

6º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

CFE01-003

Montes: Servicios y desarrollo rural
10-14 junio 2013
Vitoria-Gasteiz



Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Vitoria-Gasteiz, 10-14 junio de 2013
ISBN: 978-84-937964-9-5
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Influencia del clima en la densidad de la madera de pinos mediterráneos (*Pinus halepensis* y *Pinus pinaster*)

OLIVAR, J.¹, RATHGEBER, C.B.K.², ORDOÑEZ, C.¹ y BRAVO, F.¹

¹Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible Universidad de Valladolid-INIA. Avda. de Madrid 44, 34004, Palencia.

² INRA, UMR1092, Laboratoire d'Etude des Ressources. Forêt Bois (LERFoB), Centre INRA de Nancy, F-54280 Champenoux (Francia).

Resumen

Estudios sobre la evolución del clima predicen que los árboles en Europa experimentarán un aumento de las temperaturas y de las sequías estivales en el futuro. Estos cambios no sólo afectarán al crecimiento radial sino también a la densidad de la madera, que ha demostrado ser muy sensible a variaciones en el clima a escala inter-anual. El objetivo de este estudio es analizar la influencia del clima en la densidad de la madera del pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) y el pino negral (*Pinus pinaster* Ait.) identificando las variables climáticas más influyentes. Se seleccionaron 15 árboles dominantes por parcela de los cuales se extrajeron dos muestras radiales para ser analizadas con rayos x para conocer su densidad. Los resultados obtenidos (densidad media anual, máxima densidad de la madera tardía, etc.) servirán como un paso importante a la hora de interpretar y evaluar el comportamiento de los bosques mediterráneos frente a futuros cambios en el clima. La inclusión de la densidad de los anillos de crecimiento y las variables climáticas más influyentes en su desarrollo ayuda a completar la información de las cronologías existentes y puede ser integrada en modelos de crecimiento y combinarse con información anatómica para una mayor precisión.

Palabras clave

Pinos mediterráneos, rayos x, cambio climático, anillos de crecimiento, madera temprana, madera tardía.

1. Introducción

Modelos de simulación climática predicen que los árboles en Europa, y especialmente en la región mediterránea, van a experimentar un aumento de las sequías y de las temperaturas en el futuro (IPCC 2007; Bouriaud et al. 2005). Esos cambios no solo afectarán al crecimiento, sino que también tendrán importantes consecuencias en los patrones intra-anales como la densidad de la madera. La densidad es especialmente importante porque está relacionada con varias características físicas, químicas y anatómicas de la madera y contiene información básica relacionada con problemas tecnológicos, climatológicos y de manejo (Schweingruber et al. 1978, Fritts 2001).

Estudios dendroclimáticos han demostrado que la densidad de la madera es muy sensible a las variaciones del clima a escala inter-anual (Parker & Henoch 1971, Schweingruber et al. 1978, Conkey 1979, Briffa et al. 2001, Roderick et al. 2002, Bouriaud et al. 2005). Las relaciones entre el clima y la anatomía de la madera o la formación de los anillos de crecimiento también ha sido estudiada a escala intra-anual en varias especies

incluyendo coníferas como *Picea abies* (Horacek et al. 1999, Mäkinen et al. 2003, Bouriaud et al. 2005), *Pseudotsuga menziesii* (Rathgeber et al. 2006), *Abies alba*, *Pinus sylvestris* y *Pinus uncinata* (Büntgen et al. 2010), y frondosas como *Robinia pseudacacia* (Schmitt et al. 2000), *Fagus sylvatica* (Sass & Eckstein 1995, Schmitt et al. 2000, van der Maaten et al. 2012). Sin embargo, se conoce poco sobre las relaciones intra-anales entre el clima y la densidad de la madera en regiones mediterráneas, donde los árboles están sujetos a un doble estrés caracterizado por dos interrupciones de la actividad del cambium; una durante el invierno causada por las bajas temperaturas y otra durante el verano causada por las altas temperaturas y la falta de precipitaciones (Cherubini et al. 2003).

La madera de los pinos, al igual que el resto de coníferas, está principalmente compuesta por traqueidas. Los anillos de crecimiento están compuestos por madera temprana, donde las traqueidas tienen grandes diámetros y paredes celulares finas, y madera tardía, con traqueidas más pequeñas con paredes celulares más gruesas (De Luis et al. 2007). Condiciones climáticas severas como la falta de agua pueden alterar estos patrones variando la densidad de la madera.

La densidad de la madera está muy correlacionada con el diámetro de las traqueidas de la madera temprana y el porcentaje de madera tardía (Rathgeber et al. 2006). Estudios previos en *P. halepensis* en la península ibérica aseguran que el crecimiento está positivamente correlacionado con las precipitaciones durante el invierno previo y la primavera y negativamente con las altas temperaturas durante la primavera (Olivar et al., 2012). El crecimiento radial de *Pinus pinaster* se relacionó positivamente con las precipitaciones en el centro de la península (Bogino & Bravo, 2008; Bogino et al., 2009). En ambientes fríos, las coníferas sincronizan su máximo crecimiento con la duración del día (Rossi et al. 2006).

2. Objetivos

El objetivo de este estudio es evaluar la influencia de las distintas variables climáticas (temperatura y precipitaciones) en el crecimiento y la densidad de la madera de *P. halepensis* y *P. pinaster*. Las hipótesis propuestas son: i) las precipitaciones son el factor más importante en el crecimiento y la densidad de la madera de *P. halepensis* y *P. pinaster*; y ii) el crecimiento radial y la densidad de la madera están inversamente relacionados. Los resultados de este estudio ampliarán el conocimiento de los efectos del clima en la formación de la madera.

3. Materiales y Métodos

Las parcelas de muestreo fueron seleccionados dentro del área de distribución natural de *P.halepensis* y *P.pinaster* en la península ibérica (Figura 1).

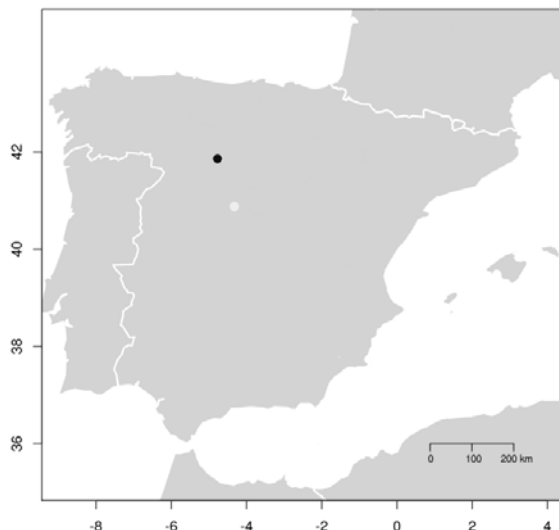


Figura 1: Áreas de estudio de *P. halepensis* (negro) y *P. pinaster* (blanco).

En cada una de las parcelas de muestreo se seleccionaron 15 árboles dominantes, y a cada uno se le extrajeron, con barrena pressler, dos muestras a la altura de 1.30 m. La descripción de las parcelas se encuentra en la Tabla 1.

Tabla 1: Descripción de las parcelas de muestreo de *Pinus halepensis* y *Pinus pinaster*.

ESPECIES	ALTITUD (m)	PERIODO	PRECIP. ANUAL (mm)	TEMP. MEDIA MENSUAL (°C)
<i>P. halepensis</i>	878	1973-2011	418	11.3
<i>P. pinaster</i>	857	1939-2011	512	10.2

Las muestras fueron procesadas siguiendo las técnicas dendrocronológicas habituales (Stokes and Smiley 1968) y posteriormente fueron acondicionadas a un 12% de contenido de agua y cortadas transversalmente con un grosor de 2 mm. Las fotografías negativas de rayos X fueron obtenidas según Leban et al. (2004). La imagen de rayos X resultante fue digitalizada y procesada con el software CERD (Mothe et al. 1998). Los perfiles de densidad obtenidos para cada anillo están basados en la medición de 100 partes. Los perfiles se obtuvieron como media de los valores obtenidos de esos segmentos (XRD, kg/m³) (Bouriaud et al. 2005, Rathgeber et al. 2006).

Las temperaturas medias mensuales y las precipitaciones mensuales registradas en la estación climatológica de Autilla del Pino (Agencia Estatal de Meteorología), situada a 20km

del sitio de muestreo, fueron agrupadas en estaciones (invierno anterior al periodo de crecimiento, primavera, verano y otoño) y correlacionadas con la anchura de los anillos, la anchura de la madera temprana, la anchura de la madera tardía, densidad media, densidad máxima, densidad de la madera temprana y densidad de la madera tardía.

Para eliminar las tendencias no climáticas de los datos, las series de crecimiento fueron estandarizadas. La estandarización elimina las tendencias geométricas y ecológicas preservando las variaciones de frecuencia inter-anual relacionadas con el clima. La tendencia a largo plazo se eliminó de cada serie de crecimiento ajustando un índice definido como el verdadero ancho del anillo dividido por el valor ajustado.

4. Resultados

La variable climática que influyó en mayor medida en el crecimiento radial de *P. halepensis* fue la precipitación. Las altas precipitaciones durante el invierno previo o el principio del periodo vegetativo (primavera) influyeron de manera positiva en su crecimiento radial, especialmente en la formación de la madera temprana. Las temperaturas durante la primavera también influyeron de manera positiva en su crecimiento. La formación de la madera tardía fue fundamentalmente influida por las precipitaciones durante el invierno. No se encontraron correlaciones significativas entre las variables climáticas y el crecimiento radial de *P. pinaster* (Figuras 2 y 3).

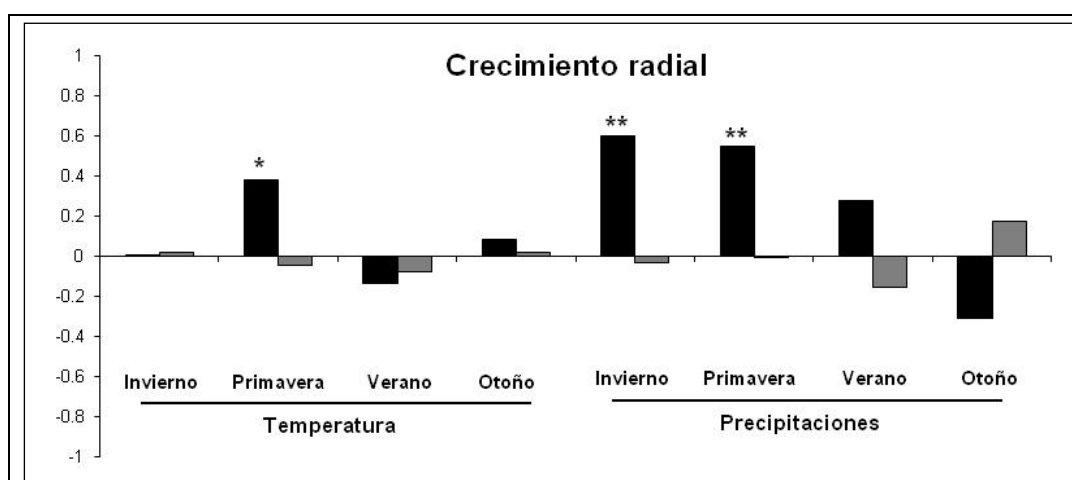


Figura 2: Influencia de las variables climáticas (precipitación total y temperatura media) en el crecimiento radial de *P. halepensis* (negro) y *P. pinaster* (gris)

*: p -valor > 0.05; **: p -valor > 0.005.

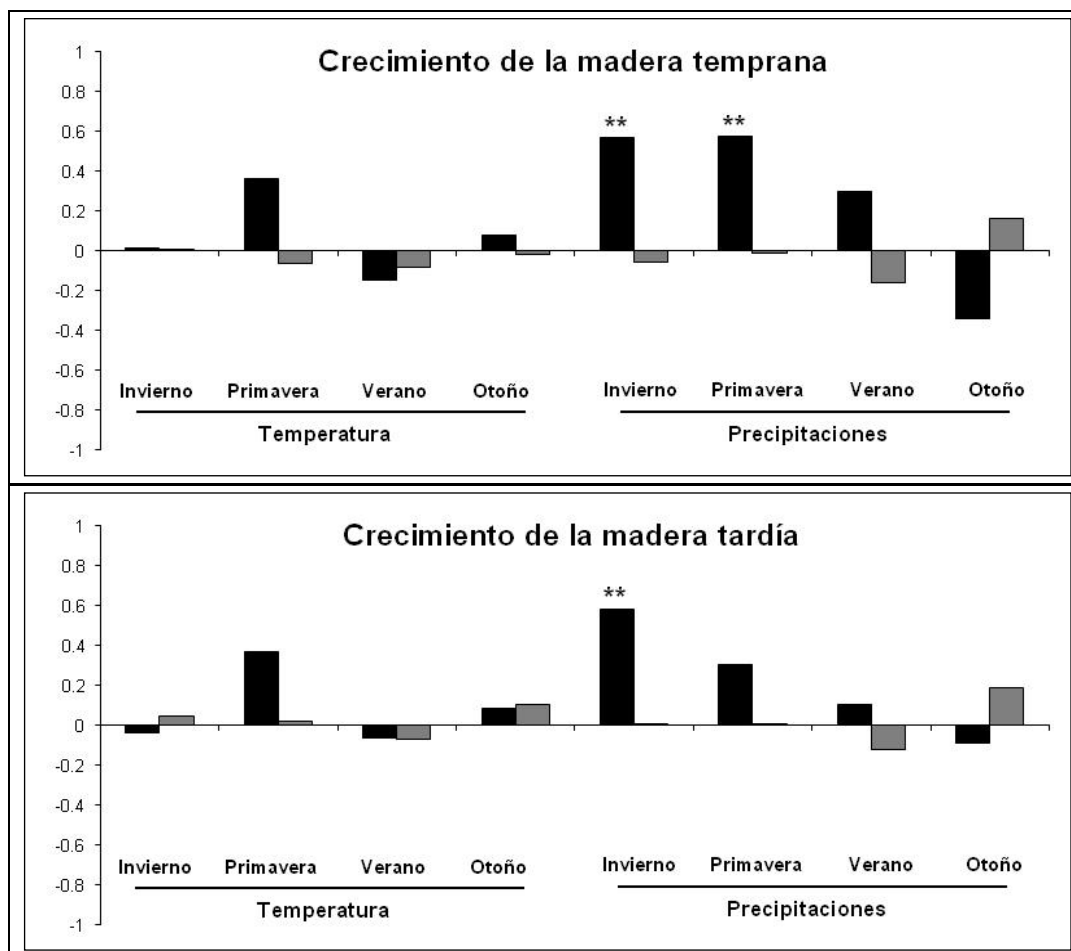


Figura 3: Influencia de las variables climáticas (precipitación total y temperatura media) en el crecimiento de la madera temprana y tardía de *P. halepensis* (negro) y *P. pinaster* (gris)

*: $p\text{-valor} > 0.05$; **: $p\text{-valor} > 0.005$.

Por otro lado, la densidad media de *P. halepensis* estuvo negativamente correlacionada con las precipitaciones durante el invierno previo y la primavera, las cuales influyen positivamente en su crecimiento radial. La densidad media de *P. pinaster* estuvo positivamente correlacionada con las temperaturas a lo largo de todo el año. La densidad máxima estuvo positivamente correlacionada con el crecimiento radial en el caso de *P. halepensis*, indicando que los años climáticamente favorables para el crecimiento radial producen mayores valores de densidad máxima (Figura 4).

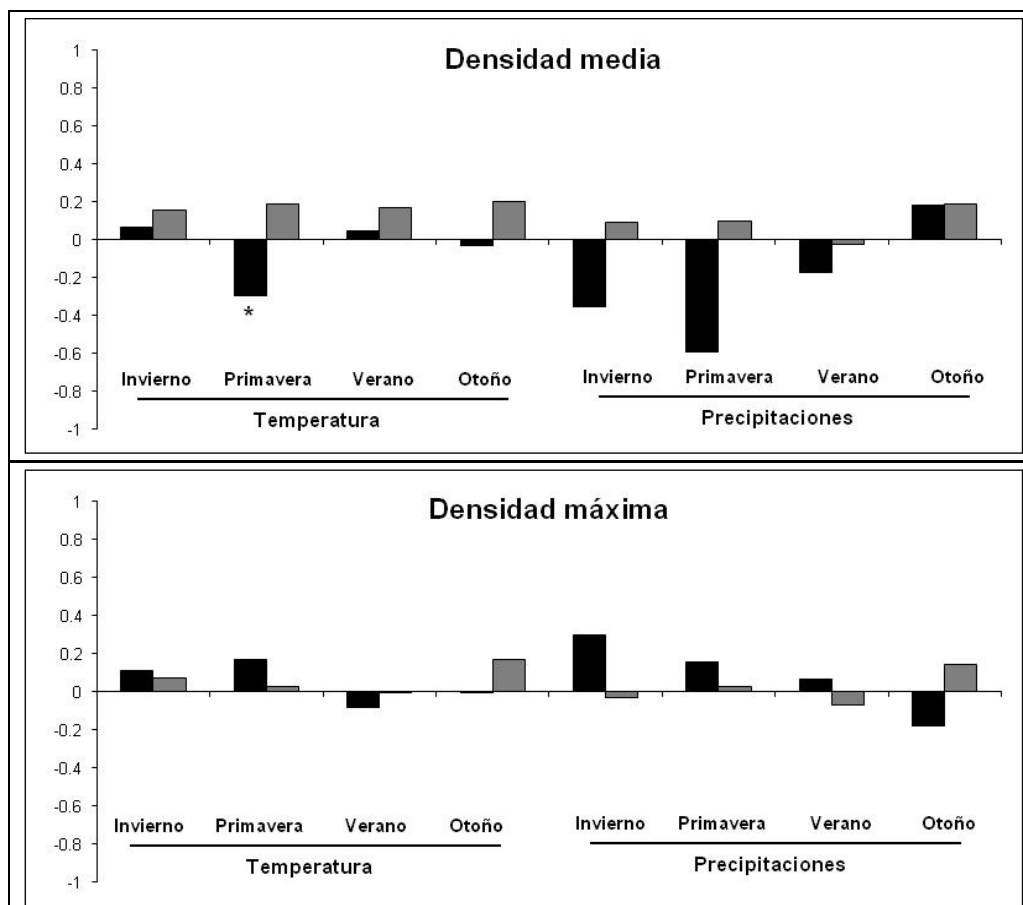


Figura 4: Influencia de las variables climáticas (precipitación total y temperatura media) en la densidad media y la densidad máxima de *P. halepensis* (negro) y *P. pinaster* (gris)

*: $p\text{-valor} > 0.05$; **: $p\text{-valor} > 0.005$.

La formación de la madera temprana y la madera tardía siguieron patrones opuestos en el caso del pino carrasco. Mientras la primera estuvo negativamente influida por las precipitaciones durante el invierno anterior y el principio del periodo vegetativo, la segunda estuvo positivamente correlacionada con las precipitaciones durante ese periodo. En el caso de *P. pinaster*, la formación de la madera temprana estuvo positivamente correlacionada con las altas temperaturas en verano (Figura 5).

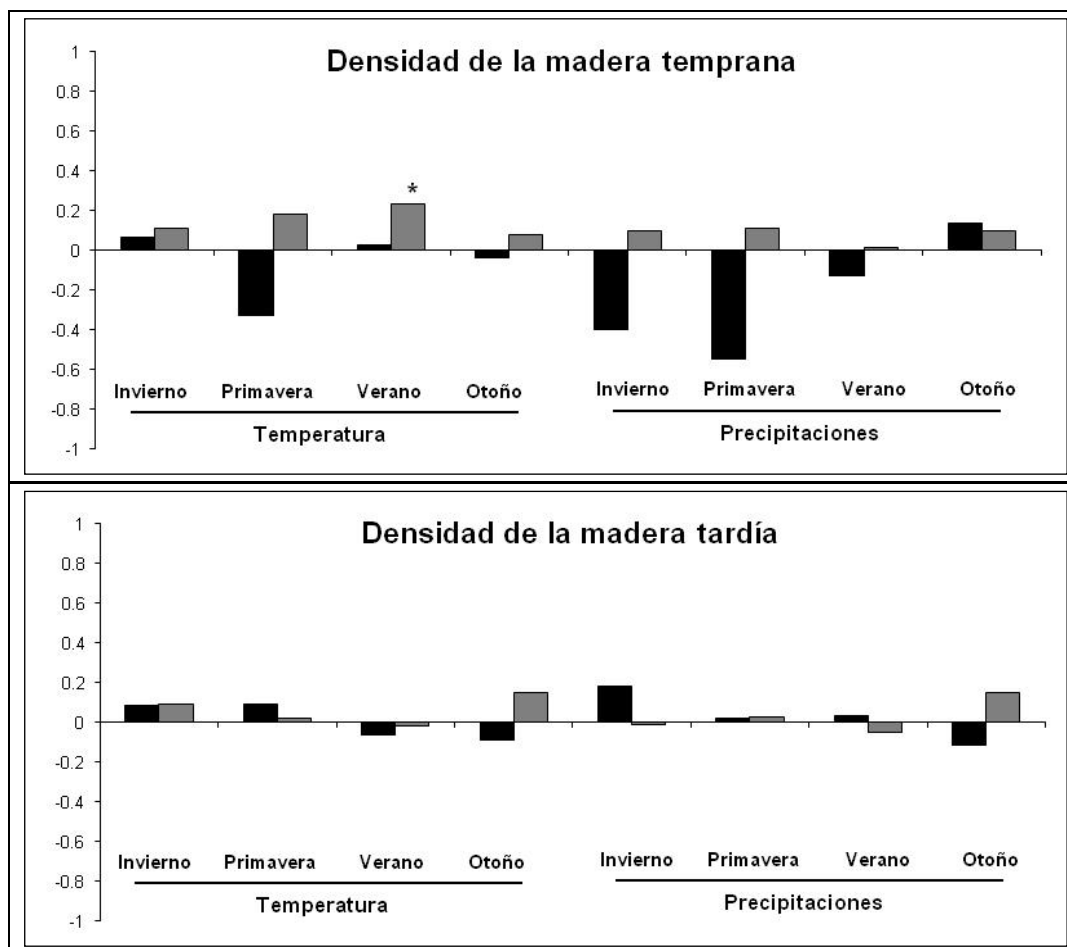


Figura 5: Influencia de las variables climáticas (precipitación total y temperatura media) en la densidad media de la madera temprana y de la madera tardía de *P. halepensis* (negro) y *P. pinaster* (gris)

*: $p\text{-valor} > 0.05$; **: $p\text{-valor} > 0.005$.

5. Discusión

La disponibilidad de agua fue el factor más importante en el crecimiento radial de *P. halepensis*. En condiciones mediterráneas semi-áridas, la formación de la madera en las especies de pinos está fundamentalmente influida por las precipitaciones (Raventós et al., 2001) y su respuesta a la sequía estival es generalizada (Andreu et al. 2007).

Estudios previos realizados en España afirman que el crecimiento radial de *P. halepensis* y *P. pinaster* está positivamente correlacionado con las precipitaciones durante el invierno previo al periodo de crecimiento y la primavera (Olivar et al. 2012). Estos resultados coinciden con los encontrados en *P. halepensis* en Grecia (Papadopoulos et al., 2001; Papadopoulos et al., 2008) y Francia (Rathgeber et al. 2000; Nicault et al. 2001) y *P. pinaster* en Portugal (Vieira et al. 2009) y España (Bogino & Bravo 2008). Otras especies de pinos mediterráneos como *P. pinea* y *P. nigra* mostraron resultados similares (Raventós et al. 2001; Campelo et al., 2006; Martin-Benito et al., 2008; Vieira et al., 2009).

La disponibilidad de agua se definió como el factor más importante en la formación de la madera de especies como el abeto (*Picea abies*) (Mäkinen et al. 2000, 2001) y el haya

(*Fagus sylvatica*) (van der Maaten et al. 2012). El crecimiento radial incluye efectos climáticos y ecológicos de años previos. Esta autocorrelación fisiológica refleja la utilización de abundantes carbohidratos almacenados al final o incluso posteriormente al periodo de crecimiento (Kozłowski & Pallardy 1997, Büntgen et al. 2010).

La densidad media de *P. halepensis* estuvo negativamente correlacionada con las precipitaciones durante el invierno previo al crecimiento y la primavera. La lluvia al principio del periodo vegetativo estimula la formación de la madera temprana, disminuyendo su densidad (Wimmer & Downes 2003). Gilmore (1968) concluyó que los factores que favorecen la formación de la Madera temprana, afectan negativamente en su densidad. Durante la primera mitad del periodo vegetativo los factores climáticos afectan al crecimiento radial, mientras que durante la segunda mitad del periodo vegetativo afectan fundamentalmente a los procesos de engrosamiento de la pared celular (Bouriaud et al. 2005, Büntgen et al. 2010). Experimentos más detallados mostraron que la máxima producción de traqueidas corresponde al periodo de máxima duración del día, haciendo que la formación de la pared celular y su lignificación se produzcan al final del verano (Rossi et al. 2006). El efecto negativo de las precipitaciones en la densidad de la madera concuerda con su efecto positiva en el crecimiento radial.

Bouriaud et al. (2005) encontró altas correlaciones positivas entre el déficit de agua en el suelo y la densidad de la madera. Las variaciones en el engrosamiento de las paredes celulares juegan un papel muy importante en las variaciones de la densidad de la madera (Decoux et al. 2004). Rathgeber et al. (2006) afirmó que la densidad de la madera del abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) aumenta fundamentalmente por el engrosamiento de las paredes celulares en las direcciones radial y tangencial y por la reducción del tamaño de las células en la dirección radial. La reducción del crecimiento radial de las traqueidas está asociado con un mayor engrosamiento de la pared celular (Linares et al. 2009).

Existe una idea general de que el estrés hídrico tiene un gran impacto en varios aspectos de la formación de la madera como el turgor de las células, cambios en los balances hormonales y en el almacenamiento de carbohidratos (Kramer 1964, Zahner 1968, Cosgrove 1986, van der Maaten et al. 2012). Se encontraron efectos negativos de la baja disponibilidad de agua en la densidad de la madera del abeto (*Picea abies*) (Wimmer & Downes 2003, Bouriaud et al. 2005) y el pino carrasco (Olivar et al. 2012), donde la densidad de la madera aumentó debido al aumento del estrés hídrico formando anillos falsos. Varios autores (Kienast et al. 1987, D'Arrigo et al. 1992, Yasue et al. 2000, Bouriaud et al. 2005) afirman que el efecto positivo de la temperatura en la densidad de la madera es una consecuencia de su efecto negativo en el crecimiento. Esta afirmación es cierta para climas templados y continentales, pero no para climas tropicales.

La densidad máxima, sin embargo, estuvo positivamente correlacionada con el crecimiento radial en el caso de *P. halepensis*. La duración del periodo de maduración de las traqueidas determina el grosor de las paredes celulares (Wodzicki 1971, Horacek et al. 1999). El grosor de las paredes celulares de la madera tardía es el factor más importante en la densidad máxima de la madera (Yasue et al. 2000, Linares et al. 2009). Especialmente para las coníferas, las relaciones entre la densidad máxima de la madera tardía y las temperaturas de finales de verano han sido establecidas y empleadas para reconstrucciones climáticas (Parker & Henschel 1971, Schweingruber 1978, Conkey 1979, Briffa et al. 1990, D'Arrigo et

al. 1992, Briffa et al. 2001, Skomarkova et al. 2006, Büntgen et al. 2010, van der Maaten et al. 2012).

Mientras que el crecimiento radial decrece exponencialmente a lo largo del tiempo, la densidad máxima anual sigue un decrecimiento más lineal. Büntgen et al. (2010) afirma que éste decrecimiento es debido a un decrecimiento sistemático en la relación entre el grosor de la pared celular y el área de lumen a lo largo del tiempo, o bien a que el contenido anual de lignina decrece a lo largo del tiempo. Sin embargo, nuestros resultados muestran un valor constante de la densidad máxima anual a lo largo del tiempo.

6. Conclusiones

Las precipitaciones fueron la variable climática que influyó en mayor medida en el crecimiento radial de *P. halepensis*. Las altas precipitaciones durante el invierno previo o el principio del periodo vegetativo (primavera) influyeron de manera positiva en su crecimiento radial, especialmente en la formación de la madera temprana, y de manera negativa en su densidad media. La densidad media de *P. pinaster* estuvo positivamente correlacionada con las temperaturas a lo largo de todo el año. La densidad máxima de *P. halepensis* estuvo positivamente correlacionada con el crecimiento radial, indicando que los años climáticamente favorables para el crecimiento radial producen mayores valores de densidad máxima.

7. Agradecimientos

Este trabajo es parte de los resultados del Proyecto "Estrategias selvícolas para la adaptación y mitigación del cambio climático en repoblaciones de pinares. Subproyecto 2" del Plan Nacional de I+D+i (Código: AGL2011-29701-C02-02) financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad. Los datos climáticos fueron suministrados por la Agencia Española de Meteorología.

8. Bibliografía

ANDREU, L.; GUTIÉRREZ, E.; MACIAS, M.; RIBAS, M.; BOSCH, O.; CAMARERO, J.J.; 2007. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Glob. Change Biol.* 13(4) 804–815.

BOGINO, S.; BRAVO, F.; 2008. Growth response of *Pinus pinaster* ait. to climatic variables in central Spanish forests. *Ann. For. Sci.* 68 506-518.

BOURIAUD, O.; LEBAN, J.-M.; BERT, D.; DELEUZE, C.; 2005. Intraannual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiol.* 25 651–660.

BRIFFA, K.R.; OSBORN, T.J.; SCHWEINGRUBER, F.H.; HARRIS, I.C.; JONES, P.D.; SHIYATOV, S.G.; VAGANOV, E.A.; 2001. Low-frequency temperature variations from a northern tree-ring density network. *J. Geophys. Res.*, 106 2929-2941.

BUNN, A.G.; 2008. A Dendrochronology Program Library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26 115-124.

BÜNTGEN, U.; FRANK, D.; TROUET, V.; ESPER, J.; 2010. Diverse climate sensitivity of Mediterranean tree-ring width and density. *Trees* 24 261–273.

CAMPELO, F.; NABAIS, C.; FREITAS, H.; GUTIÉRREZ, E.; 2006. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Ann. For. Sci.* 64 229-238.

CHERUBINI, P.; GARTNER, B.L.; TOGNETTI, R.; BRÄKER, O.U.; SCHOCH, W.; INNES, J.L.; 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climates. *Biol. Rev.* 78 119–148.

CONKEY, L. A.; 1979. Response of tree-ring density to climate in Maine, U.S.A. *Tree-Ring Bull.* 39 29–38.

D'ARRIGO, R.D.; JACOBY, G.C.; FREE, R.M.; 1992. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climatic change. *Can. J. Forest Res.* 22(9) 1290-1296.

DE LUIS, M.; GRICAR, J.; ČUFAR, K.; RAVENTÓS, J.; 2007. Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain, *IAWA J.* 28 389-404.

DECOUX, V.; VARCIN, E.; LEBAN, J.M.; 2004. Relationships between the intraring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination, *Ann. For. Sci.* 61 251– 262.

FRITTS, H.C.; VAGANOV, E.A.; SVIDERSKAYA, I.V.; SHASHKIN, A.V.; 2001. Climatic variation and tree-ring structure in conifers: empirical and mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness and wood density. *Climate Res.* 1 97-116.

FRITTS, H. C.; 2001. Tree rings and climate. The Blackburn press, London.

GILMORE, A.R.; 1968. Geographic variation in specific gravity of white pine and red pine in Illinois. *For. Prod. J.* 18 49–51.

HORACEK, P.; SLEZINGEROVA, J.; GANDELOVA. L.; 1999. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). In *Tree Ring Analysis: Biological, Methodological and Environmental Aspects*. Eds. R. Wimmer and R.E. Vetter. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, pp 33–53.

IPCC. 2001. Climate change 2001: the scientific basis. In *Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge, 83 p.

KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G.; 1997. *Physiology of woody plants*. Academic Press, San Diego, 657 p.

LEBAN, J.-M.; PIZZI, Q.; WIELAND, S.; ZANETTI, M.; PROPERZI, M.; PICHELIN, E.; 2004. X-Ray microdensitometry analysis of vibration- welded wood. *J. Adhes. Sci. Technol.* 18 673–685.

LINARES J.C.; CAMARERO, J.J.; CARREIRA, J.A.; 2009. Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition. *Tree Physiol.* 29 1525-1536.

MÄKINEN, H.; NÖJD, P.; MIELIKÄINEN, K.; 2000. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. *Can. J. For. Res.* 30 769–777.

MÄKINEN, H.; NÖJD, P.; MIELIKÄINEN, K.; 2001. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) in southern Finland. *Trees* 15 177–185.

MÄKINEN, H.; NÖJD, P.; SARANPÄÄ, P.; 2003. Seasonal changes in stem radius production of new tracheids in *Norway spruce*. *Tree Physiol.* 23 959–968.

MARTIN-BENITO, D.; CHERUBINI, P.; DEL RIO, M.; CAÑELLAS, I.; 2008. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* arn. Trees of different crown classes. *Trees* 22 363-373.

MOTHE, F.; DUCHANOIS, G.; LEBAN, J.-M.; NEPVEU, G.; 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois: une méthode de traitement des données aboutissant à la description synthétique et homogène des profils de cerne (programme CERD). *Ann. For. Sci.* 55 301–315.

OLIVAR, J.; BOGINO, S.; SPIECKER, H.; BRAVO, F.; 2012. Climate impact on growth dynamic and intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Dendrochronologia* 30 35-47.

PARKER, M. L.; HENOCH, W. E. S.; 1971. The use of Englemann spruce latewood density for dendrochronological purposes. *Can. J. For. Res.* 1 (2) 90-98.

PAPADOPOULOS, A.M.; SERRE-BACHET, F.; TESSIER, L.; 2001. Tree ring to climate relationships of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Greece. *Ecologia Mediterranea*, 27 (1) 89-98.

PAPADOPOULOS, A.; TOLICA, K.; PANTERA, A.; MAHERAS, P.; 2008. Investigation of the annual variability of the Aleppo pine tree-ring width: the relationship with the climatic conditions in the Attica basin. *Global Nest J.*

RAVENTÓS, J.; DE LUÍS, M.; GRAS, M.; CUFAR, K.; GONZÁLEZ-HIDALGO, J.; BONET, A.; SÁNCHEZ, J.; 2001. Growth of *Pinus pinea* and *Pinus halepensis* as affected by dryness, marine spray and land use changes in a Mediterranean semiarid ecosystem. *Dendrochronologia* 19 211-220.

RATHGEBER, C.; DECOUX, V.; LEBAN, J.-M.; 2006. Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann. For. Sci.* 63 699–706.

RODERICK, M.L.; BERRY, S.L.; 2001. Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. *New Phytol.* 149 473–485.

ROSSI, S.; DESLAURIERS, A.; ANFODILLO, T.; MORIN, H.; SARACINO, A.; MOTTA, R.; BORGHETTI, M.; 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol.* 170 301-310.

SASS, U.; ECKSTEIN, D.; 1995. The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees - Structure and Function* 9(5) 247-252.

SKOMARKOVA, M.; VAGANOV, E.; MUND, M.; KNOHL, A.; LINKE, P.; BOERNER, A.; SCHULZE, E.D.; 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees – Struct. Funct.* 20(5) 571-586.

STOKES, M.; SMILEY, T.; 1968. An introduction to tree-ring dating, University of Arizona press, Tucson, USA.

SCHWEINGRUBER, F.H.; FRITTS, H.C.; BRÄKER, O.U.; DREW, L.G.; SCHÄR, E.; 1978. The X-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-Ring Bull.* 38 61–91.

SCHMITT, U.; MÖLLER, R.; ECKSTEIN, D.; 2000. Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as determined by the “pinning” technique. *J. Appl. Bot.* 74 10-16.

VAN DER MAATEN, E.; VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M.; SPIECKER, H.; 2012. Temporally resolved intra-annual wood density variations in European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by climate and aspect. *Ann. For. Res.* 55 105-116.

VIEIRA, J.; CAMPELO, F.; NABAIS, C.; 2009. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees* 23 257-265

WIMMER, R.; DOWNES, G.M.; 2003. Temporal variations of the ring width–wood density relationship in Norway spruce grown under two levels of anthropogenic disturbance. *IAWA J.* 24 53–61.

WODZICKI, T.J.; 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. *J. Exp. Bot.* 22 670–687.

YASUE, K.; FUNADA, R.; KOBAYASHI, O.; OHTANI, J.; 2000. The effect of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climate factors. *Trees-Struct. Funct.* 14 223–229.