecotono entre dos medios bioclimáticos muy diferenciados en el que los efectos climáticos se manifiestan con una mayor intensidad (Dittmar, Zech & Elling, 2003). Por un lado, el dominio bioclimático atlántico propio de los valles cantábricos como en el que nos encontramos (Saja, Nansa, Deva, Pas, etc.), que se caracteriza en líneas generales por unas precipitaciones anuales abundantes, entre los 1.000 y 1.300 mm (Ninyerola, Roure & Pons, 2005), regularmente distribuidas con máximos en primavera y otoño y unos mínimos en verano. Las temperaturas muestran veranos suaves e inviernos frescos, que se agudizan a medida que ascendemos en altitud. El otro gran dominio bioclimático que separa, se corresponde con unas condiciones de mayor continentalidad y tránsito hacia un clima mediterráneo en la cuenca castellano-leonesa.

El valle cuenta con tres ámbitos muy contrastados desde el punto de vista de su recubrimiento vegetal: el más desarrollado se corresponde con las características de montaña media que posibilita un gran desarrollo de formaciones forestales, cubriendo un rango altitudinal que va desde los 700 m.s.n.m hasta más de 1.600 m.s.n.m. Un segundo ámbito, ocupado por formaciones mixtas arbustivas salpicadas por pastos herbáceos, abarca las vertientes altas en las principales alineaciones montañosas que contornean la cuenca. Por último, se encuentran los conjuntos de afloramientos rocosos con vegetación escasa que forman las áreas culminantes y que en muchos puntos supera los 2.000 m.s.n.m, tanto en la Sierra de Peña Sagra, al norte, como en la Sierra de Peña Labra y el Cordel, al sur.

Figura 1. Climograma Walter Lieth para la estación climática de Uznayo



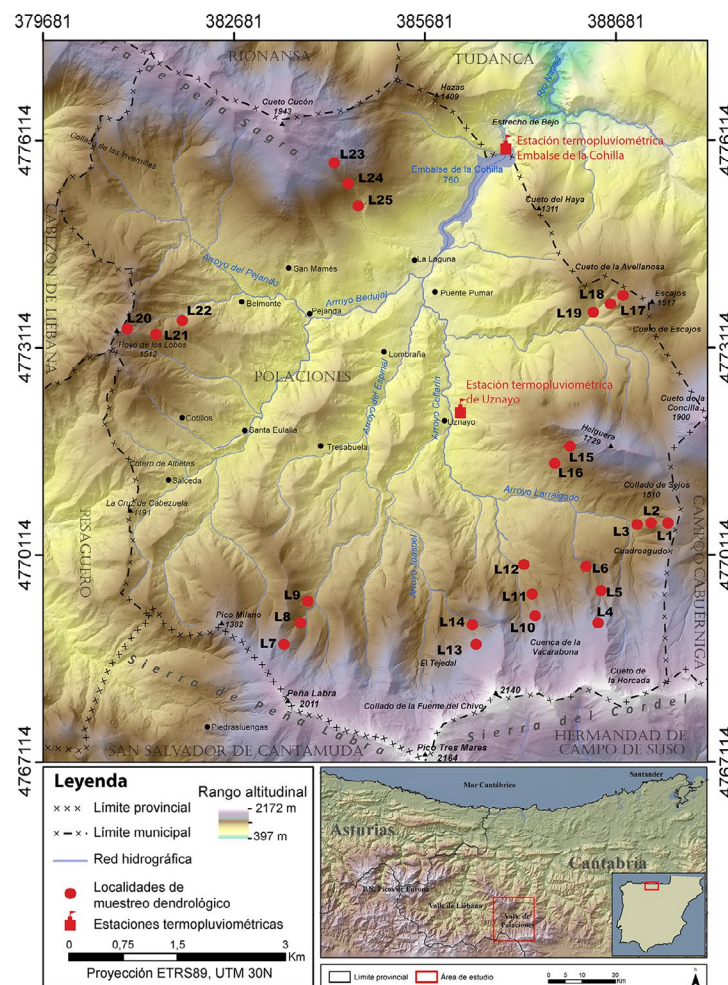
Línea roja: temperaturas medias; línea negra: umbral de precipitaciones mensuales; zona punteada: exceso de precipitación.

Fuente: AEMET. Elaboración propia.

Las especies arbóreas que caracterizan este espacio son principalmente: *Fagus sylvatica*, que domina el dosel arbóreo desde la baja vertiente hasta el límite forestal; *Betula alba* var. *alba* se distribuye en franjas estrechas en las partes culminantes, se trata de una especie frugal y oportunista con una rápida adaptación a condiciones ambientales cambiantes y rigurosas que forma a menudo con *Fagus sylvatica* el límite superior del bosque; y *Quercus petraea* subsp. *petraea* y *Quercus pyrenaica* en formaciones mixtas con *Fagus sylvatica* o como masas jóvenes sobre vertientes con orientaciones soleadas preferentemente sur.

Respecto a los rasgos climáticos del alto valle del Nansa (valle de Polaciones), este posee una serie de caracteres que lo singularizan. Su configuración orográfica con elevados relieves, tanto al norte como al sur se superan los 2.000 m.s.n.m, unido a su elevada altitud (el punto más bajo del valle son 709 m.s.n.m en el Embalse de la Cohilla), determinan un cierto grado de continentalidad respecto a valles vecinos que se localizan a menor altitud o los sectores más cercanos a la costa. Esto se observa principalmente en las características térmicas invernales, con mínimas más acusadas. Al mismo tiempo, su lejanía respecto al mar y su configuración como divisoria de aguas (Nansa, Duero y Ebro), determina la aparición de matices mediterráneos, como es una cierta disminución de las precipitaciones estivales. Es por estos rasgos singulares y pese a existir una red de observatorios próximos al valle analizado, por lo que se toma como referencia para la caracterización del área los datos climáticos procedentes de la estación termoplumiométrica Uznayo (11590), ubicada en el interior del valle a 905 m.s.n.m, perteneciente a la Agencia Estatal de Meteorología [AEMET] (AEMET, 2013). Esta ofrece un registro diario continuo de datos termoplumiométricos para el periodo 1973-1996.

Figura 2. Localización del área de estudio, estación climática de referencia y localizaciones de los transectos dendrocronológicos elaborados



Fuente: Centro Nacional de Información Geográfica [CNIG]. Elaboración propia.

A partir de los datos disponibles, las características del clima en el alto valle del Nansa vienen definidas por una temperatura media anual de 8,2°C, con máximos en los meses estivales de julio y agosto con medias anuales entre los 14°C y los 15°C. Los inviernos registran en el interior del valle temperaturas medias entre los 3-4°C y temperaturas mínimas entre -1°C y -2°C. Respecto a los valores de precipitación, se registran 1.286 mm anuales regularmente distribuidos, con máximos en primavera y otoño y mínimos en verano (Figura 1). Además se observa, a partir del Visor del Atlas climático de la Península y Baleares (AEMET, 2016), que en las poblaciones vegetales analizadas entre 1.200 y 1.600 m.s.n.m, la temperatura media del invierno para este intervalo está comprendida entre los 2,5°C y los 5°C, descendiendo por debajo de 0°C entre 80 y 100 días al año. La precipitación aparece más de 125-150 días al año, a lo que habría que sumar un importante número de días nublados, en los que las nieblas cubren el bosque y aportan humedad adicional al total de la precipitación caída. Al carecer de una medida de la precipitación en los sectores elevados del curso alto del Nansa, no resulta fácil estimar el volumen total anual que recibe la cabecera en el intervalo de altitud que consideramos, pero en cualquier caso, ésta resulta elevada, por encima de los 1.400 mm.

La elección del área de estudio, por tanto, presenta un gran interés al aunar tanto requisitos climáticos, como ecológicos y de localización al tratarse de un ámbito de distribución meridional de los hayedos en Europa (Rubio, Blanco, Sanz, Sánchez & Elena, 2003; Gómez, Roig & Reque, 2008). Estas características, unidas a la posible fuerte relación que se establece entre el crecimiento anual de la especie objeto de análisis y el clima, convierten a este espacio en un valioso observatorio de la variabilidad climática.

2. Metodología

El trabajo se estructuró en cuatro fases: 1) fotointerpretación y digitalización de la zonificación ocupada por masas boscosas de *Fagus sylvatica*; 2) muestreos dendrocronológicos y procesado de las muestras; 3) tratamiento estadístico de muestras y análisis de la relación crecimiento-clima y; 4) Modelización e integración en un SIG.

2.1. Fotointerpretación y digitalización de la zonificación ocupada por masas boscosas de *Fagus sylvatica*

En la primera fase, se realizaron trabajos en campo e inventarios orientados a la identificación de las comunidades vegetales dominantes sobre el territorio centrandó la atención especialmente en las superficies ocupadas por bosque de haya. Estas se delimitaron mediante fotointerpretación sobre las imágenes del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea 2014 [PNOA] (PNOA, 2014). Se obtuvo así, una base de datos cartográfica vectorial que recoge la superficie ocupada por el hayedo y que se empleó para la delimitación del modelo cartográfico final.

2.2. Muestreos dendrocronológicos y procesado de las muestras

En la segunda fase, se realizó el muestreo dendrocronológico. Para ello se procedió inicialmente a la selección de las áreas, para lo cual se siguió un criterio de máxima diversidad de condiciones posibles (Fritts, 2012; Hughes, *et al.*, 2011). Ello permitió conseguir la máxima representatividad territorial con el menor número finito de parcelas a analizar. En total se muestrearon 25 localizaciones, distribuidas en 9 vertientes desde el límite superior del bosque hasta las zonas medias-bajas del valle. En la elección de los lugares de muestreo se empleó un primer criterio de discriminación por especie, apoyándonos para ello en el trabajo de campo y en el Tercer Inventario Forestal Nacional [IFN3] (IFN3, 2008). Con ello, se descartaron aquellas vertientes en las que dominan otras especies como *Quercus petraea* subsp. *petraea* y *Quercus pyrenaica*, principalmente en solana. También se consideró como criterio de selección de áreas y vertientes tanto las geoformas y litologías encontradas, recurriendo para ello a fuentes de consulta del Instituto Geológico y Minero de España [IGME], como el Mapa Geológico y Mapa Geomorfológico de la Comunidad Autónoma de Cantabria 1:25.000 (IGME, 2014a, 2014b) y la cartografía geomorfológica elaborada por Frochoso (1990). Ello permitió considerar los diferentes caracteres geológicos y geomorfológicos presentes en el valle y seleccionar espacios entre los diversos tipos definidos. Por otro lado, fueron también consideradas las variables topográficas orientación, pendiente y altitud, calculadas de manera directa o indirecta tomando como referencia de partida el Modelo Digital del Terreno LIDAR [MDT] (CNIG, 2012), adecuado a los criterios y características en la creación y explotación del MDT (Hutchinson, 1993; Felicísimo, 1994) y el Mapa Edafológico a escala 1:50.000 de la Cartoteca Regional Agraria [CRA] (CRA,

2005). El uso de estos datos permitió seleccionar para el muestreo zonas representativas de las diferentes orientaciones, rango de pendientes y formación y tipos edafológicos presentes.

En el cálculo de las 25 cronologías, intervinieron un total de 249 árboles, extrayéndose 402 *cores*, todos ellos individuos sanos, dominantes y codominantes de la especie objeto de estudio *Fagus sylvatica*. De cada árbol seleccionado, se extrajo uno o dos *cores* a una altura aproximada de 1,30 m desde la base. El muestreo se realizó con una barrena de tipo *Pressler* de 40 cm de longitud y cuyo diámetro interior del tubo es de 5 mm. Los testigos fueron pegados sobre soportes, secados a temperatura ambiente y lijados hasta observar a simple vista los anillos de crecimiento anual. Posteriormente se trataron estadísticamente siguiendo los protocolos establecidos en dendrocronología (Stokes & Smiley, 1968).

2.3. Tratamiento estadístico, elaboración de cronologías y análisis de la relación crecimiento-clima

Cada serie de anillos individual fue previamente validada visualmente comparándola con el resto de muestras de su misma serie o localización, siguiendo el método de Yamaguchi (1991). Las mediciones de grosor de anillos se realizaron con una mesa de medición semiautomática LINTAB6 y su software asociado TSAPWIN con una precisión en la medición de 0,001 mm.

La validación estadística o *crossdate* de las mismas se llevó a cabo mediante el uso del software COFECHA (Holmes, 1983). La correlación entre las muestras que integran cada cronología se calculó en segmentos de 50 años, eliminando aquellas que no sincronizaron con un coeficiente de correlación superior a 0,32 por no considerarse este significativo, (Grissino-Mayer, 2001). De los 402 *cores* analizados, fueron finalmente empleados 376.

El posterior proceso de estandarización y elaboración de las cronologías de índices de crecimiento, se llevó a cabo a través del programa estadístico R (R core team, 2013) en su paquete de funciones *dpLR* (Bunn, 2008). Este transformó cada serie individual de anchura de anillos medida a índices adimensionales, eliminando los efectos de los cambios en el crecimiento del árbol resultado del envejecimiento y homogeneizando la media y la varianza para construir cronologías estandarizadas de cada localización. Todas las series individuales fueron estandarizadas aplicando inicialmente un modelo lineal descendente o exponencial negativo, que eliminó la tendencia debida a la edad y, seguidamente, un modelo *spline* cúbico de 53 años, adecuado para reducir la variación debida a perturbaciones en bosques densos preservando la variabilidad de alta frecuencia resultante de la señal climática (Cook y Peters, 1981).

Las principales características y estadísticos de las cronologías medias obtenidas pueden verse en la Tabla 1. La calidad y significación de las cronologías resultantes se evaluó principalmente a través del estadístico EPS (*Expressed Population Signal*). Este estadístico se empleó como indicador de la concordancia entre la varianza de cada cronología con la población teórica, siendo un buen nivel de fidelidad de la señal común entre las cronologías un umbral por encima de 0.85 (Wigley, Briffa, & Jones, 1984; Gutiérrez, 2009; Speer, 2010).

Otros estadísticos considerados en las cronologías fueron: la intercorrelación media (Interc.) de todos los individuos respecto a las cronologías medias; el coeficiente de correlación medio (R_{BAR}) de todas las series individuales de anillos, calculado para un intervalo de tiempo común (ventana de 50 años con un solapamiento de 25 años); el coeficiente de autocorrelación (A^1), indicativo de la influencia del año anterior sobre el crecimiento del año venidero; y la sensibilidad media (MS), representativa de la variabilidad interanual de la anchura de los anillos (Fritts, 2012). Este último estadístico, supone valores altamente significativos si superan el valor 0,30, intermedios los que presentan valores entre los 0,20 y 0,29 y poco significativos los que se sitúan por debajo de 0,19 (Grissino-Mayer, 2001).

Una vez elaboradas las cronologías medias de índices de crecimiento de cada muestreo (incluyendo al menos cada año datado cinco *cores*), fue elaborada una cronología general o maestra para el conjunto del valle promediando estas cronologías medias.

Por otro lado, con el fin de conocer qué variables y meses inciden de un modo determinante sobre el crecimiento de *Fagus sylvatica*, se procedió con un análisis de las relaciones crecimiento-clima. Para ello se procedió al cálculo de funciones de correlación y respuesta. Por este procedimiento, las cronologías residuales de índices obtenidas del conjunto de árboles para cada una de las localizaciones de muestreo, fueron contrastadas con las variables climáticas mensuales explicativas previamente estandarizadas (temperatura media, máxima, mínima y precipitación).

Tabla 1. Principales características y estadísticos de las cronologías medias analizadas

| | Características de localización | | | Principales estadísticos | | | | | | | | | |
|-----|---------------------------------|----|--------|--------------------------|----------------|----------------|----------------|------|------|------|------|------|------|
| | H | O | P | N | L ₁ | A ₅ | L ₅ | RW | Int. | MS | A1 | EPS | RBAR |
| L1 | 1480 | W | >35° | 18 | 114 | 1913 | 99 | 1,43 | 0,62 | 0,32 | 0,43 | 0,92 | 0,45 |
| L2 | 1380 | W | 20-30° | 21 | 292 | 1871 | 141 | 1,26 | 0,71 | 0,29 | 0,27 | 0,94 | 0,47 |
| L3 | 1280 | W | 30-35° | 26 | 435 | 1864 | 148 | 0,88 | 0,60 | 0,31 | 0,20 | 0,93 | 0,41 |
| L4 | 1540 | N | 30-35° | 15 | 136 | 1899 | 113 | 1,19 | 0,70 | 0,35 | 0,48 | 0,93 | 0,52 |
| L5 | 1460 | N | 15-20° | 21 | 408 | 1814 | 198 | 0,84 | 0,64 | 0,36 | 0,27 | 0,94 | 0,49 |
| L6 | 1350 | N | 25-30° | 17 | 309 | 1763 | 249 | 0,67 | 0,66 | 0,31 | 0,32 | 0,94 | 0,55 |
| L7 | 1580 | E | 30-40° | 20 | 294 | 1900 | 112 | 0,94 | 0,73 | 0,36 | 0,43 | 0,94 | 0,54 |
| L8 | 1540 | E | 30-40° | 16 | 291 | 1781 | 231 | 0,89 | 0,69 | 0,38 | 0,34 | 0,91 | 0,47 |
| L9 | 1440 | E | 20-30° | 16 | 272 | 1759 | 253 | 1 | 0,63 | 0,32 | 0,34 | 0,95 | 0,53 |
| L10 | 1450 | N | 20-25° | 18 | 240 | 1872 | 140 | 0,83 | 0,71 | 0,38 | 0,41 | 0,95 | 0,55 |
| L11 | 1350 | N | 25-30° | 16 | 180 | 1852 | 160 | 0,97 | 0,71 | 0,29 | 0,34 | 0,95 | 0,60 |
| L12 | 1250 | N | 15-20° | 18 | 220 | 1836 | 176 | 1,04 | 0,61 | 0,27 | 0,35 | 0,92 | 0,44 |
| L13 | 1580 | N | 20-30° | 14 | 145 | 1887 | 125 | 0,99 | 0,78 | 0,36 | 0,47 | 0,91 | 0,72 |
| L14 | 1460 | N | 20-30° | 14 | 229 | 1803 | 209 | 1,05 | 0,67 | 0,30 | 0,37 | 0,92 | 0,50 |
| L15 | 1430 | W | 20-30° | 15 | 330 | 1809 | 203 | 1,06 | 0,59 | 0,32 | 0,28 | 0,90 | 0,46 |
| L16 | 1330 | W | 10-20° | 16 | 187 | 1858 | 154 | 1,70 | 0,62 | 0,26 | 0,26 | 0,91 | 0,43 |
| L17 | 1400 | SE | 25-30° | 19 | 241 | 1771 | 241 | 1,34 | 0,57 | 0,29 | 0,18 | 0,86 | 0,39 |
| L18 | 1250 | SE | 25-30° | 19 | 211 | 1836 | 176 | 1,12 | 0,68 | 0,28 | 0,21 | 0,92 | 0,44 |
| L19 | 1000 | SE | 20° | 17 | 159 | 1888 | 124 | 1,28 | 0,57 | 0,26 | 0,36 | 0,89 | 0,38 |
| L20 | 1310 | W | >35° | 18 | 250 | 1876 | 136 | 1,17 | 0,62 | 0,32 | 0,39 | 0,93 | 0,45 |
| L21 | 1220 | W | >35° | 15 | 267 | 1805 | 207 | 0,90 | 0,55 | 0,35 | 0,29 | 0,88 | 0,40 |
| L22 | 1110 | W | 30-35° | 18 | 290 | 1771 | 241 | 0,95 | 0,65 | 0,29 | 0,28 | 0,92 | 0,50 |
| L23 | 1500 | E | >30° | 7 | 275 | 1902 | 110 | 1,12 | 0,53 | 0,25 | 0,19 | 0,63 | 0,19 |
| L24 | 1400 | E | 20-30° | 18 | 266 | 1853 | 159 | 0,87 | 0,54 | 0,23 | 0,20 | 0,85 | 0,29 |
| L25 | 1300 | E | >35° | 9 | 285 | 1849 | 163 | 0,95 | 0,44 | 0,21 | 0,22 | 0,72 | 0,21 |

Abreviaturas: (H) altitud en m.s.n.m; (O) orientación; (P) pendiente; (N) número total de muestras; (L₁) longitud total de las series; (A₅) año de inicio de la serie (5cores/año); (L₅), longitud total de las series con 5 cores/año; (RW) anchura media de anillos; (Int.) intercorrelación; (MS) sensibilidad media; (A¹) autocorrelación; (EPS) señal de la población Expresada; (RBAR) coeficiente de correlación medio.

Elaboración propia.

Respecto al uso de los datos climáticos de referencia para el análisis, se desechó la opción de emplear los datos de la estación termopluviométrica de Uznayo. Esta pese a mostrar una buena caracterización climática de la zona de estudio, su corta temporalidad (1973-1996), no dota de robustez a la serie de datos para un análisis climático. En su lugar, se optó por emplear los datos climáticos medios mensuales procedentes de la red *Climatic Research Unit* [CRU], (Harris *et al.*, 2014). Estos datos, fueron escogidos por abarcar un periodo amplio entre 1901-2015, ofrecer una resolución espacial de 0,5° y estar ampliamente contrastados en investigaciones climáticas y dendroclimáticas (como McGuire *et al.*, 2010; Shi, *et al.*, 2015).

El cálculo de la relación crecimiento-clima fue realizado para el periodo común 1901-2011 mediante el software R, el cual calcula y contrasta la significación estadística y la estabilidad de los coeficientes de regresión múltiple (Cook & Kairiukstis 1990; Fritts, Guiot, Gordon & Schweingruber 1990). En este trabajo se consideraron únicamente los análisis de correlación para determinar las respuestas climáticas. Así, valores mayores o menores que +/- 0,24 fueron considerados significativos al nivel de significación $p < 0,05$ (Fritts, 1999). La amplitud temporal de cálculo de la función abarcó una ventana de 16 meses, desde junio del año anterior al crecimiento ($n-1$), hasta agosto del año actual (n) ambos incluidos. Esta

ventana se seleccionó atendiendo a resultados previos y a datos existentes en estudios tanto sobre la formación del anillo de la especie de estudio, como sobre las relaciones crecimiento-clima (Piovesan, *et al.*, 2003; Piovesan, *et al.*, 2005a; Lebourgeois, 2005; Rozas, 2006).

2.4. Modelización e integración en un Sistema de Información Geográfica

La representación cartográfica de la respuesta climática de *Fagus sylvatica* en el valle fue apoyada por un modelo de regresión múltiple. Este análisis estableció la relación funcional entre una variable dependiente a explicar (respuesta del hayedo a las variables climáticas mensuales) y una serie de variables independientes o explicativas (variables físicas y topográficas consideradas). A partir de estas relaciones, se crearon modelos empíricos capaces de predecir los valores de la respuesta del haya en ubicaciones no muestreadas mediante los valores de las variables geográficas y topográficas.

Las variables independientes consideradas inicialmente fueron la altitud, pendiente, orientación e insolación. La mayoría de variables se generaron a partir del modelo digital de elevaciones [MDE], como el modelo digital de pendientes, el modelo digital de orientaciones (cuantificada previamente a su inclusión en el modelo de regresión) o el modelo de radiación solar recibida (W/m^2).

El análisis de regresión múltiple fue realizado con el software R, donde se empleó el método de *stepwise*, o regresión por pasos (Vicente-Serrano, Saz-Sánchez & Cuadrat, 2003; Draper & Smith, 2014). Fueron modelizadas únicamente aquellas variables que resultaron significativas en el análisis de la relación crecimiento-clima como variables dependientes ($T^{a\text{máx}}$ de julio, $T^{a\text{máx}}$ de marzo, precipitación de abril, mayo, junio, julio y agosto) en relación con las variables topográficas y geográficas como predictores. La relación y calidad de estos modelos se determinó mediante el valor de coeficientes de determinación (r^2). Calculadas las funciones de regresión, los mapas finales fueron obtenidos utilizando el SIG ArcGIS. Para ello se realizó un proceso de interpolación por modelo de regresión, calculado mediante álgebra de mapas sobre las diferentes coberturas *raster* que incorporaron los modelos. Los modelos cartográficos fueron evaluados mediante estadísticas que indican el grado de concordancia entre los modelos y la realidad. Siguiendo la a Willmott (1982), fue determinado el error entre las predicciones obtenidas por los diferentes modelos de interpolación y los datos reales registrados en las cronologías mediante el empleo del estadístico *Root-mean-square error* (RMSE). A su vez, fue establecida para todos los modelos cartográficos una leyenda común con valores comprendidos entre -1 y 1, reclasificada en 40 intervalos de amplitud 0,05.

3. Resultados

3.1. Elaboración de cronologías medias y de referencia para el valle cantábrico de Polaciones

Uno de los objetivos planteados al inicio de este estudio, es la creación de una cronología para el conjunto del valle de Polaciones que sirva como localización de referencia a considerar en futuras investigaciones sobre esta especie dentro su ámbito de distribución ibérica y europea. Para ello, se parte de las correlaciones elevadas entre las diferentes cronologías y se promedian para obtener una cronología de la zona de estudio compuesta por al menos 5 registros/año que abarca el periodo 1759-2011 (Figura 3). Como se puede observar, la profundidad de muestra mantiene una elevada replicación hasta mediados del siglo XIX, manteniendo siempre al menos 10 muestras/año hasta el último año datado.

De los principales estadísticos extraídos de las 25 cronologías que componen esta serie de referencia (ver Tabla 1), podemos observar como dos cronologías presentan individuos longevos que superan los 400 años. La longitud máxima de las series presenta, por lo general, una relación inversa a la altitud, localizándose los individuos más jóvenes en los muestreos realizados a mayor altitud. La anchura media de los anillos en los diferentes muestreos es también mayor en aquellos realizados en puntos altitudinalmente mayores (L1, L4, L9, L17, L20 y L23), con valores que superan 1 mm, dato asociado a las cronologías de menor edad en cada transecto. Este dato se corrobora por las cronologías más largas y con mayor número de individuos de avanzada edad en su composición (L3, L5 y L6), que presentan la menor anchura media de anillos de las series (0,67 y 0,88 mm).

Como excepción, cabe destacar el transecto realizado en la vertiente sur del Cueto de Helguera (L15 y L16), con crecimientos medios de los anillos destacados (1,06 y 1,7 mm) y cronologías de longitud considerable. En ambos puntos, L15 alcanza 330 años y L16, pese a registrar tan solo 187 años, seis de sus

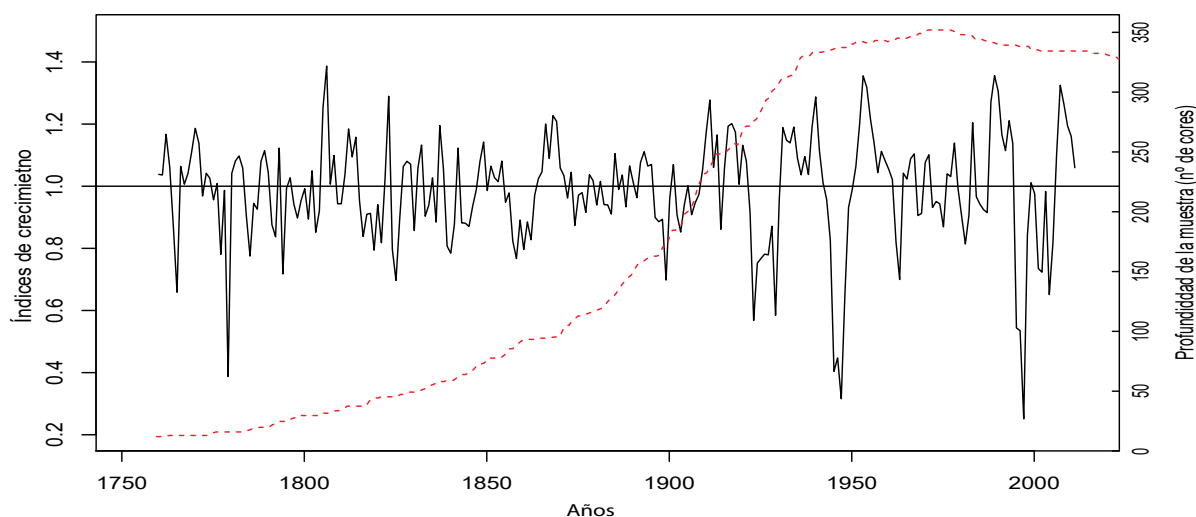
ejemplares muestreados y a priori posiblemente de mayor edad, no pudieron ser datados por completo al presentar deteriorada la madera y ser imposible la extracción del testigo completo.

La intercorrelación media de todos los individuos respecto a las cronologías medias es elevada en todos los casos, con coeficientes de determinación r^2 entre 0,6 y 0,7.

Los valores de MS son altamente significativos en todos los puntos muestreados. Destacan las cronologías localizadas en torno al límite superior del bosque y zonas elevadas, frente a aquellas en ubicaciones altitudinalmente menores, en las que encontramos una variabilidad interanual menos marcada.

En cuanto a los valores de autocorrelación de primer orden, estos son bajos (0,4 y 0,3), indicando una cierta influencia del año anterior sobre el crecimiento del año venidero, aunque no de un modo determinante. Por último y teniendo en cuenta los valores estadísticos obtenidos en la EPS, fueron descartadas tanto para elaboración de la cronología de referencia como para el análisis climático, las cronologías L23 y L25, por no cumplir los criterios estadísticos mínimos de fiabilidad (0,85).

Figura 3. Cronología maestra de *Fagus sylvatica* en la cabecera del valle del Nansa (Polaciones, Cantabria). Línea negra: valor del índice anual de crecimiento de anillos de la cronología; línea roja: profundidad de la muestra



Elaboración propia.

3.2. Análisis de la respuesta climática del crecimiento de los anillos mediante las funciones de correlación y función respuesta en *Fagus sylvatica*

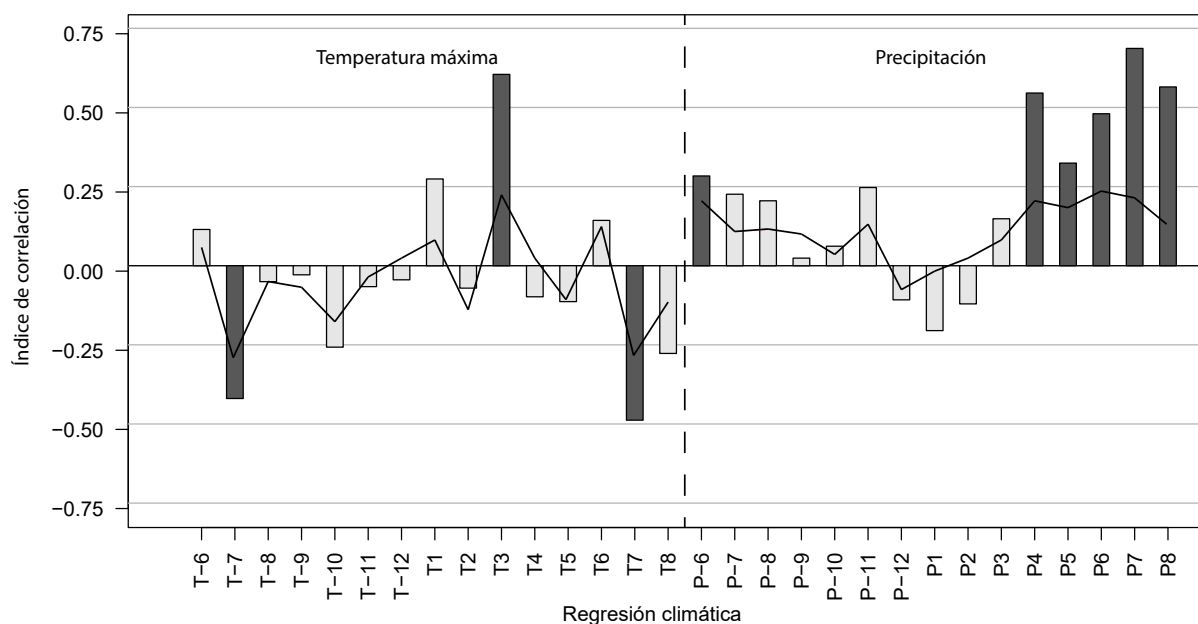
De las variables climáticas del grid de alta resolución CRU (precipitación, T^a máxima, T^a mínima y T^a media), únicamente reflejan resultados significativos la variable precipitación y temperatura máxima ($> 0 < a \pm 0,24$; $p < 0,05$), resumidos en la Tabla 2 y 3. Las variables Temperatura mínima y media no se representan por su escasa significación en los resultados de las funciones.

Los resultados obtenidos para esta especie en relación con los registros de precipitación mensual, pone de manifiesto una respuesta positiva del crecimiento a las precipitaciones primaverales de los meses de abril, mayo y junio del año de formación del anillo y junio del año previo, así como a las estivales de julio y agosto del año de formación del anillo. A su vez, el hayedo muestra una respuesta negativa, aunque no marcada en todas las cronologías analizadas a las precipitaciones de enero.

Respecto al análisis realizado sobre la variable de temperatura máxima, todas las localidades analizadas muestran una respuesta positiva a las temperaturas del mes de marzo, aunque no resultado altamente significativa en cuatro de ellas (L6, L10, L13, L19). De igual modo, resulta destacada una respuesta negativa sobre el crecimiento en el mes de julio del año de formación del anillo, resultando esta relación altamente significativa en todos los casos salvo en las cronologías L4, L12 y L21, repitiéndose en muchos de ellos para el mes de julio del año previo ($n-1$).

En la Figura 4, se muestra la representación gráfica de la relación crecimiento-clima a través de la función de correlación y función respuesta calculada para la cronología maestra del valle.

Figura 4. Función de correlación (barras) y función respuesta (líneas) calculada para la cronología maestra de las 23 localidades consideradas. Las barras grises oscuro indican correlaciones mayores a $\pm 0,24$ al nivel de significación superior al 95% de confianza ($p < 0,05$)



Elaboración propia.

Tabla 2. Resumen de la respuesta climática en el crecimiento de las cronologías de *Fagus sylvatica* a los valores mensuales de precipitación. Únicamente se muestran de manera numérica las correlaciones significativas (celdas en gris correlación mayor $\pm 0,24$ al nivel de significación $p < 0,05$)

| serie | Precipitación | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|-----------------|------|---|-------|-------|------|---------------|-------|-------|-------|------|------|------|------|------|
| | meses año $n-1$ | | | | | | meses año n | | | | | | | | |
| | J | J | A | S | O | N | D | E | F | M | A | M | J | J | A |
| L1 | | | | -0,31 | | 0,41 | | -0,26 | | | 0,62 | 0,48 | 0,55 | 0,63 | 0,53 |
| L2 | 0,35 | | | | | 0,38 | | -0,25 | | | 0,51 | 0,46 | 0,51 | 0,60 | 0,51 |
| L3 | 0,24 | 0,30 | | | | | | | -0,34 | | 0,46 | | 0,46 | | 0,46 |
| L4 | | 0,35 | | | | | | -0,29 | | | 0,57 | 0,51 | | | 0,60 |
| L5 | | | | | | 0,25 | | | | | 0,48 | 0,47 | 0,50 | 0,54 | 0,49 |
| L6 | 0,26 | | | | | 0,29 | | | | 0,29 | 0,47 | 0,43 | 0,41 | | 0,38 |
| L7 | | 0,27 | | | | | | | | | 0,55 | | 0,38 | 0,59 | |
| L8 | 0,26 | | | | | | | -0,35 | | | 0,51 | | 0,51 | 0,48 | 0,55 |
| L9 | | | | | | | | -0,29 | | 0,24 | | 0,44 | 0,48 | 0,56 | 0,52 |
| L10 | 0,31 | | | | -0,26 | | | -0,26 | | | 0,51 | 0,38 | 0,45 | | |
| L11 | 0,28 | | | | -0,31 | 0,35 | | | | | 0,39 | | 0,39 | 0,54 | 0,46 |
| L12 | 0,29 | | | | | | | | -0,30 | | 0,37 | 0,39 | 0,36 | | |
| L13 | | | | -0,33 | | | | | | | | | | | 0,48 |
| L14 | 0,30 | 0,26 | | | | | | -0,24 | | | 0,46 | 0,36 | | | 0,43 |
| L15 | 0,36 | | | | | 0,26 | | | | | 0,49 | 0,42 | 0,47 | 0,45 | 0,56 |
| L16 | | | | | | | | | | | | 0,41 | | 0,39 | 0,51 |
| L17 | 0,33 | | | | -0,29 | | | | -0,26 | | 0,63 | | 0,42 | 0,58 | |
| L18 | 0,31 | | | | | 0,29 | | -0,36 | | | 0,57 | | 0,41 | 0,49 | 0,61 |
| L19 | 0,25 | 0,35 | | | | | | -0,31 | | | 0,44 | 0,28 | 0,38 | 0,47 | |
| L20 | | | | | | | | -0,26 | | -0,28 | | 0,32 | 0,39 | 0,68 | 0,63 |
| L21 | | 0,28 | | | | | | | | -0,31 | 0,51 | 0,29 | 0,37 | | 0,39 |
| L22 | | 0,31 | | | | 0,26 | | | | -0,29 | 0,36 | | 0,26 | 0,63 | |
| L24 | 0,26 | 0,24 | | | | | | -0,28 | | | 0,58 | 0,27 | 0,42 | 0,61 | 0,57 |

Elaboración propia.

Tabla 3. Resumen de la respuesta climática en el crecimiento de las cronologías de *Fagus sylvatica* a los valores mensuales de temperatura máxima. Únicamente se muestran de manera numérica las correlaciones significativas (celdas en gris correlación mayor +/-0,24 al nivel de significación $p < 0,05$)

| serie | Temperatura máxima | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|--------------------|-------|-------|-------|---|---|-------|---------------|-------|------|-------|-------|------|---|-------|
| | meses año $n-1$ | | | | | | | meses año n | | | | | | | |
| | J | J | A | S | O | N | D | E | F | M | A | M | J | J | A |
| L1 | | -0,35 | | | | | -0,33 | | | 0,55 | | | | | -0,51 |
| L2 | | -0,32 | | | | | | | | 0,53 | | | | | -0,48 |
| L3 | | | -0,29 | -0,31 | | | | | 0,28 | 0,43 | | | | | -0,36 |
| L4 | | -0,38 | | | | | | 0,38 | | 0,52 | | | 0,26 | | |
| L5 | | | | | | | | | | 0,47 | | 0,25 | | | -0,50 |
| L6 | | | | | | | | | | | | 0,32 | | | -0,39 |
| L7 | | -0,32 | | -0,26 | | | | | | 0,51 | | | | | -0,46 |
| L8 | | -0,31 | | | | | | | | 0,43 | | | | | -0,40 |
| L9 | | -0,24 | | | | | | | | 0,42 | | | 0,25 | | -0,39 |
| L10 | | -0,26 | | | | | | | | | | -0,25 | 0,31 | | -0,45 |
| L11 | | -0,25 | | | | | | 0,26 | | 0,47 | -0,31 | | | | -0,46 |
| L12 | | | | | | | | | | 0,36 | | | | | |
| L13 | | | | 0,29 | | | | | | | | | | | -0,38 |
| L14 | | -0,27 | | 0,27 | | | | 0,39 | | 0,39 | | | | | -0,37 |
| L15 | | -0,37 | | | | | | | | 0,46 | -0,36 | | | | -0,48 |
| L16 | | -0,33 | | | | | | 0,24 | | 0,37 | | | 0,24 | | -0,42 |
| L17 | -0,29 | | | | | | | | | 0,51 | -0,29 | | | | -0,39 |
| L18 | | | | | | | | | | 0,51 | | | | | -0,33 |
| L19 | | -0,34 | | | | | | 0,25 | -0,22 | | | | | | -0,32 |
| L20 | | -0,3 | | | | | | 0,29 | | 0,38 | | | | | -0,45 |
| L21 | -0,27 | -0,33 | -0,32 | | | | | | | 0,45 | | | 0,27 | | |
| L22 | | -0,24 | -0,30 | | | | | | | 0,36 | | | 0,26 | | -0,38 |
| L24 | | -0,37 | | | | | | 0,25 | | 0,48 | | | | | -0,47 |

Elaboración propia.

3.3. Modelización espacial de la relación crecimiento-clima del haya en el valle cantábrico de Polaciones

Sobre los resultados de las 23 cronologías de haya, se consideran para su modelización cartográfica las variables significativas obtenidas de la relación crecimiento-clima: precipitaciones de abril, mayo, junio, julio y agosto. En el caso de las temperaturas únicamente resulta significativa la temperatura máxima de marzo y julio.

Las correlaciones entre las respuestas en el crecimiento a las variables climáticas significativas y las diferentes variables geográficas y topográficas candidatas a implementarse en el modelo se muestran en la tabla 4.

Tabla 4. Coeficiente de correlación (r) entre los valores de respuesta a las variables climáticas mensuales y las diferentes variables independientes candidatas al modelo

| Variable predictor | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|--------------------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| Altitud | 0,76 | 0,64 | 0,70 | 0,71 | 0,55 | 0,81 | 0,85 |
| Pendiente | 0,22 | 0,51 | 0,35 | 0,29 | 0,48 | 0,13 | 0,18 |
| Orientación | 0,12 | 0,06 | 0,07 | 0,09 | 0,01 | 0,03 | 0,05 |
| Radiación | -0,56 | -0,55 | -0,41 | -0,57 | -0,33 | 0,36 | 0,34 |

1. Precipitación abril, 2. Precipitación mayo, 3. Precipitación junio, 4. Precipitación julio, 5. Precipitación agosto, 6. Temperatura máxima marzo, 7. Temperatura máxima julio.

Elaboración propia.

Como se observa, la variable altitud es la que ofrece inicialmente unos valores de correlación más altos en la distribución de la respuesta del haya, tanto en la precipitación mensual como en las temperaturas máximas.

En el análisis de regresión múltiple por el método *stepwise* se emplea la respuesta a la precipitación y a la temperatura máxima mensual de *Fagus sylvatica* como variables dependientes, mientras que las geográficas y topográficas actúan como variables predictoras. La cantidad de varianza explicada y las variables que el análisis incorpora en cada modelo se muestran en la Tabla 5. Los modelos de respuesta a las precipitaciones explican un menor porcentaje de varianza, entre el 42% y el 67%, e implementando entre una y dos variables independientes. Por su parte, los modelos de respuesta a las temperaturas, explican un mayor porcentaje de la varianza, 77% en el caso de julio y el 83% en marzo, estableciendo relación con una única variable, la altitud.

Tabla 5. Determinación de los modelos de regresión múltiple *stepwise* y coeficientes de las variables independientes calculadas para los modelos

| Variables calculadas | r ² | coeficientes de las variables |
|----------------------|----------------|---------------------------------------|
| Precipitación abril | 0,61 | (0,0058*Altitud) |
| Precipitación mayo | 0,42 | (0,0044*Altitud) |
| Precipitación junio | 0,63 | (0,0073*Altitud)+(-0,0016* radiación) |
| Precipitación julio | 0,67 | (0,0068*Altitud)+(-0,0008* radiación) |
| Precipitación agosto | 0,51 | (0,0055*Altitud)+(-0,0023*radiación) |
| Temperatura julio | 0,77 | (0,0071*Altitud) |
| Temperatura marzo | 0,83 | (0.0039*Altitud) |

Elaboración propia.

En el caso de las precipitaciones primaverales producidas en abril, mayo y junio, el modelo muestra coeficientes moderado de 0,61; 0,42 y 0,63 respectivamente (Fowler & Cohen, 1999). La distribución cartográfica de los valores de correlación (Figura 5) presenta unas correlaciones menores en los sectores más bajos del valle (0,2) que, progresivamente, ganan significación a medida que ascendemos en altitud y alcanzamos el límite superior del bosque en torno a 0,5-0,6. La respuesta positiva en todo el rango altitudinal demuestra la importancia que tiene la precipitación primaveral para la activación de funciones metabólicas del árbol. En los modelos generados para las precipitaciones estivales los valores son también moderados (julio: 0,67 y agosto: 0,51). La distribución espacial de correlaciones modelizadas sigue un patrón similar en los dos modelos con valores positivos en todo el ámbito, mayores en las zonas de mayor altitud, reduciéndose esta respuesta a medida que descendemos de cota y nos adentramos hacia el fondo del valle hasta valores en torno a 0,2.

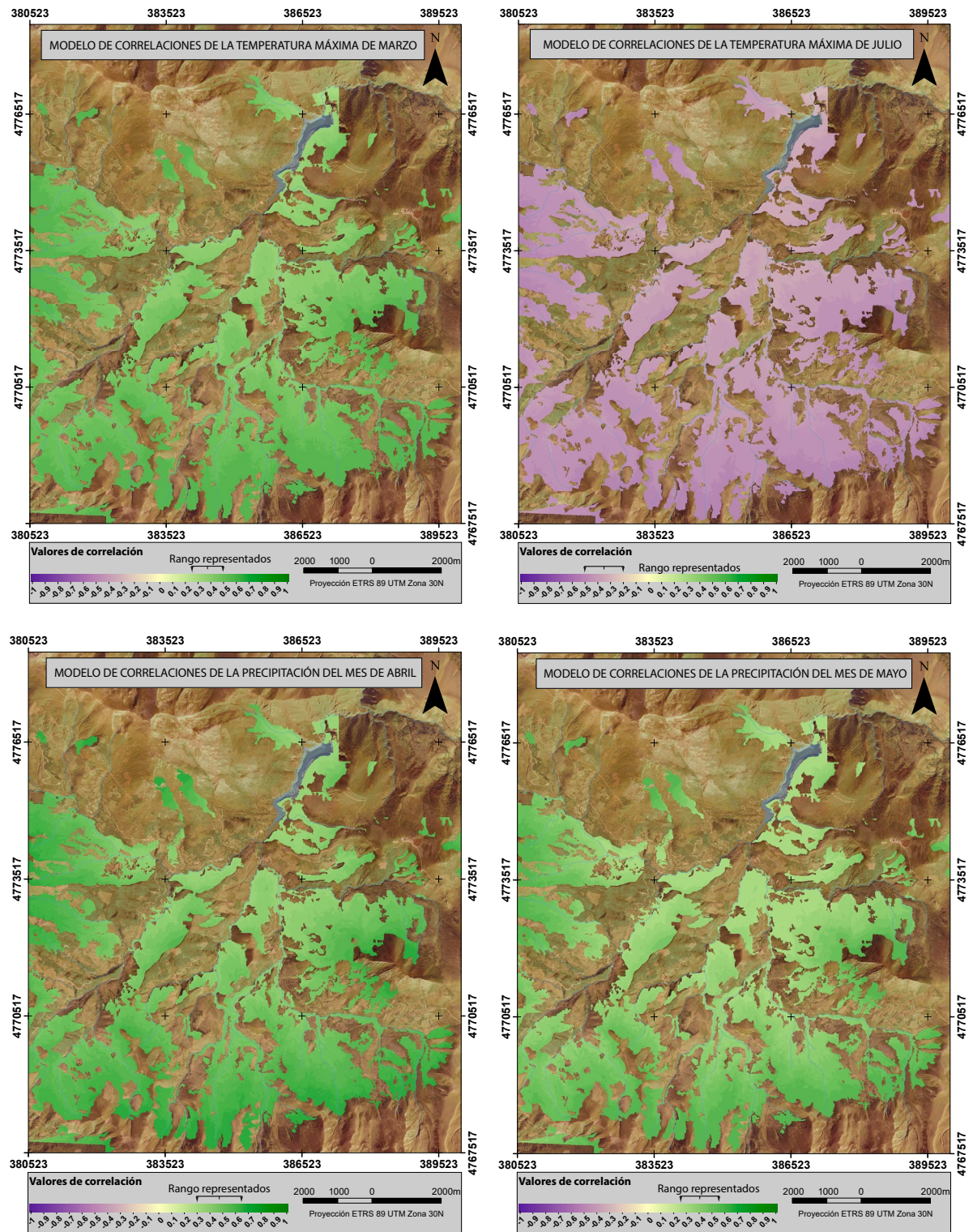
Por otra parte, la modelización cartográfica de la respuesta a las temperaturas *máximas* de marzo y julio, poseen coeficientes de determinación fuerte (0,77 y 0,83). En el caso de las temperaturas de marzo presenta correlaciones positivas desde el límite superior del bosque (0,5), hasta el fondo de valle (0,2). En el caso de julio se muestra una respuesta inversa frente a las temperaturas máximas de este mes, que supone el más cálido del año. Esta respuesta frente a las temperaturas de julio, refleja coeficientes de mayor significación en torno al límite superior del bosque y espacios forestales elevados (-0,5), que se atenúa progresivamente a medida que nos adentramos al interior y fondo del valle (-0,2), siendo considerado también en múltiples estudios como uno de las variables mensuales de mayor incidencia en el crecimiento del anillo anual, contribuyendo a aumentar los valores de evapotranspiración. Por *último*, los estadísticos de validación de los modelos cartográficos (Tabla 6), muestran valores cercanos a cero indicando una validez de la representación entre valores reales y estimados.

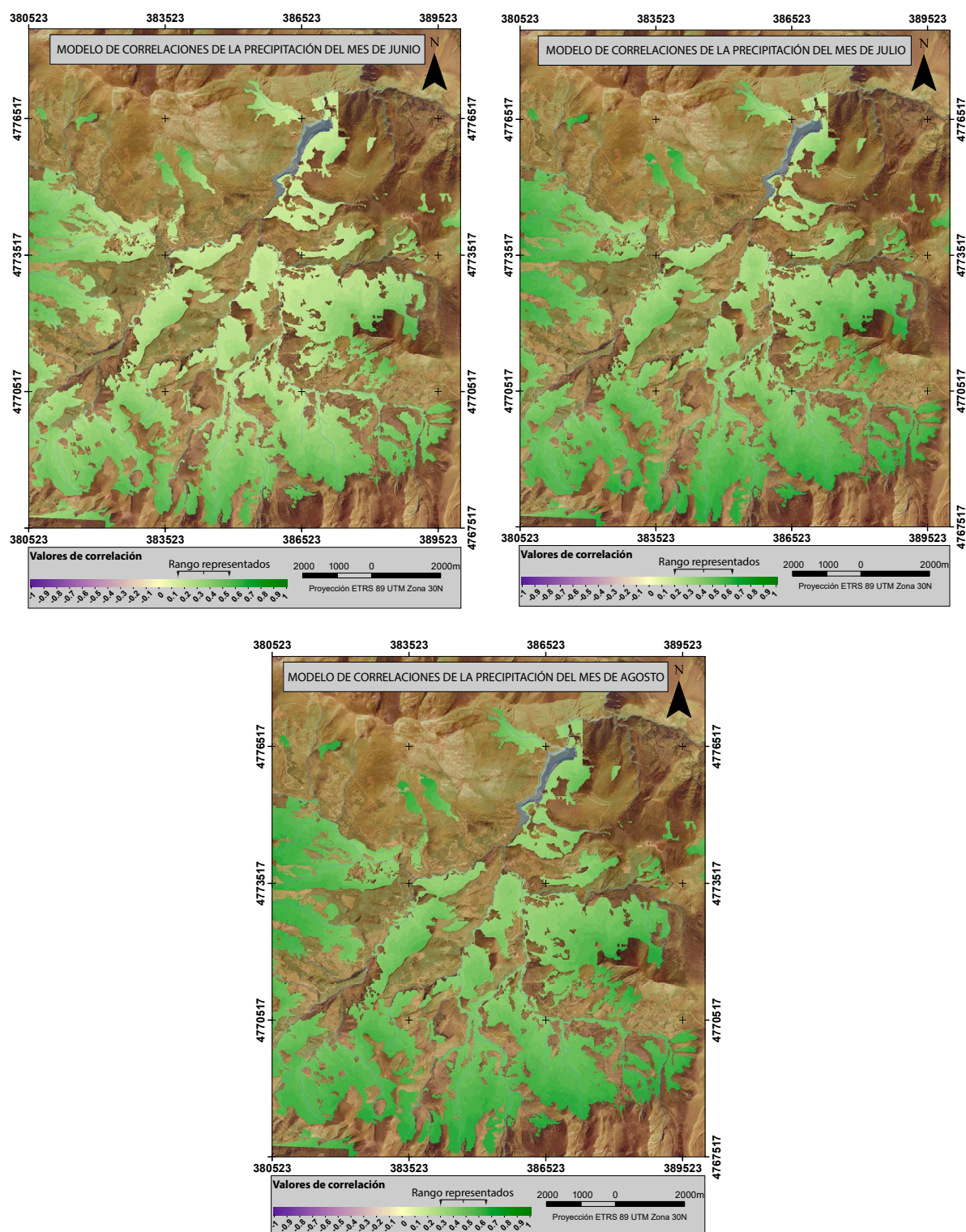
Tabla 6. Estadísticos de validación de los modelos de interpolación cartográficos

| Modelos de interpolación | RMSE |
|--------------------------|------|
| Precipitación abril | 0,32 |
| Precipitación mayo | 0,28 |
| Precipitación junio | 0,36 |
| Precipitación julio | 0,23 |
| Precipitación agosto | 0,32 |
| Temperatura julio | 0,24 |
| Temperatura marzo | 0,30 |

Elaboración propia.

Figura 5. Modelos cartográficos de correlación de la respuesta climática a las variables significativas sobre el crecimiento de *Fagus sylvatica*





Elaboración propia.

4. Discusión de resultados

A partir de los análisis y muestreos dendrocronológicos realizados, consideramos importante el hecho de elaborar una cronología de referencia para el conjunto del valle de Polaciones con una amplitud temporal que supera los dos siglos, alcanzándose hasta el año 1759. Se trata de una longitud considerable

si tenemos en cuenta la escasez cada vez mayor de individuos longevos, así como el fuerte deterioro y escasa validez para el muestreo dendrocronológico que a menudo muestran los árboles en ámbitos de humedad abundante como el atlántico. En estos medios, la infiltración de lluvias que genera putrefacción del tronco o las alteraciones por parte del hombre de los individuos más longevos (trasmoches y podas), dificultan en gran medida esta labor o la imposibilita por completo. Este último hecho lo podemos corroborar a partir de los resultados extraídos en las localizaciones muestreadas L15 y L16, donde pese a impedirse un correcto muestreo, la gestión e intervención antrópica del bosque discrimina positivamente el crecimiento de los árboles permitiendo la existencia de grandes ejemplares, que de otro modo estarían sujetos a mayor competencia dentro de la masa.

Respecto a las condiciones climáticas de la zona de estudio, encuadradas en el tránsito entre la zona de la montaña atlántica y el sector mediterráneo continental, demuestran tener una incidencia notable respecto al crecimiento de *Fagus sylvatica* en las localidades montañosas analizadas. Además, el hecho de que las series o cronologías medias ubicadas en lugares altitudinalmente más elevados, presentan los mayores valores de sensibilidad media, responde a que las condiciones climáticas extremas dejan huellas más visibles en el arbolado (Takahashi, Tokumitsu & Yasue, 2005), estableciendo un cierto gradiente altitudinal.

En relación con los resultados de los análisis de la relación crecimiento-clima de *Fagus sylvatica*, se aprecia una respuesta climática común en el crecimiento radial. Destacan por una parte la respuesta a valores térmicos (temperaturas máximas marzo y julio). Respecto a los valores elevados de marzo, periodo de inactividad de la especie, este mes podría favorecer la puesta en marcha de las funciones celulares del árbol previo a la germinación de los brotes primaverales, así como una mejora del reparto hídrico anual en el suelo por una mayor fusión nival. Por su parte, la respuesta negativa a las temperaturas máximas de julio, puede estar relacionado con ser el mes más cálido y menos lluvioso del año en esta área y en consecuencia de mayor evapotranspiración, lo que ayuda a comprender la relación establecida con el crecimiento. Ambas afirmaciones son solo hipótesis y supondrían un estudio en profundidad al respecto.

En relación con la respuesta a la precipitación mensual, destacada la correlación positiva con las precipitaciones de los meses de inicio de la primavera, abril y mayo. Sus principales efectos positivos tienen que ver con una prolongación de la estación de crecimiento hasta el final del verano produciendo así anillos más anchos (González & Eckstein, 2003). A ello debemos unir también las relaciones positivas establecidas entre las precipitaciones de final de primavera (junio) y del verano, (julio y agosto). De hecho, la precipitación de este periodo en conjunto (primavera-verano) se manifiesta como un importante factor que promueve el crecimiento radial del haya. La respuesta positiva ofrecida respecto a la precipitación de estos meses, se explica principalmente por un arranque de la actividad metabólica y cambial, evidenciada en estudios anteriores referidos a la actividad del cambium y xylogénesis de la especie (Čufar, Prislan & Gričar, 2008; Michelot, Simard, Rathgeber, Dufrêne & Damesin, 2012b; Prislan, Gričar, de Luis, Smith, & Čufar, 2013; Vavrcik, Gryc, Mensik & Baar, 2013), donde se establece un periodo de máxima actividad cambial entre abril y julio, para posteriormente reducirse rápidamente.

Podemos destacar otros valores que, aunque no tan destacados, merece la pena considerar. Es el caso de la respuesta negativa a las precipitaciones de enero y que algunos autores asocian con el intenso frío y precipitaciones sólidas que pueden causar daños al sistema radicular que afecta al desarrollo posterior del crecimiento (Rubino & McCarthy, 2000; Gray, Fastie, Jackson & Betancourt, 2004).

En líneas generales el patrón de respuesta climática que muestra *Fagus sylvatica* en este sector de la cantábrica, confirma una dinámica de crecimiento sensible a la sequía, tanto primaveral como estival, ampliamente apoyada por la literatura a lo largo del área de distribución natural de la especie en toda Europa (Rozas, 2001; 2006; Dittmar, *et al.*, 2003; Piovesan, *et al.*, 2005a; Lebourgeois, *et al.*, 2005; Lebourgeois, 2005; Jump, *et al.*, 2007; Peñuelas, Ogaya, Boada & Jump, 2007; Friedrichs, *et al.*, 2009; Drobyshev, *et al.*, 2010; Scharnweber, *et al.*, 2011; Michelot, Bréda, Damesin & Dufrêne, 2012a). Sin embargo, esta sensibilidad a la escasez de precipitación estival y primaveral según estudios recientes como el de Rozas, *et al.* (2015) en puntos de la cantábrica y Tegel, *et al.* (2014), apoyan la hipótesis de que el estrés por sequía no es tan relevante como parece en su límite de distribución si se dan condiciones climáticas de nubosidad y nieblas (precipitación encubierta), que generan en el hayedo un comportamiento a modo de bosques de niebla con una inmersión en la nube para la mejora del crecimiento y la ganancia de carbono.

Por último y pese a no haber un gran número de trabajos que hayan mostrado resultados similares, la combinación de las herramientas estadísticas y los Sistemas de Información Geográfica, facilitan el

cálculo y la representación cartográfica de las variaciones de la respuesta climática de *Fagus sylvatica* obtenidas a partir del análisis dendroclimático, permitiendo la cuantificación e interpretación de los valores expresados mediante mapas de correlaciones. La cartografía generada resulta útil y refleja de un modo claro las relaciones espaciales entre la respuesta del crecimiento del haya a las variables climáticas de determinados meses y las variables físicas y topográficas, existiendo una clara gradación en altitud respecto a la respuesta climática, que nos confirma una predisposición mejor para este tipo de análisis en las zonas montañosas elevadas, frente a crecimientos menos marcados por la influencia climática en los terrenos más favorables ubicados en cotas bajas.

5. Conclusiones

El conocimiento de los factores que afectan al crecimiento de *Fagus sylvatica* es imprescindible para realizar un correcto seguimiento de estos bosques. En este contexto la utilización de la dendrocronología se muestra como una herramienta sólida y potente para analizar la respuesta de esta especie a las variables climáticas y elaborar modelizaciones cartográficas de su distribución geográfica.

El empleo de esta técnica en este trabajo permite contribuir al campo científico aportando una nueva estación de referencia en la montaña cantábrica central, asociados al valle de Polaciones. Se apoya en una serie que abarca un periodo de 241 años (25 cronologías, locales, 249 árboles y 402 *cores*) que permite contrastar eventos, principalmente climáticos, más allá de la extensión de registros instrumentales.

Se muestra como los patrones de sensibilidad climática de *Fagus sylvatica* en este sector de la montaña cantábrica central, responden de un modo semejante a los análisis realizados en otros estudios de diversas localizaciones geográficas. Podemos afirmar cómo, efectivamente, el estrés por sequía supone un factor clave en el crecimiento anual. En nuestro caso y dadas las condiciones geográficas del área, podemos plantear la hipótesis de que este factor climático se vea mitigado por otros como la nubosidad y nieblas (precipitación encubierta), resultando en este caso necesario un estudio de mayor profundidad que pudiese confirmarlo.

Los resultados obtenidos por los modelos cartográficos, señalan el límite superior del bosque y sus vertientes próximas como puntos idóneos de muestreo por presentar unos valores de correlación más fuertes en todas las variables climáticas significativas. Estos ámbitos de límite superior, indican una respuesta más sensible a condiciones climáticas cambiantes y extremas, frente a los sectores más deprimidos de fondo de valle con crecimientos más complacientes y favorables a la especie y de respuesta climática menos marcada a las variables mensuales observadas. A su vez, se aprecia como el factor altitud cobra una gran importancia en la determinación de la respuesta climática de *Fagus sylvatica*, por encima del resto de variables empleadas en la modelización y de las que apenas parece observarse incidencia. Este fuerte peso del gradiente altitudinal, parece lógico puesto que es también un factor importante de las variaciones tanto de temperatura como de precipitación en cualquier ámbito climático.

Sin embargo, este tipo de análisis realizado no está carente de ciertas necesidades en ocasiones difíciles de solventar. Para poder llevar a cabo un análisis y modelización fiable y sólida, es importante poseer una buena replicación en el conjunto de series dendrocronológicas analizadas. Para ello resulta necesario recoger registros en la mayor diversidad de condiciones y localizaciones representativas y que a la vista de la modelización, parece alcanzarse una mejor representatividad de la variabilidad climática en espacios montañosos próximos al límite superior del bosque.

A ello hay que añadir, que a menudo los ámbitos de montaña presentan fuertes carencias en mediciones climáticas instrumentales próximos en el espacio o estas a menudo son de muy escasa longitud temporal, por lo que los resultados obtenidos del cruce con series climáticas regionales como la empelada pueden estar sujetos a cierta variación debido a modificaciones del clima a escala local.

Referencias

Agencia Estatal de Meteorología [AEMET] (2013). *Datos termopluiométricos de la estación meteorológica de Uznayo (Cantabria)*. Madrid: Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente, AEMET, Delegación Territorial en Cantabria.

- Agencia Estatal de Meteorología [AEMET] (2016). *Visor del Atlas climático de la Península y Baleares, 1971-2000*. Agencia Estatal de Meteorología, Ministerio de Medio Ambiente y Rural y Marino, Madrid, Instituto de Meteorología de Portugal. Disponible en: <http://agroclimap.aemet.es/#>
- Babst, F., Poulter, B., Trouet, V., Tan, K., Neuwirth, B., Wilson, R.,... & Frank, D. (2013). Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecol. Biogeogr.* 22, 706-717. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/geb.12023/full>
- Barigah, T.S., Charrier, O., Douris, M., Bonhomme, M., Herbette, S., Améglio, T.,...& Cochard, H. (2013). Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Ann. Bot.* 112, 1431-1437. <https://doi.org/10.1093/aob/mct204>
- Biondi, F. (1993) Climatic signals in tree-rings of *Fagus sylvatica* L. from the central Apennines, Italy. *Acta Oecologica*, 14, 57-71. Recuperado de: https://www.researchgate.net/profile/Franco_Biondi/publication/279895651_Climatic_signals_in_tree_rings_of_Fagus_sylvatica_L_from_the_central_Apennines_Italy/links/5670624c08ae2b1f87ace379.pdf
- Biondi, F. & Visani, S. (1996). Recent developments in the analysis of an Italian tree-ring network with emphasis on European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Tree Rings, Environment and Humanity*. Dean J.S., Meko D.M., Swetnam T.W., eds. University of Arizona, Tucson. Radiocarbon, pp. 713-725. Recuperado de: <http://wolfweb.unr.edu/homepage/fbiondi/Biondi&Visani1996.pdf>
- Bunn, A.G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26: 115-124. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
- Cartoteca Regional Agraria [CRA] (2005). *Mapa Edafológico hoja nº82. Escala 1:50.000*. Santander: Gobierno de Cantabria, Centro de Investigación y Formación Agrarias (CIFA), Cartoteca Digital Agraria. Disponible en: <http://www.cartotecaagraria.com/marc2.html>
- Centro Nacional de Información Geográfica [CNIG] (2012). *Modelo Digital del Terreno LIDAR*. Madrid: Ministerio de Fomento, Instituto Geográfico Nacional, Centro Nacional de Información Geográfica (CNIG). Disponible en: <http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/index.jsp>
- Cook, E. & Kairiukstis, L. (1990). *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Čufar, K., Prislán, P. & Gričar, J. (2008). Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica*) during the 2006 growth season. *Wood Research*, (53), 1-11. Recuperado de: <http://eprints.gozdis.si/id/eprint/602>
- Di Filippo, A., Biondi, F., Čufar, K., De Luis, M., Grabner, M., Maugeri, M.,...& Piovesan, G. (2007). Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *J. Biogeogr.* 34, 1873-1892. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2699.2007.01747.x/full>
- Di Filippo, A., Biondi, F., Maugeri, M., Schirone, B. & Piovesan, G. (2012). Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines. *Global change biology*, 18(3), 960-972. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2011.02617.x/full>
- Dittmar, C., Zech, W. & Elling, W. (2003). Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe: a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173, 63-78. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00816-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00816-7)
- Draper, N. R., & Smith, H. (2014). *Applied regression analysis*. John Wiley & Sons.
- Drobyshev, I., Övergaard, R., Saygin, I., Niklasson, M., Hickler, T., Karlsson, M. & Sykes, M. T. (2010). Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 259(11), 2160-2171. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.037>
- Fang, J. & Lechowicz, M. J. (2006). Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1804-1819. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01533.x>
- Felicísimo Pérez, A. M. (1994): *Modelos digitales del terreno. Introducción y aplicación en las ciencias ambientales*, Pentalfa ediciones, Oviedo.
- Fowler, J. & Cohen, L. (1999): *Estadística básica en ornitología*, SEO/Birdlife, Madrid.

- Friedrichs, D. A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D. C., Esper, J., Neuwirth, B. & Löffler, J. (2009). Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees*, 23(4), 729-739. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-009-0315-2>
- Fritts, H. C., Guiot, J., Gordon, G. A. & Schweingruber, F. (1990). Methods of calibration, verification, and reconstruction. In *Methods of Dendrochronology*. Springer, Netherlands. pp. 163-217. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0_4
- Fritts, H. C. (2012). *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Frochoso, M. (1990). *Geomorfología del valle del Nansa*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cantabria, Santander.
- Gómez, M., Roig, S. & Reque, J. A. (2008). Caracterización selvícola de los hayedos cantábricos: influencia de las condiciones de estación y los usos antrópicos. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 17(2), 155-167. Recuperado de: <http://www.inia.es/inia/contenidos/publicaciones/index.jsp?intranet=1&idcategoria=1359>
- González, I. G. & Eckstein, D. (2003). Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiology*, 23(7), 497-504. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/23.7.497>
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Alonso, J. L. B., ... & Krajči, J. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2(2), 111-115. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1329>
- Gray, S. T., Fastie, C. L., Jackson, S. T., & Betancourt, J. L. (2004). Tree-ring-based reconstruction of precipitation in the Bighorn Basin, Wyoming, since 1260 AD. *Journal of Climate*, 17(19), 3855-3865. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2004\)017%3C3855:TROPIT%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017%3C3855:TROPIT%3E2.0.CO;2)
- Grissino-Mayer, H. D. (2001). Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-ring research*, 57(2), 205-221. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/10150/251654>
- Guiot, J. (1991). The bootstrapped response function. *Tree Ring Bull*, 51, 39-41. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/10150/262288>
- Gutiérrez, E. (1988). Dendroecological study of *Fagus sylvatica* L. in the Montseny Mountains (Spain). *Acta Oecologica. Oecología Plantarum*, vol 9, 301-309.
- Gutiérrez, E. (2009). La dendrocronología: métodos y aplicaciones. En: Nieto, X i Cau, M.A. (Eds.). *Arqueología náutica mediterránea* Monografías del CASC. Generalitat de Catalunya, pp. 309-322
- Harris, I. P. D. J., Jones, P. D., Osborn, T. J., & Lister, D. H. (2014). Updated high-resolution grids of monthly climatic observations—the CRU TS3. 10 Dataset. *International Journal of Climatology*, 34(3), 623-642. <http://dx.doi.org/10.1002/joc.3711>
- Herbette, S., Wortemann, R., Awad, H., Huc, R., Cochard, H., Barigah, T.S. (2010). Insights into xylem vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* L.: phenotypic and environmental sources of variability. *Tree Physiol.* 30, 1448-1455. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq079>
- Holmes, R. L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 51-67. Recuperado de: http://www.ltrr.arizona.edu/~ellisqm/outgoing/dendroecology2014/readings/Holmes_1983.pdf
- Hughes M.K., Swetnam T.W. & Diaz H.F. (eds). (2011). *Dendroclimatology: Progress and Prospects*. Springer: Dordrecht.
- Hutchinson, M. F. (1993). Development of a continent-wide DEM with applications to terrain and climate analysis, en Goodchild, M. F. et al. (eds.), *Environmental Modeling with GIS*, Oxford University Press, Nueva York, 392-399.
- Instituto Geológico y Minero de España [IGME] (2014a). *Mapa Geológico de la Comunidad Autónoma de Cantabria a escala 1:25.000*. Santander: Gobierno de Cantabria; IGME. Recuperado de: <http://mapas.cantabria.es/>
- Instituto Geológico y Minero de España [IGME] (2014b). *Mapa Geomorfológico de la Comunidad Autónoma de Cantabria a escala 1:25.000*. Santander: Gobierno de Cantabria; IGME. Recuperado de: <http://mapas.cantabria.es/>

- Tercer Inventario Forestal Nacional [IFN3] (2008). *Tercer Inventario Forestal Nacional*. Madrid: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Dirección General de Medio Natural y Política Forestal. Recuperado de: <http://www.mapama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/ifn3.aspx>
- Jump, A.S., Hunt, J.M. & Peñuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12, 2163-2174. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x>
- Jump, A. S., Hunt, J. M. & Peñuelas, J. (2007). Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of *Fagus sylvatica* in the Montseny Mountains, northeast Spain. *Ecoscience*, 14(4), 507-518. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x/full>
- Lebourgeois, F. (2005). Approche dendroécologique de la sensibilité du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au climat en France et en Europe. *Revue Forestiere Francaise*, 1, 33-50. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/2042/5021>
- Lebourgeois, F., Breda, N., Ulrich, E. & Granier, A. (2005). Climate–tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, 19, 385-401. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9>
- McGuire, A. D., Ruess, R. W., Lloyd, A., Yarie, J., Clein, J. S., & Juday, G. P. (2010). Vulnerability of white spruce tree growth in interior Alaska in response to climate variability: dendrochronological, demographic, and experimental perspectives. This article is one of a selection of papers from The Dynamics of Change in Alaska's Boreal Forests: Resilience and Vulnerability in Response to Climate Warming. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(7), 1197-1209. <https://doi.org/10.1139/X09-206>
- Michelot, A., Bréda, N., Damesin, C. & Dufrêne, E. (2012a). Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest ecology and management*, 265, 161-171. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.024>
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufrêne, E. & Damesin, C. (2012b). Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree physiology*, 32(8), 1033-1045. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps052>
- Ninyerola, M., Roure, J. M. & Pons, X. (2005). *Atlas climático digital de la Península Ibérica: metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Bellaterra: Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestal. Recuperado de: <http://opengis.uab.es/wms/iberia>
- Novak, K., De Luis, M., Saz, M. A., Longares, L. A., Serrano-Notivoli, R., Raventós, J. ... & Rathgeber, C. B. (2016). Missing Rings in *Pinus halepensis*—The Missing Link to Relate the Tree-Ring Record to Extreme Climatic Events. *Frontiers in plant science*, 7 (727), 1-11. Recuperado de: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2016.00727/full>
- Packham, J.R., Thomas, P.A., Atkinson, M.D. & Degen, T., (2012). Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *J. Ecol.* 100, 1557-1608. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02017.x>
- Peñuelas, J. & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny Mountains (NE Spain). *Global change biology*, 9(2), 131-140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00566.x>
- Peñuelas, J., Ogaya, R., Boada, M. & S Jump, A. (2007). Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30(6), 829-837. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05247.x>
- Piovesan, G. & Schirone, B. (2000). Winter North Atlantic oscillation effects on the tree rings of the Italian beech (*Fagus sylvatica* L.). *International Journal of Biometeorology*, vol. 44, n° 3, 121-127. <https://doi.org/10.1007/s004840000055>
- Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M. & Schirone, B. (2003). A long-term tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. *Dendrochronologia*, 21(1), 13-22. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00036>
- Piovesan, G., Biondi, F., Bernabei, M., Di Filippo, A. & Schirone, B. (2005a). Spatial and altitudinal bioclimatic zones of the Italian Peninsula identified from a beech (*Fagus sylvatica* L.) tree-ring network. *Acta Oecologica*, 27, 197-210. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2005.01.001>

- Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F. & Schirone, B. (2005b). Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. *Journal of Vegetation Science*, 16, 13-28. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02334.x>
- Plan Nacional de Ortofotografía Aérea [PNOA] (2014). *Vuelo Fotogramétrico Digital de la Comunidad Autónoma de Cantabria*. Sistema de referencia: EPSG 25830 (ETRS89), Tamaño de pixel: 0,25 m. Madrid: Ministerio de Fomento, Instituto Geográfico Nacional (IGN), Centro Nacional de Información Geográfica (CNIG). Recuperado de: <http://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/buscadorCatalogo.do?codFamilia=02211>
- Prislan, P., Gričar, J., de Luis, M., Smith, K. T. & Čufar, K. (2013). Phenological variation in xylem and phloem formation in *Fagus sylvatica* from two contrasting sites. *Agricultural and forest meteorology*, 180, 142-151. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.06.001>
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Recuperado de: <http://www.R-project.org/>.
- Rozas, V. (2001). Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. *Annals of Forest Science*, 58, 237-251. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2001123>
- Rozas, V. (2006). Caracterización y análisis de la señal climática en cronologías de *Fagus sylvatica* L. y *Quercus robur* L. en la región central de la Cornisa Cantábrica. *Forest Systems*, 15(2), 182-196. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/10261/46821>
- Rozas, V., Camarero, J. J., Sangüesa-Barreda, G., Souto, M. & García-González, I. (2015). Summer drought and ENSO-related cloudiness distinctly drive *Fagus sylvatica* growth near the species rear-edge in northern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201, 153-164. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.012>
- Rubino, D. L. & McCarthy, B. C. (2000). Dendroclimatological analysis of white oak (*Quercus alba* L., *Fagaceae*) from an old-growth forest of southeastern Ohio, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 240-250. <https://doi.org/10.2307/3088761>
- Rubio, A., Blanco, A., Sanz, V. G., Sánchez, O. & Elena, R. (2003). Autoecología paramétrica de los hayedos de Castilla y León. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 12(1), 87-110. Recuperado de: <https://recyt.fecyt.es/index.php/IA/article/view/2485>
- Scharnweber, T., Manthey, M., Criegee, C., Bauwe, A., Schröder, C. & Wilmking, M. (2011). Drought matters—Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management*, 262(6), 947-961. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.026>
- Schweingruber, F.H. (1990). *Anatomy of European woods. An atlas for the identification of European trees, shrubs and dwarf shrubs*. Berne: Paul Haupt.
- Shi, C., Masson-Delmotte, V., Daux, V., Li, Z., Carré, M., & Moore, J. C. (2015). Unprecedented recent warming rate and temperature variability over the east Tibetan Plateau inferred from Alpine treeline dendrochronology. *Climate Dynamics*, 45(5-6), 1367-1380. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2386-z>
- Speer, J. H. (2010). *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press.
- Stokes, M.A. & Smiley, T.L. 1968. *An Introduction to Tree-ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Takahashi, K., Tokumitsu, Y. & Yasue, K. (2005). Climatic factors affecting the tree-ring width of *Betula ermanii* at the timberline on Mount Norikura, Central Japan. *Ecological Research*, 20(4), 445-451. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0060-y>
- Tegel, W., Seim, A., Hakelberg, D., Hoffmann, S., Panev, M., Westphal, T. & Büntgen, U. (2014). A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. *European Journal of Forest Research*, 133(1), 61-71. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0737-7>

- Tejedor, E., Saz, M. Á., Cuadrat, J. M., Esper, J. & de Luis, M. (2017). Temperature variability in the Iberian Range since 1602 inferred from tree-ring records. *Climate of the Past*, 13(2), 93-105. <https://doi.org/10.5194/cp-13-93-2017>
- Vavrcik, H., Gryc, V., Mensik, L. & Baar, J. (2013). Xylem formation in *Fagus sylvatica* during one growing season. *Dendrobiology*, 69. <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.069.008>
- Vicente-Serrano, S. M., Saz-Sánchez, M. A. & Cuadrat, J. M. (2003). Comparative analysis of interpolation methods in the middle Ebro Valley (Spain): application to annual precipitation and temperature. *Climate research*, 24(2), 161-180. <https://doi.org/10.3354/cr024161>
- von Wuehlisch, G. (2008). *EUFORGEN Technical Guidelines for Genetic Conservation and Use for European Beech (Fagus sylvatica)*. Bioersivity International, Rome, Italy.
- Weisberg, S. (1985). *Applied Linear Regression*, 2nd ed., John Wiley, New York.
- Wigley, T. M., Briffa, K. R. & Jones, P. D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and Applied Meteorology*, 23(2), 201-213. [http://dx.doi.org/10.1175/1520-0450\(1984\)023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2)
- Willmott, C. J. (1982). Some comments on the evaluation of model performance. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 63(11), 1309-1313. [http://dx.doi.org/10.1175/1520-0477\(1982\)063%3C1309:SCOTEO%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1175/1520-0477(1982)063%3C1309:SCOTEO%3E2.0.CO;2)
- Yamaguchi, D. K. (1991). A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(3), 414-416. <https://doi.org/10.1139/x91-053>