



5º CONGRESO FORESTAL  
ESPAÑOL

# 5º Congreso Forestal Español

Montes y sociedad: Saber qué hacer.

---

REF.: 5CFE01-170

Editores: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León  
Ávila, 21 a 25 de septiembre de 2009  
ISBN: 978-84-936854-6-1  
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Efecto de las claras sobre el crecimiento y la relación clima-crecimiento en parcelas repobladas de *Pinus nigra*

MARTÍN BENITO, DARÍO<sup>1,\*</sup>; DEL RÍO GAZTELURRUTIA, MIREN<sup>1</sup>; HEINRICH, INGO<sup>2</sup>; HELLE, GERD<sup>2</sup>; CAÑELLAS REY DE VIÑAS, ISABEL<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dpto. Sistemas y Recursos Forestales CIFOR-INIA, Ctra. A Coruña, Km. 7.5, E-28040 Madrid, Tel.: +34 91 347 1461

<sup>2</sup> Helmholtz Centre Potsdam, GFZ German Research Centre for Geosciences Climate Dynamics and Landscape Evolution Section 5.2, Telegrafenberg C323, 14473 Potsdam, Germany  
Tel.: +49(0)331 - 288 1915

\*dmartin@inia.es

### Resumen

Las claras son uno de los tratamientos selvícolas más empleados en la gestión de las masas forestales. Las claras alteran condiciones de la masa como competencia, irradiación o precipitación efectiva. Por lo tanto estos tratamientos pueden ser además útiles en la gestión orientada a disminuir las consecuencias del cambio climático global. Nuestro objetivo ha sido analizar la respuesta a corto y medio plazo de masas repobladas de *Pinus nigra* a una clara realizada en 1993, mediante el estudio dendroecológico y de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) en árboles dominantes y codominantes.  $\delta^{13}\text{C}$  se considera como una medida del estrés hídrico experimentado por los árboles. Las diferencias observadas entre las parcelas aclaradas y no aclaradas (control), han sido analizadas en términos de crecimiento y de respuesta al clima en los años anteriores y posteriores al tratamiento. Para ello se han calculado índices relativos de crecimiento en los que se elimina el efecto de la edad y del clima de tal forma que los efectos causados por otros factores queden patentes. Estos índices se han relacionado con variables climáticas como precipitación y temperatura media mensual, mediante funciones de correlación y respuesta calculadas para distintos periodos de tiempo. El mayor crecimiento radial anual observado en las parcelas aclaradas parece estar acompañado de una disminución en la sensibilidad general al clima en comparación con las parcelas testigo pero no de un aumento de la discriminación isotópica de carbono. No obstante, el crecimiento radial en las parcelas de ambos tratamientos mantiene una fuerte dependencia del clima, principalmente de las precipitaciones anuales.

### Palabras clave

Claros, densidad, dendrocronología, relación clima-crecimiento, isótopos estables.

### 1. Introducción

El crecimiento radial de los árboles en masas forestales depende en gran medida de las interacciones entre ellos y con las condiciones ambientales, tanto por la competencia de la parte aérea para el desarrollo de la copa y captación de luz, como por la competencia radical para la captación de agua y nutrientes del suelo. La única forma que tienen los gestores para modular la influencia del clima sobre el crecimiento de los árboles en masas forestales es mediante claras más o menos intensas que ajusten la densidad a un óptimo teórico.

Se considera generalmente que la reducción de la densidad disminuye la transpiración global de la masa aunque individualmente pueda aumentar la transpiración individual de cada árbol (Bréda *et al.*, 1995). Además, reduce la proporción de agua interceptada por las copas por lo que en general aumenta la disponibilidad de agua en el suelo (Bréda *et al.*, 1995; Misson *et al.*, 2003). La reducción de la densidad provoca también cambios en la cantidad de luz incidente, de nutrientes (Blanco *et al.*, 2005) y puede modificar la temperatura dentro de la masa. Estas modificaciones en el ciclo de nutrientes de los sistemas forestales producidas por



los tratamientos selvícolas hay que tenerlas en cuenta en la planificación forestal si queremos asegurarnos que la gestión que se haga en las misma sea sostenible en el tiempo y, más aún considerando el aumento esperado de la temperatura y la posible reducción de la precipitación como consecuencia del cambio climático (IPCC, 2008).

Los efectos positivos de las claras sobre el crecimiento se deben por lo tanto a una reducción en la competencia por alguno de los factores limitantes del crecimiento (luz, agua y/o nutrientes) y a concentrar en unos pocos árboles seleccionados el crecimiento potencial. Mediante el uso de técnicas dendrocronológicas podemos relacionar el crecimiento radial de los árboles con determinadas variables climáticas y a su vez analizar el efecto de las claras, de tal forma que se seamos capaces de analizar ambos componentes y sus interacciones.

En ambientes mediterráneos, donde la disponibilidad de agua es el principal factor limitante, una reducción del estrés hídrico podría aumentar el ritmo de crecimiento de los árboles en pie. Si la clara aumenta la disponibilidad hídrica, debería aumentar también la conductancia estomática total de las copas, lo que pondría quedar registrado en la composición isotópica del carbono fijado en los anillos de crecimiento como se ha observado en múltiples ocasiones (e. g. McDowell *et al.*, 2003). El ritmo de asimilación de CO<sub>2</sub> en las hojas depende en gran medida de la disponibilidad hídrica ya que el estrés provoca el cierre de estomas y una reducción de la fotosíntesis (ver Chaves, 1991). En el proceso de discriminación isotópica de carbono la enzima fotosintética ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco) favorece la asimilación de CO<sub>2</sub> con C<sup>12</sup> frente a CO<sub>2</sub> con C<sup>13</sup>, por lo que un aumento en la conductancia estomática se vería acompañada de una disminución de  $\delta^{13}\text{C}$  en la materia vegetal formada (para una revisión sobre fotosíntesis y discriminación isotópica ver Farquhar *et al.*, 1989).

## 2. Objetivos

El objetivo general del trabajo es analizar el efecto de los tratamientos selvícolas en el crecimiento en masas repobladas de *Pinus nigra*. Por ello nos planteamos dos objetivos específicos. Primero, examinar los efectos de la clara sobre el crecimiento en área basimétrica de los individuos en pie. En segundo lugar analizamos el tiempo en que la clara tiene un efecto positivo en los árboles para determinar el periodo de rotación de las mismas. Por último analizamos si este incremento del crecimiento puede estar causado por una mejora en el estado hídrico de los árboles con respecto al periodo anterior a la clara y a la parcela no aclarada, o si por el contrario hay otros factores que puedan tener una influencia mayor.

## 3. Metodología

El estudio se ha realizado en una experiencia de claras sobre masas de repoblación de *Pinus nigra* var. *hispanica*, en Zarzuela de Jadraque (Guadalajara) perteneciente a la red de parcelas permanentes de claras del CIFOR-INIA. La experiencia de claras se instaló en 1993 cuando la masa tenía una edad de 31 años y se comparan dos tratamientos: un tratamiento testigo en el que no se realizan claras (C) y otro tratamiento en el que se realizó una clara por lo bajo moderada (20-28% del área basimétrica extraída) (T) en el invierno de 1993-1994 (Tabla 1). De cada tratamiento se establecieron dos bloques (parcelas control C1 y C2, parcelas aclaradas T1 y T2). En 2007 se muestrearon 15 árboles en las dos parcelas aclaradas (T1 y T2) y en una de las parcelas control (C1), debido a una alta mortalidad natural en la otra parcela control entre 1998 y 2003. Se seleccionaron pies que tuvieran una circunferencia ( $c_i$ ) igual a la circunferencia media ( $\bar{C}_i$ ) de la parcela más una desviación típica ( $c_i = \bar{C}_i + SD_i$ ) (Misson *et al.*, 2003). De estos árboles seleccionados se extrajeron dos testigos con barrena de Pressler. Una vez secos los testigos se montaron sobre listones de madera y se lijaron. Las



anchuras de los anillos de crecimiento anuales fueron medidos con una mesa LINTAB acoplado a un ordenador y registrados mediante el programa TSAP (Rinn, 2003). Las series de anillos así obtenidas fueron sincronizadas visual y estadísticamente con TSAP.

Tabla 1. Datos de las parcelas control y aclaradas durante los cuatro inventarios realizados. Para el primer inventario se presentan datos antes de la clara (a.c) y después de la clara (d.c).

Parcelas	Pies-ha <sup>-1</sup>					Área basimétrica (m <sup>2</sup> ·ha <sup>-1</sup> )					Diámetro medio (cm)				
	1993 a.c.	1993 d.c.	1998	2003	2007	1993 a.c.	1993 d.c.	1998	2003	2007	1993 a.c.	1993 d.c.	1998	2003	2007
C1 Control	1600	-	1600	1580	1580	30,3	-	34,4	38,5	39,0	15,4	-	16,4	17,4	17,5
T1 Clara	1590	1150	1020	1020	1020	31,9	22,8	26,4	30,2	32,6	15,8	15,7	18,0	19,3	20,0
C2 Control	1600	-	1590	1320	1310	31,4	-	35,1	33,8	35,3	15,6	-	16,5	17,8	18,3
T2 Clara	1570	1020	1150	1150	1120	28,3	22,5	26,4	30,0	31,7	14,9	16,6	17,0	18,1	18,8

En lugar de usar estas series de anchura de anillos directamente, a partir de ellas se calcularon series de incremento anual de área basimétrica (BAI) que es menos dependiente de la edad (Biondi, 1999). Este hecho presenta la ventaja de no tener que normalizar las series de crecimiento (eliminar efecto de la edad en la anchura del anillo). Debido a la escasa longitud de las series temporales (1960-2006) en el proceso de normalización podría perderse información importante de fenómenos de baja frecuencia, como es el caso del efecto de una reducción puntual de la densidad. No obstante, para facilitar la comparación entre árboles con grandes diferencias en valores absolutos de BAI, realizamos una normalización muy conservadora con línea recta igual a la media de cada serie. De esta manera, se obtuvieron los índices de BAI (adimensionales) dividiendo los valores anuales de BAI por el BAI medio de cada serie.

Para separar el efecto del clima en las series de crecimiento anual de los efectos de otros factores (insectos, cambios de densidad, polución, aumento en la concentración de CO<sub>2</sub> etc.) puede usarse una serie dendrocronológica de una zona próxima donde ese otro factor no afecte, pero tengan una misma respuesta al clima (e. g. Knapp *et al.*, 2001; Misson *et al.*, 2003). Por ello, hemos considerado la serie de BAI de la parcela control para eliminar el efecto del clima de las parcelas aclaradas de tal forma que sea posible observar el efecto de la clara. Para ello hemos creado un modelo de crecimiento en BAI a partir de variables climáticas (temperatura y precipitación mensuales y agregadas para distintos periodos de tiempo) mediante regresión múltiple con introducción progresiva de las variables (*forward*). Al analizar la multicolinealidad entre las variables predictoras seleccionadas no se observaron relaciones significativas entre ellas ( $p < 0,05$ ). Calculando los residuos del modelo ( $BAI_{\text{observado}} - BAI_{\text{estimado}}$ ) se puede eliminar la señal climática de las series pero mantener el resto de la información del efecto de la clara.

Para el análisis de isótopos estables de carbono, se eligieron los cinco árboles (repeticiones) en cuyas series más se parecieran a la serie media de la parcela tanto en la control y como en la de máxima intensidad de clara (T1). En cada uno de estos árboles, se separaron los anillos de crecimiento correspondientes al periodo 1986-2005 (8 años antes y doce después de la clara). Siguiendo un procedimiento normalizado (Sohn & Reiff, 1942) y se extrajo la holocelulosa de cada una de las muestras. Por cada muestra, una cantidad de holocelulosa ( $250 \pm 25 \mu\text{g}$ ) fue convertida en CO<sub>2</sub> mediante un sistema de combustión (modelo NA 1500; Carlo Erba, Milán, Italia). El ratio de isótopos de carbono en CO<sub>2</sub> se determinó en un Finigan MAT 250 (Thermoquest GmbH, Bremen, Alemania). Estos análisis fueron realizados en el *Forschungszentrum Jülich* (Jülich, Alemania). El  $\delta^{13}\text{C}$  fue referido al estándar

VPDB (Pee Dee belemnita de Viena). Los resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  se han convertido en valores de discriminación mediante la fórmula  $\Delta = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$  (Farquhar *et al.*, 1989), donde  $\delta_p$  es la composición isotópica de la planta y  $\delta_a$  del aire atmosférico.

#### 4. Resultados

Los índices de BAI de todas las parcelas muestran una gran sincronización tanto antes como después de la clara. Además, el modelo climático desarrollado para la parcela control mostró un buen comportamiento [ $R_{\text{adj}}^2=0,72$ ;  $p<0,001$ ;  $F(6, 30)=16,8$ ;  $s.e=0,17$ ] de tal forma que el BAI predicho representa estrechamente el BAI observado tanto en variabilidad interanual como a mayor escala, con la excepción del año 1976 donde el BAI predicho es mucho mayor que el observado (Figura 1). Las variables predictoras que entraron en el modelo fueron temperatura de marzo ( $T_3$ ,  $p=0,023$ ) y junio ( $T_6$ ,  $p<0,001$ ) del año de formación del anillo y precipitación acumulada entre septiembre del año anterior y junio del año en curso ( $PP_{6-9}$ ,  $p<0,001$ ). Estas tres variables predictoras no mostraron colinealidad entre ellas.

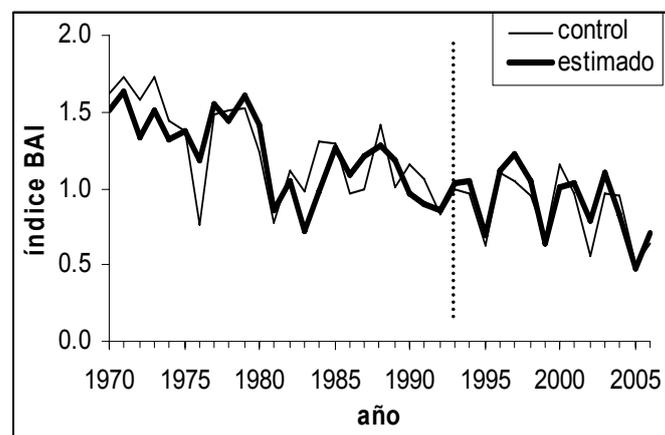


Figura 1. Índice de incremento anual en área basimétrica (BAI) observado y estimado mediante el modelo climático para la parcela control. Coeficiente de correlación de Pearson entre las series  $R^2=0,77$  ( $p<0,001$ ). La línea vertical discontinua marca el año de la clara (1993).

Los residuos obtenidos en las parcelas aclaradas fueron directamente proporcionales a la intensidad de la clara (Figura 2). En la parcela T1, estos residuos fueron significativamente distintos de los obtenidos en la parcela control dos años después de la clara (1995) y este efecto se mantuvo hasta 2001. Sin embargo en la parcela T2, aunque la clara pareció tener cierto efecto positivo sobre el crecimiento, éste fue significativo sólo en 2000.

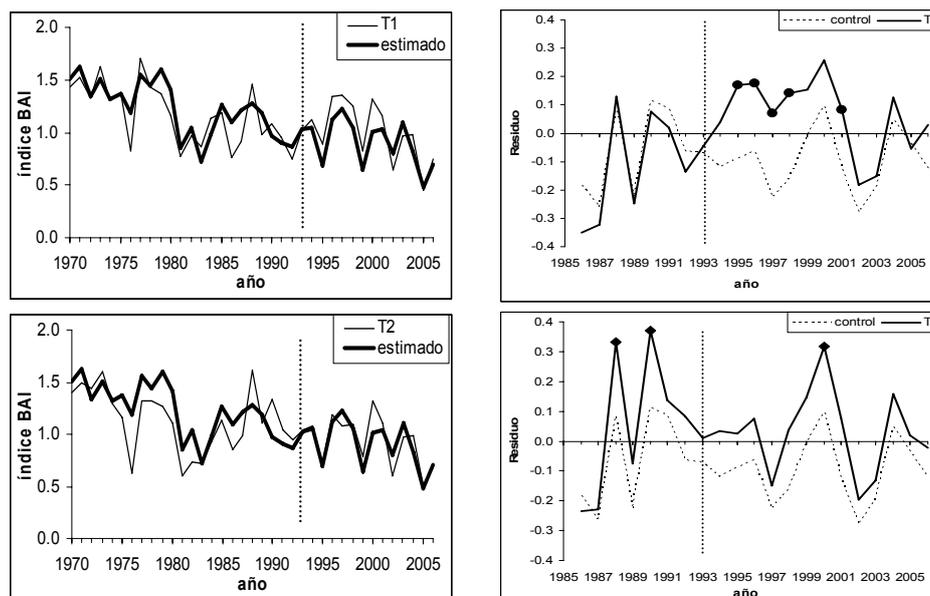


Figura 2. Índice de incremento anual en área basimétrica (BAI) estimado mediante el modelo climático para la parcela control y observado para las parcelas aclaradas T1 y T2 (izquierda) y residuos calculados como la diferencia entre observados y estimados (derecha). La línea vertical discontinua marca el año de la clara (1993). Los círculos negros indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ )

El BAI medio experimentó un incremento significativo después de la clara únicamente en la parcela T1 (Figura 3) donde la reducción de la densidad había sido mayor (28% en área basimétrica, de  $31,9 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  a  $22,8 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ ). Aunque en el periodo anterior a la clara se observaron diferencias significativas entre el BAI de T1 y de la parcela control C1, éstas son mayores en los años posteriores a la clara. En el año 1995 se pudo observar la mayor diferencia entre las dos parcelas (T1 crece un 105% más que C1), coincidente con los resultados obtenidos de los residuos del modelo climático (Figura 2). Entre los años 1994 y 1995, se observaron además los menores valores de  $\text{PP}_{6-9}$  para cualquier periodo de 2 años consecutivos. En cuanto a la discriminación isotópica, se observó una alta sincronización entre las dos parcelas estudiadas aunque la parcela control muestre constantemente valores mayores. Sin embargo, no se observó un aumento en la discriminación isotópica equivalente al incremento en crecimiento en BAI en los años posteriores a la clara (Figura 3).

Tanto en la parcela control como en la parcela aclarada se observó cierta relación entre los valores de discriminación isotópica y los de  $\text{PP}_{6-9}$  (Figura 4). Esta relación deja de ser significativa en la parcela aclarada en los años posteriores a la clara mientras se mantiene significativa en la parcela control. De esta forma, los árboles que no fueron extraídos en la clara mantienen casi constante sus valores de discriminación independientemente de los valores de precipitación.

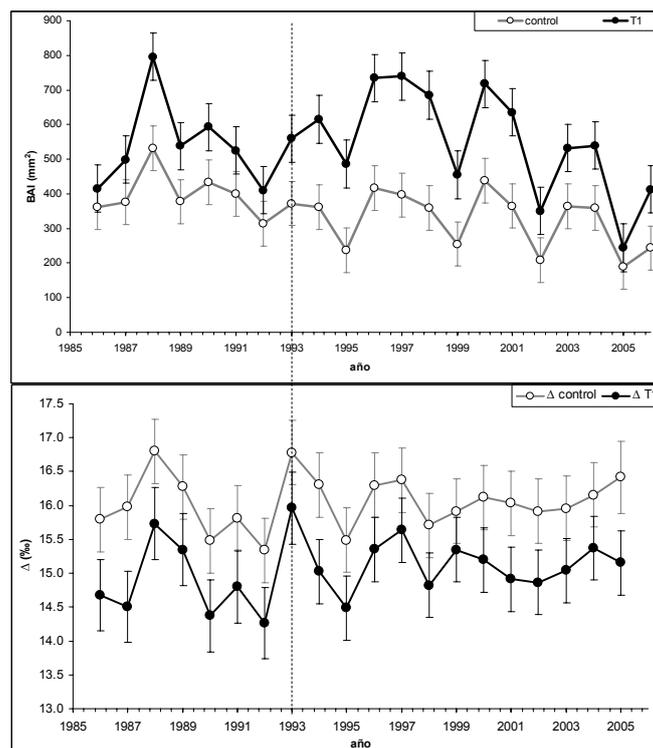


Figura 3. Incremento anual en área basimétrica (BAI) y discriminación isotópica de carbono ( $\Delta$ ) en árboles en la parcela control y en la aclarada (T1). Cada punto representa el valor medio de 15 árboles en la figura superior y cinco en la inferior. La línea vertical discontinua marca el año de la clara (1993).

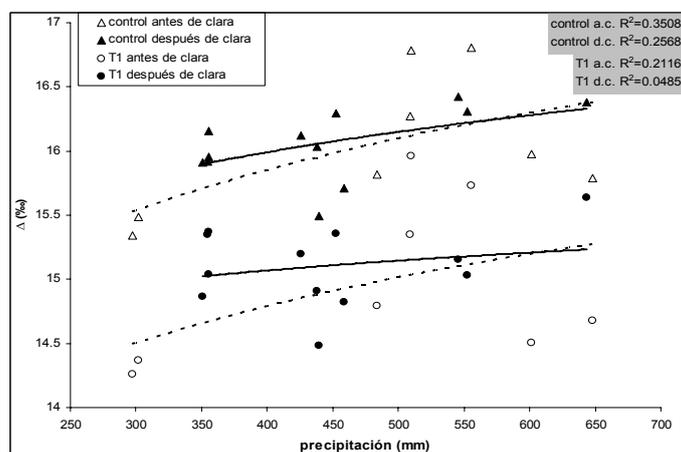


Figura 4. Relación entre discriminación isotópica de carbono ( $\Delta$ ) y precipitación acumulada entre septiembre del año anterior y junio del año de formación del anillo ( $PP_{6-9}$ ) antes y después de la clara (año 1993) para la parcela control y aclarada T1. Símbolos blancos representan años antes de la clara (línea discontinua) y símbolos negros años después de la clara (línea continua). Cada punto representa el valor medio para un año (cinco árboles). (a.c.=antes de clara; d.c.=después de clara).

## 5. Discusión

La gran sincronía entre los índices de BAI de todas las parcelas y de estos con los índices estimados por el modelo muestra que el crecimiento en diámetro tiene una gran dependencia del clima, independientemente del tratamiento. Lo mismo ocurre con los residuos del modelo en las parcelas control C1 y T2 lo que indica que la influencia climática es similar en las dos parcelas. Sin embargo los residuos de la parcela T1 y en la control tienen distinta variabilidad interanual únicamente durante los años posteriores a la clara lo que demuestra una diferente influencia del clima durante esos años. El hecho de que los residuos sean mayoritariamente positivos en las parcelas T1 y T2 sugiere que la clara provoca un aumento en el crecimiento a través de una disminución de la sensibilidad al clima y que este efecto está relacionado con la intensidad de la clara (Cescatti & Piutti, 1998). La evolución temporal del crecimiento muestra como la influencia de la clara parece durar 5-6 años pues a partir de 2001 tanto los índices BAI como los residuos vuelven a coincidir. Los cambios generados en la masa en términos de irradiación solar incidente y aumento de la humedad en el suelo podrían explicar estas diferencias (Bréda *et al.*, 1995; Aussenac, 2000). Una vez las copas vuelven a ocupar el espacio dejado por los árboles extraídos y los árboles han desarrollado mayores sistemas radicales, la competencia vuelve probablemente a niveles anteriores.

El hecho de que la mayor diferencia de crecimiento entre la parcela de mayor intensidad de clara T1 y la parcela control C1 ocurra tras un periodo de importante de sequía (1994-1995) parece corroborar la hipótesis de que el efecto negativo del estrés hídrico puede contrarrestarse en parte mediante un ajuste de la densidad (Piutti & Cescatti, 1997) y en picea (Piutti & Cescatti, 1997; Misson *et al.*, 2003). Sin embargo, la evolución de la discriminación isotópica no parece apoyar esta hipótesis. Si uno de los efectos de la clara hubiera sido una mejoría en el estado hídrico de los árboles en la parcela T1 cabría esperar un aumento en la discriminación debido a un aumento en la difusión estomática ( $\delta^{13}C$ ) que no parece haberse producido. La falta de datos de mediciones reales de humedad en el suelo nos impide conocer si realmente se produjo ese efecto.

La relación directa entre estrés hídrico y  $\delta^{13}C$  ha de hacerse con las debidas precauciones como sugieren Farquhar *et al.* (1989), ya que puede ocurrir un aumento en crecimiento radial sin una respuesta en la discriminación isotópica. Un aumento en la capacidad fotosintética (por ejemplo causada por un incremento en la luminosidad y en nutrientes), sin un aumento en la humedad del suelo, y por lo tanto de la conductancia estomática, la presión parcial intercelular de  $CO_2$  decrecería y se reduciría la discriminación isotópica (Farquhar *et al.*, 1989). Sin embargo, un incremento simultáneo en la disponibilidad hídrica y en la capacidad fotosintética después de la clara podría provocar un aumento del crecimiento manteniendo constante la discriminación (Figura 4). No obstante, la hipótesis más probable, dada la pequeña respuesta a la clara tanto en crecimiento como en discriminación isotópica es que la clara en T1 no haya tenido la suficiente intensidad (28% de reducción en área basimétrica, de  $31,9 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  a  $22,8 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ ) para provocar un cambio en la disponibilidad de agua en el suelo ya que algunos estudios demuestran la estrecha relación entre densidad de clara y resistencia a la sequía (e. g. Le Goff & Ottorini, 1993, 1999; Misson *et al.*, 2003). También es probable que la reducción de la competencia haya beneficiado principalmente a los pies de clase dominada (e. g. Bréda *et al.*, 1995).

Por otro lado, el hecho de que los valores de discriminación sean menores siempre en la parcela T1 podría ser consecuencias de diferencias en condiciones de micrositio aún cuando la masa donde se establecieron las parcelas se suponga homogénea. El mayor crecimiento

radial de la parcela T1 tanto antes como después de la clara con una misma disponibilidad hídrica puede causar menores tasas de discriminación. También podría ocurrir que quizá en este caso  $\delta^{13}\text{C}$  no sea el mejor indicador de la variabilidad interanual del contenido de agua en el suelo. Por un lado hemos observado una baja relación entre discriminación isotópica y  $\text{PP}_{6-9}$  (Figura 4) al contrario de como cabría esperar en un lugar donde el agua es el factor más limitante del crecimiento (Saurer *et al.*, 1997). Un hecho similar se ha observado con anterioridad en anillos de *Pinus pinaster* Ait., atribuyéndose a una recurrencia del cierre de estomas (debido a un alto estrés hídrico de los árboles) durante el verano independientemente de la severidad de la sequía (De Micco *et al.*, 2007).

## 6. Conclusiones

Las relaciones encontradas entre clara y crecimiento radial parecen indicar que la intensidad de clara estudiada ha provocado un efecto beneficioso menor de lo esperado por la reducción de densidad. Tanto el estudio de las series de anchura de anillos de crecimiento como la composición isotópica de carbono muestran que intensidad de la clara no ha sido suficiente para provocar la respuesta esperada. Por lo tanto, sería recomendable una intensidad de claras mayor en estas masas si con ello se pretende adecuar su silvicultura a las nuevas condiciones climáticas.

## 7. Agradecimientos

Este estudio se ha realizado con la ayuda de los proyectos OT 03-002 y SUM2008-00002-00-00. Los autores agradecen la ayuda técnica de Miguel Sánchez Sánchez, de la División de Química y Análisis Elemental del CIEMAT, así como de Ángel Bachiller, Concepción Ortega y Estrella Viscasillas

## 8. Bibliografía

- Aussenac, G. (2000) Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, **57**, 287-301
- Biondi, F. (1999) Comparing tree-ring chronologies and repeated timber inventories as forest monitoring tools. *Ecological Applications*, **9**, 216-227
- Blanco, J.A., Zavala, M.A., Imbert, J.B. & Castillo, F.J. (2005) Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management*, **213**, 209-228
- Bréda, N., Granier, A. & Aussenac, G. (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*, **15**, 295-306
- Cescatti, A. & Piutti, E. (1998) Silvicultural alternatives, competition regime and sensitivity to climate in a European beech forest. *Forest Ecology and Management*, **102**, 213-223
- Chaves, M.M. (1991) Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation. *Journal of Experimental Botany*, **42**, 1-16
- De Micco, V., Saurer, M., Aronne, G., Tognetti, R. & Cherubini, P. (2007) Variations of wood anatomy and  $\text{d}^{13}\text{C}$  within-tree rings of coastal *Pinus pinaster* showing intra-annual density fluctuations. *IWA Journal*, **28**, 61-74



- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. & Hubick, K.T. (1989) Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 503-537
- IPCC (2008) Climate change, fourth assessment report. In. Cambridge University Press, London, UK (in press)
- Knapp, P.A., Soulé, P.T. & Grissino-Mayer, H.D. (2001) Detecting potential regional effects of increased atmospheric CO<sub>2</sub> on growth rates of western juniper. *Global Change Biology*, **7**, 903-917
- Le Goff, N. & Ottorini, J.-m. (1993) Thinning and climate effects on growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) in experimental stands. *Forest Ecology and Management*, **62**, 1-14
- Le Goff, N. & Ottorini, J.-m. (1999) Effets des éclaircies sur la croissance du hêtre. Interaction avec les facteurs climatiques. *Revue Forestière Française*, **2**, 355-364
- McDowell, N., Brooks, J.R., Fitzgerald, S.A. & Bond, B.J. (2003) Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Plant, Cell and Environment*, **26**, 631-644
- Misson, L., Antoine, N. & Guiot, J. (2003) Effects of thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Ecology and Management*, **183**, 47-60
- Piutti, E. & Cescatti, A. (1997) A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 277-284
- Rinn, F. (2003) *TSAP-Win professional, Time Series Analysis and Presentation for Dendrochronology and Related Applications. Version 0.3, Quick Reference*. Frank Rinn, Heidelberg, Germany.
- Saurer, M., Borella, S., Schweingruber, F. & Siegwolf, R. (1997) Stable carbon isotopes in tree rings of beech: Climatic versus site-related influences. *Trees-Structure and Function*, **11**, 291-297
- Sohn, A.W. & Reiff, F. (1942) Natriumchlorit als Aufschlussmittel. *Der Papierfabrikant* **1/2**, 5-7

