

Efectos del hongo patógeno *Melampsorella caryophyllacearum* Schroet. sobre el crecimiento radial de *Abies alba* Mill.

Á. Sánchez-Miranda¹, J. J. Camarero^{2*} y A. Solla¹

¹ Departamento de Biología y Producción de los Vegetales. Ingeniería Técnica Forestal, Universidad de Extremadura. Avda. Virgen del Puerto 2, 10600 Plasencia.

² Unidad de Recursos Forestales, CITA. Gobierno de Aragón, Apdo. 727, 50080 Zaragoza

Resumen

Los daños causados a largo plazo por hongos sobre el crecimiento radial de los árboles y su interacción con el clima han sido poco estudiados. Se cuantificó la incidencia y la gravedad de los daños causados por el hongo patógeno *Melampsorella caryophyllacearum* sobre *Abies alba* en tres parcelas en el bosque de Irati (Pirineos occidentales, Navarra). Mediante técnicas dendrocronológicas se comparó el crecimiento radial de 15 árboles sintomáticos frente a 15 asintomáticos. Se relacionaron los datos climáticos mensuales (temperatura media de las máximas, precipitación) y el crecimiento radial de árboles sintomáticos y asintomáticos para determinar si existían distintas respuestas frente al clima entre ambos tipos de individuos. El crecimiento fue significativamente menor en los árboles sintomáticos a partir de los años 80, cuando se detectó una mayor frecuencia de conductos resiníferos traumáticos. No se encontraron diferencias en las funciones respuesta según la sintomatología de los árboles. El crecimiento radial de *A. alba* estuvo positivamente correlacionado con las temperaturas medias de las máximas de noviembre del año previo, y febrero y abril del año de crecimiento. Se encontraron relaciones negativas del crecimiento ante elevadas temperaturas medias de las máximas durante el mes de septiembre previo a la formación del anillo, y durante los meses de marzo y agosto del año de formación del anillo. Finalmente, el crecimiento radial de *A. alba* también estuvo positivamente correlacionado con una elevada precipitación en julio del año de crecimiento.

Palabras clave: abeto, chancro, clima, dendroecología, Pirineos.

Abstract

Effects of the pathogenic fungus *Melampsorella caryophyllacearum* on radial growth of *Abies alba*

Long-term damages caused by fungi on tree radial-growth and its interaction with climate have been little studied. The incidence and the severity of damage caused by the pathogenic fungus *Melampsorella caryophyllacearum* on *Abies alba* in three plots sampled in the Irati forest (Western Pyrenees, Navarra) were quantified. The radial growth of 15 symptomatic trees and 15 asymptomatic trees using dendrochronological techniques were compared. The relationships between monthly climatic data (mean maximum temperature, precipitation) and radial growth of symptomatic and asymptomatic trees were established to determine the different responses of growth to climate between both types of individuals. Radial growth was significantly lower in symptomatic than in asymptomatic trees since the 1980's when a higher frequency of traumatic resin ducts was detected. Different response functions according to the symptomatology of trees were not observed. The radial growth of *A. alba* was positively correlated to November mean maximum temperatures of the year prior to growth, and to February and April mean maximum temperatures of the year of growth. Negative relationships between growth and higher September mean maximum temperatures during the year before the tree-ring was formed, and with March and August mean maximum temperatures during the year of tree-ring formation were found. Finally, the radial growth of *A. alba* was also positively correlated to July precipitation during the year of growth.

Key words: silver fir, rust, climate, dendroecology, Pyrenees.

* Autor para la correspondencia: jjcamarero@aragon.es

Recibido: 15-06-05; Aceptado: 04-04-06.

Introducción

Desde los años 70, el decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) ha sido objeto de gran preocupación social en Europa (Skelly y Innes, 1994). Entre las principales causas propuestas para explicar el decaimiento destacan factores abióticos como el clima o la polución, y factores bióticos como los hongos patógenos. En los años 80, una elevada mortalidad de *A. alba* fue observada en el Pirineo occidental aragonés y navarro, lo que motivó determinar y cuantificar el posible efecto de los factores causales implicados a escala regional, principalmente el clima (Camarero, 2001). No obstante, existen pocos datos del efecto local de factores bióticos como los hongos patógenos sobre el crecimiento del abeto, cuyas consecuencias podrían ser tan o más importantes como otros factores regionales para la vitalidad del bosque.

Entre los hongos patógenos que afectan a los abetos destaca *Melampsorella caryophyllacearum* Schroet., que causa daños en especies del género *Abies* en Europa, Norteamérica y Asia (White y Merrill, 1969; Ziller, 1974; Pupavkin, 1982; Nicolotti *et al.*, 1995; Tret'yakova y Kosinov, 2003). El hongo origina la formación de «escobas de bruja» (Fig. 1A), en cuyas hojas tiene lugar la aparición de aeciosporas infectivas (Fig. 1B). Además, este hongo produce un crecimiento radial hipertrófico en el tronco (Fig. 1C) o ramas, dando lugar a chancros esféricos (Singh, 1978; Abgrall y Soutrenon, 1991). La infección por *M. caryophyllacearum* puede contribuir a la muerte del árbol causando su debilitamiento y posterior fractura del árbol por la zona del chancro. A pesar de su relevancia para la vitalidad de los abetares ibéricos, la primera cita de esta enfermedad en España es reciente (Montoya *et al.*, 2002).

Las investigaciones previas sobre los efectos de esta enfermedad en el crecimiento de los árboles son escasas, y falta información sobre la gravedad e incidencia de la enfermedad en abetares del Pirineo español, cerca del límite sudoccidental de distribución de la especie en Europa. Este estudio pretende evaluar si la infección por *M. caryophyllacearum* causa reducción de crecimiento radial en *A. alba*. Además, se cuantifica la influencia del clima sobre el crecimiento radial en árboles sintomáticos y asintomáticos. Para cumplir ambos objetivos, se han utilizado métodos dendrocronológicos ya que permiten datar con resolución anual, y cuantificar con fiabilidad los efectos de hongos patógenos en el crecimiento radial de coníferas (Cherubini *et al.*, 2002).

Material y Métodos

Área de estudio

El área de estudio se sitúa en el bosque de Irati, Pirineo occidental, Navarra (Lat. 42° 59' N, Long. 1° 03' W, 1015 m s.n.m.). El clima en la zona es atlántico con influencia continental. La temperatura media anual en el área de estudio es 9,6°C y la precipitación total anual 1415 mm según datos de varias estaciones meteorológicas de la zona (Tabla 1). Las temperaturas mensuales máximas se registran entre julio y septiembre, mientras que las mínimas corresponden al periodo entre diciembre y febrero. El mínimo estival de precipitaciones sucede entre julio y agosto, y el máximo se observa entre octubre y diciembre. La comunidad vegetal en el área de estudio es del tipo *Festuco altissima-Abietetum albae sigmetum*. Aunque *A. alba* es la especie forestal dominante, *Fagus sylvatica* L. y *Pinus sylvestris* L. también aparecen. Las principales especies del sotobosque son *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Vaccinium myrtillus* L., y *Daphne laureola* L. El suelo es básico y del tipo podzoluvisol.

Muestreo y estimación de la incidencia de *M. caryophyllacearum*

El examen detallado de los síntomas y daños originados por la enfermedad se estudió en tres parcelas (Tabla 2). Cada parcela estaba compuesta de 9 subparcelas circulares de 7,6 m de radio (área = 181 m²) colocadas en dos transectos perpendiculares, dispuestas formando una cruz, y separadas entre sí por 15,2 m. Las parcelas se situaron en un área de similar altitud y pendiente y con orientaciones opuestas (norte, sur) donde se observaron abundantes síntomas específicos de *M. caryophyllacearum*. La identificación del hongo fue confirmada por las características de las aeciosporas producidas en acículas (Abgrall y Soutrenon, 1991). El muestreo se realizó en junio del 2003, porque en el verano las escobas son más visibles. Las siguientes variables fueron registradas en las subparcelas ($n = 309$ árboles): altura y diámetro a 1,3 m, estatus (dominante, codominante, suprimido), número de chancros y escobas por árbol, y altura de cada chancro y escoba. El vigor del árbol fue estimado de acuerdo con el grado de defoliación. La presencia de chancros, escobas y *Viscum album* L. fue registrada examinando

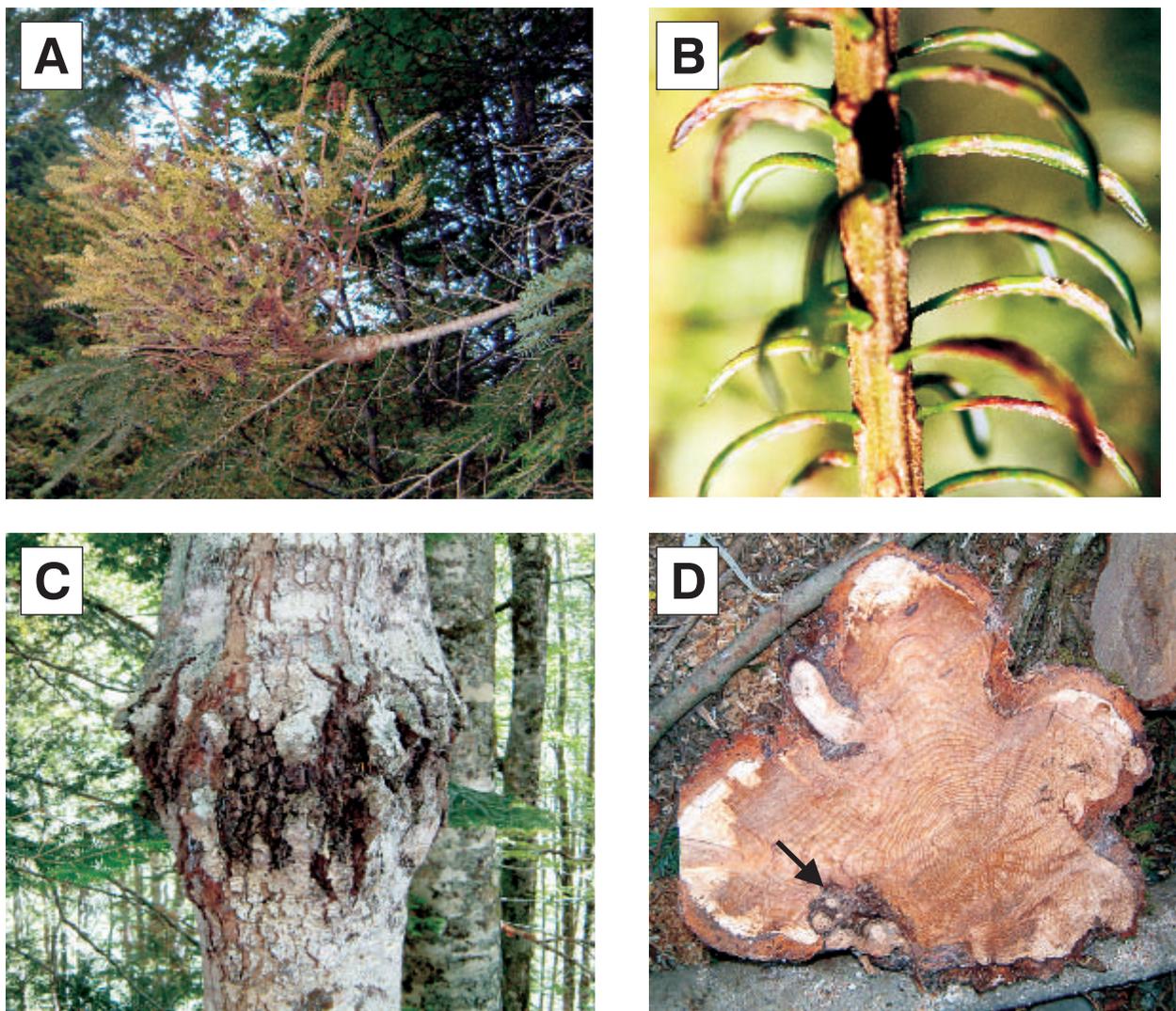


Figura 1. **A.** Escoba de brujas causada por *Melampsorella caryophyllacearum* en *Abies alba* (julio). **B.** Aecios en el envés de las acículas de una escoba (julio). **C.** Hinchamiento del tronco originado por el hongo. **D.** Sección transversal de un tronco de *A. alba* a la altura de un hinchamiento en la que se aprecia el crecimiento excéntrico inducido por el chancro y las inserciones de cuatro escobas (flecha).

el dosel con prismáticos. Se calculó la frecuencia de árboles afectados (incidencia) y el número medio de chancros y escobas por árbol sintomático (intensidad). Los datos fueron transformados mediante arcosenos para homogeneizar la varianza y obtener una distribución similar a la normal y se analizaron mediante ANOVAs multifactoriales, considerando la parcela y el estado del árbol como factores. El test de rango múltiple de Turkey se usó para comparar valores medios considerando $P = 0,05$ como nivel mínimo de significación.

Finalmente, en la parcela 3, se cortaron transversalmente tres árboles dominantes con chancros esféricos en el tronco a la altura del chancro, y a 60 cm por encima y por debajo del chancro. Se obtuvieron rodajas de 4 cm de grosor (Fig. 1D) que fueron pulidas con lijas de grano sucesivamente más fino y examinadas con ayuda de una lupa para datar los anillos anuales de crecimiento. Los diámetros medios (una medición cada 120°, excluida la corteza) y los porcentajes del área de pudrición transversal fueron determinados para cada sección.

Tabla 1. Descripción de las estaciones meteorológicas empleadas para construir la serie regional climática media. Se indican los valores medios anuales (\pm desviación estándar, DS) de la temperatura (T) y de la precipitación total (P). Se indica el porcentaje de datos climáticos estimados para cada estación y variable

Estación	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (m)	Período	T (°C)	Datos estimados (%)	P (mm)	Datos estimados (%)
Yesa	42° 37'	1° 11'	487	1940-2003	13,3 \pm 0,7	3,3	783,3 \pm 175,7	2,5
Aribe	42° 57'	1° 16'	701	1973-2003	10,4 \pm 1,3	4,0	1401,5 \pm 228,5	4,6
Abaurrea Alta	42° 54'	1° 12'	1050	1986-2003	9,6 \pm 0,7	1,9	1415,0 \pm 190,1	1,9
Media regional	—	—	—	1940-2003	11,1 \pm 0,7	—	1190,1 \pm 215,8	—

Tabla 2. Descripción de las parcelas muestreadas. Valores medios \pm DS

	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3
Localización (lat. N / long. O)	42° 59' / 1° 03'	43° 00' / 1° 04'	42° 58' / 1° 03'
Altitud (m s.n.m.)	1.030	1.005	1.010
Orientación / pendiente (°)	N / 32	N / 37	S / 31
Densidad de <i>Abies alba</i> (pies ha ⁻¹)	716	584	595
Altura de <i>A. alba</i> (m)	21,0	22,3	22,9
Área basimétrica <i>A. alba</i> (m ² ha ⁻¹)	47,8	66,4	58,1
Presencia de <i>Viscum album</i> (%)	13,8	20,7	3,7
Vigor de los árboles ¹	0,6 \pm 1,1	0,8 \pm 1,2	0,5 \pm 0,9

¹ 0, sano (0-10% defoliación); 1, algunos síntomas (11-25%); 2, síntomas moderados (26-60%); 3, árbol moribundo (61-90%); 4, árbol muerto (91-100%).

Métodos dendrocronológicos de campo

El crecimiento radial de los árboles fue estimado tomando testigos cilíndricos radiales de madera del mismo número de árboles sintomáticos y asintomáticos en cada parcela (Tabla 3). Los árboles fueron elegidos buscando un tamaño (altura, diámetro a 1,3 m), edad y grado de dominancia similares en ambos tipos para obtener al menos 50 anillos anuales de crecimiento en la

mayoría de las muestras radiales. Las muestras se obtuvieron mediante barrena Pressler siguiendo la metodología estándar. Se extrajeron tres testigos por árbol, uno cerca del suelo y los otros dos a 1,3 m en direcciones opuestas. El testigo basal se utilizó para estimar la edad del árbol, mientras que los otros dos testigos fueron utilizados para cuantificar los cambios de crecimiento radial. Los testigos fueron secados y pulidos como las rodajas antes descritas. A continuación, las

Tabla 3. Características de los árboles asintomáticos (A) y sintomáticos (S). Valores medios \pm DS

	Parcela 1		Parcela 2		Parcela 3	
	A	S	A	S	A	S
Número de árboles muestreados	5	5	5	5	5	5
Presencia de chancros en tronco (%)	0	100	0	100	0	100
Diámetro a 1,3 m (cm)	33 \pm 1	30 \pm 1	32 \pm 4	34 \pm 2	30 \pm 1	30 \pm 4
Altura (m)	24 \pm 2	22 \pm 3	23 \pm 1	25 \pm 3	23 \pm 3	22 \pm 2
Edad (años)	96 \pm 10	86 \pm 0	86 \pm 3	98 \pm 18	75 \pm 9	78 \pm 8

muestras se dataron usando los anillos característicos estrechos y claros. En los testigos basales sin centro, se estimó el número de anillos hasta el centro usando métodos geométricos basados en la regresión entre la distancia desde el centro y el número de anillos ($r^2 = 0,96$; $P < 0,05$). Los anillos de los testigos tomados a 1,3 m fueron medidos con una resolución de hasta 0,01 mm utilizando un sistema semiautomático de medición TSAP (Frank Rinn, Heidelberg, Alemania). La datación de los anillos se evaluó usando el programa COFECHA (Holmes, 1983).

Respuesta del crecimiento radial al clima

Para minimizar la influencia del tamaño y la edad, y resaltar la señal climática, los datos de anchura del anillo fueron estandarizados y se les extrajo la tendencia utilizando el programa ARSTAN (Cook, 1985). Primero, se ajustaron funciones exponenciales negativas a cada serie y después se ajustaron funciones polinómicas («spline») de una longitud de 50 años para retener un 50% de la variabilidad a esta frecuencia. Mediante modelos autoregresivos se extrajo la autocorrelación temporal que fue próxima a 1 (la autocorrelación media de primer orden fue 0,83). Por último, se promediaron las series sin tendencia y estandarizadas. Se obtuvieron así dos cronologías residuales, una para los abetos asintomáticos y otra para los sintomáticos. Para los análisis posteriores, se seleccionó el intervalo común 1940-2003 en ambas cronologías por mantener un tamaño de muestra casi constante ($n = 20-29$ testigos radiales).

La influencia del clima sobre el crecimiento de *A. alba* en ambos tipos de árboles se evaluó calculando coeficientes de correlación y de regresión (función respuesta) entre los datos climáticos mensuales del periodo 1940-2003, correspondientes a la serie regional construida con las estaciones meteorológicas citadas en la Tabla 1, y el índice de crecimiento radial para ese mismo periodo. Una función respuesta es una técnica de regresión múltiple que relaciona los componentes principales de los datos climáticos mensuales, para una serie de años, y los índices de grosor de los anillos formados en esos años (Fritts, 1976). La media regional climática se construyó usando la subrutina MET dentro del paquete de programas «Dendrochronology Program Library» (Holmes, 1994). La homogeneidad de los datos climáticos usados se evaluó utilizando la subrutina

HOM del citado paquete de programas. Dado que el crecimiento radial de *A. alba* está relacionado con el clima del año anterior al de formación del anillo (Rolland *et al.*, 1999), la ventana de correlación clima-crecimiento incluyó desde agosto del año anterior al crecimiento hasta septiembre del año de formación del anillo. Se utilizaron los siguientes datos climáticos mensuales: precipitación total, y temperatura media de las máximas y mínimas diarias. Los coeficientes de correlación y de respuesta se calcularon usando el programa PRECON versión 5.16 (Fritts *et al.* 1991). La significación de los coeficientes de respuesta calculados se estimó comparándolos con los coeficientes obtenidos en 9999 conjuntos de datos, a partir de la aleatorización con reemplazamiento de los datos originales (Guiot, 1990).

Resultados

La incidencia e intensidad de *M. caryophyllacearum* varió entre las tres parcelas examinadas, siendo la parcela 2 la más afectada, con un 45,3% de los árboles con chancro, un 14,7% de los árboles con escobas, y un 5,7% de árboles partidos por el viento a la altura del chancro (Tabla 4). En esta parcela, los árboles sintomáticos fueron significativamente más altos que los asintomáticos (media \pm desviación estándar, $25,6 \pm 2,0$ y $21,0 \pm 1,9$ m, respectivamente; $P = 0,001$).

La incidencia de la enfermedad fue significativamente mayor en árboles dominantes respecto a individuos codominantes y suprimidos ($P < 0,05$; Tabla 5). La intensidad media fue significativamente menor para árboles suprimidos ($P < 0,05$), pero similar para codominantes y dominantes (Tabla 5). Sólo en árboles suprimidos se observaron más chancros en ramas que en el tronco. Todas las escobas observadas en árboles codominantes aparecieron en el tronco, mientras que el 79% de las escobas de árboles dominantes estuvieron en el tronco. No se observaron escobas en árboles suprimidos.

Los diámetros medios de las secciones de los árboles cortados fueron significativamente mayores a la altura del chancro (31,9 cm; $P < 0,01$), que a 60 cm por encima (23,5 cm) o por debajo (25,2 cm) del chancro. Sólo el árbol de mayor edad (85 años) mostró un porcentaje de madera podrida del 20%. Los anillos de los árboles sintomáticos durante periodos de crecimiento excéntrico (después de 1960) contenían abundantes bandas tan-

Tabla 4. Incidencia (porcentaje de árboles afectados) e intensidad (número medio de chancros y escobas por árbol sintomático) causados por *Melampsorella caryophyllacearum* en *Abies alba* en las tres parcelas muestreadas localizadas en el monte de Irati (Navarra, España). Los valores dentro del paréntesis corresponden al rango

		Parcela 1	Parcela 2	Parcela 3	Media
	Árboles examinados	117	95	97	103 ± 7
Incidencia (%)	Árboles con chancro	39,3	45,3	43,3	42,6 ± 3,1
	Árboles con escobas	5,1	14,7	9,3	9,7 ± 4,8
Intensidad	Chancros por árbol	1,6 (1-5)	2,1 (0-5)	1,5 (0-4)	1,7 ± 0,3
	Escobas por chancro	0,1 (0-1)	0,3 (0-2)	0,2 (0-1)	0,2 ± 0,1

Tabla 5. Incidencia, intensidad, posición y altura de los chancros y escobas media (± DS) causadas por *Melampsorella caryophyllacearum* en *Abies alba* en el monte de Irati (Navarra, España) de acuerdo con su estado competitivo (suprimido, codominante y dominante). Los valores dentro del paréntesis corresponden al rango. Valores medios ± DS

		Suprimidos	Codominantes	Dominantes
	Árboles examinados	61	92	156
	Altura media	17,5 ± 4,0	20,7 ± 2,6	24,6 ± 3,0
Incidencia (%)	Árboles con chancro	16,8 ± 14,6	40,9 ± 14,2	56,4 ± 2,0
	Árboles con escobas	0,0 ± 0,0	5,1 ± 8,8	16,8 ± 6,2
Intensidad	Chancros por árbol	1,0 (1-1)	1,5 (0-5)	1,5 (0-5)
	Escobas por árbol	0,0 (0-0)	0,1 (0-1)	0,3 (0-2)
Posición (%)	Chancros en tronco	17	68	72
	Chancros en ramas	83	32	28
	Escobas en tronco	—	100	79
	Escobas en ramas	—	0	21
Altura (m)	Chancros en tronco	6,0 (1-10)	7,6 (3-14)	7,5 (0,5-25)
	Chancros en ramas	9,2 (5-7)	10,6 (2-15)	12,6 (4-21)
	Escobas en tronco	—	9,0 (7-11)	15,8 (7-22)
	Escobas en ramas	—	—	12,5 (10-16)

genciales de conductos resiníferos traumáticos verticales, ausentes en los anillos de crecimientos concéntricos (Figs. 2A-C). En los árboles sintomáticos, observamos frecuentes heridas, y la formación de anillos incompletos con conductos resiníferos en la década de los 80, por ejemplo en 1982 y 1986 (Fig. 2D). En el periodo 1930-1960, los crecimientos radiales medios anuales de árboles sintomáticos y asintomáticos no difirieron significativamente (2,43 mm, Fig. 3). Por el contrario, entre 1960 y el 2002, los árboles asintomáticos (1,46 mm) crecieron significativamente

($P = 0,001$) más que los individuos sintomáticos (1,28 mm). La mayor diferencia de crecimiento radial entre ambos grupos de árboles se observó desde mediados de los años 80, cuando la presencia de conductos resiníferos traumáticos era habitual en los anillos de los árboles sintomáticos, hasta el año 2000. La menor diferencia de crecimiento entre ambos grupos de árboles se encontró en la parcela 3.

En general, se encontraron más relaciones significativas del crecimiento radial del abeto con las temperaturas que con las precipitaciones, especialmente en el

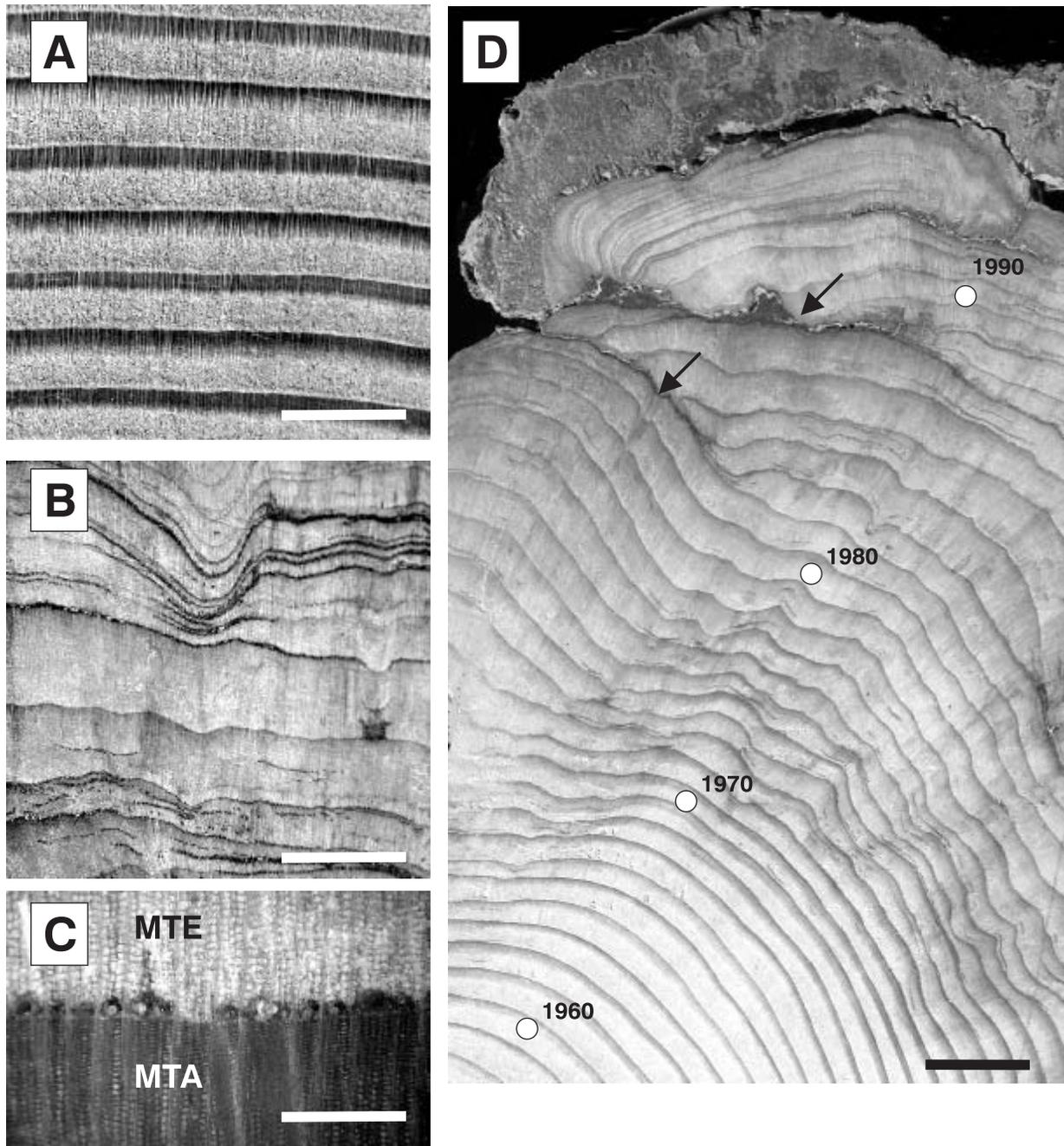


Figura 2. Secciones transversales de madera de *Abies alba* infectado por *Melampsorella caryophyllacearum*. El crecimiento radial concéntrico anterior a 1960 (A) contrasta con el posterior crecimiento excéntrico posterior a 1960 (B). C. Detalle de conductos resiníferos traumáticos alineados en la madera temprana (MTE) del anillo de crecimiento de 1984 justo después de la madera tardía (MTA) del anillo de 1983. D. Heridas y crecimiento radial discontinuo en los anillos de 1982 y 1986 (flechas). Las barras de las escalas de las figuras A, B, C y D corresponden a 4, 4, 0,1 y 6 mm, respectivamente.

caso de las temperaturas máximas correspondientes al año previo al de crecimiento. Las relaciones obtenidas en el caso de las temperaturas mínimas fueron similares

a las calculadas usando las temperaturas máximas (resultados no mostrados), por lo que en adelante nos referiremos sólo a las últimas. El crecimiento radial de

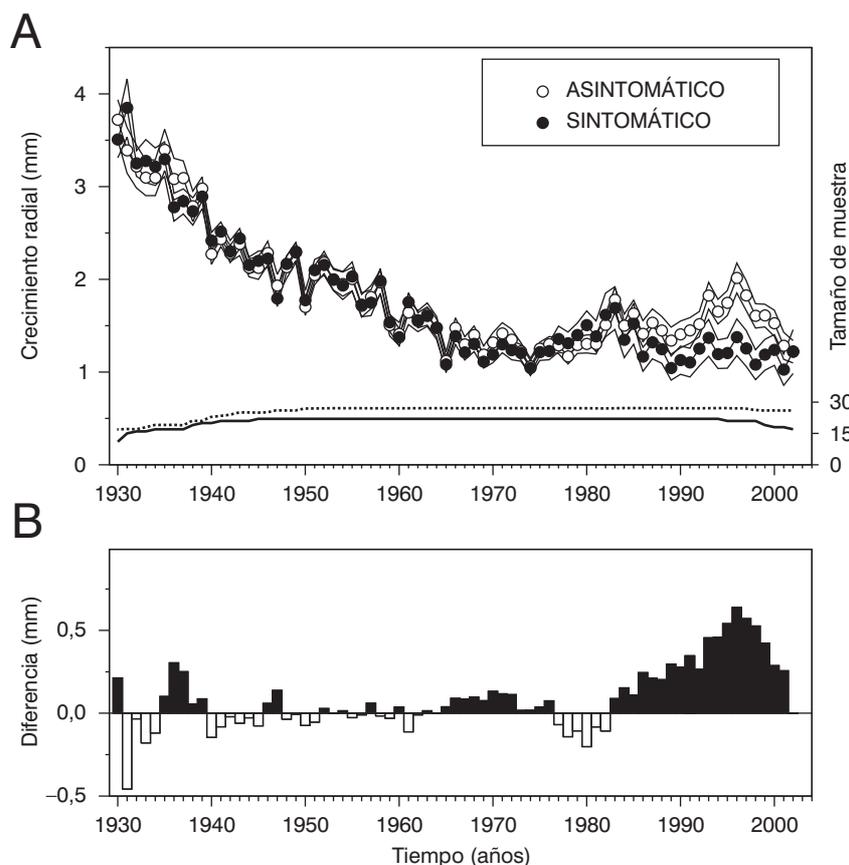


Figura 3. A. Crecimiento radial medio durante el período 1930-2002 para individuos asintomáticos (puntos blancos) y sintomáticos (puntos negros) de *Abies alba* infectados por *Melampsorella caryophyllacearum*. Se muestran los valores medios anuales y sus errores estándares. Las líneas horizontales inferiores muestran el tamaño de muestra anual (número de testigos) para árboles asintomáticos (línea discontinua) y sintomáticos (línea continua). B. Diferencias anuales de crecimiento radial entre árboles asintomáticos y sintomáticos. Las diferencias positivas y negativas se indican con barras negras y blancas, respectivamente.

A. alba estuvo positivamente relacionado con las temperaturas máximas de noviembre del año previo, y con las temperaturas de febrero y abril del año de crecimiento (Fig. 4). Por el contrario, encontramos relaciones negativas entre el crecimiento y las temperaturas elevadas durante el mes de septiembre previo a la formación del anillo, así como con temperaturas elevadas durante los meses de marzo y agosto del año de crecimiento (Fig. 4). Respecto a las precipitaciones, el crecimiento radial se observó positivamente relacionado con una elevada precipitación en julio del año de crecimiento. La proporción de varianza del crecimiento radial explicada por el clima fue similar en el caso de árboles asintomáticos ($R^2 = 0,38$) y sintomáticos ($R^2 = 0,40$).

Discusión

La infección de *A. alba* por *M. caryophyllacearum* causó una reducción próxima al 20% del crecimiento radial en individuos sintomáticos respecto a los asintomáticos durante el periodo 1983-2002. Un menor crecimiento radial y en altura también fue observado por Singh (1978) en *A. balsamea*. En Irati, la presencia de chancros o escobas en árboles de *A. alba* no pareció reducir la altura del árbol. En *A. sibirica*, tampoco se detectó un menor crecimiento a causa de la infección por *M. caryophyllacearum* (Tret'yakova y Kosinov, 2003). Debe tenerse en cuenta que los árboles dominantes de *A. alba* suelen estar más afectados por el hongo que los

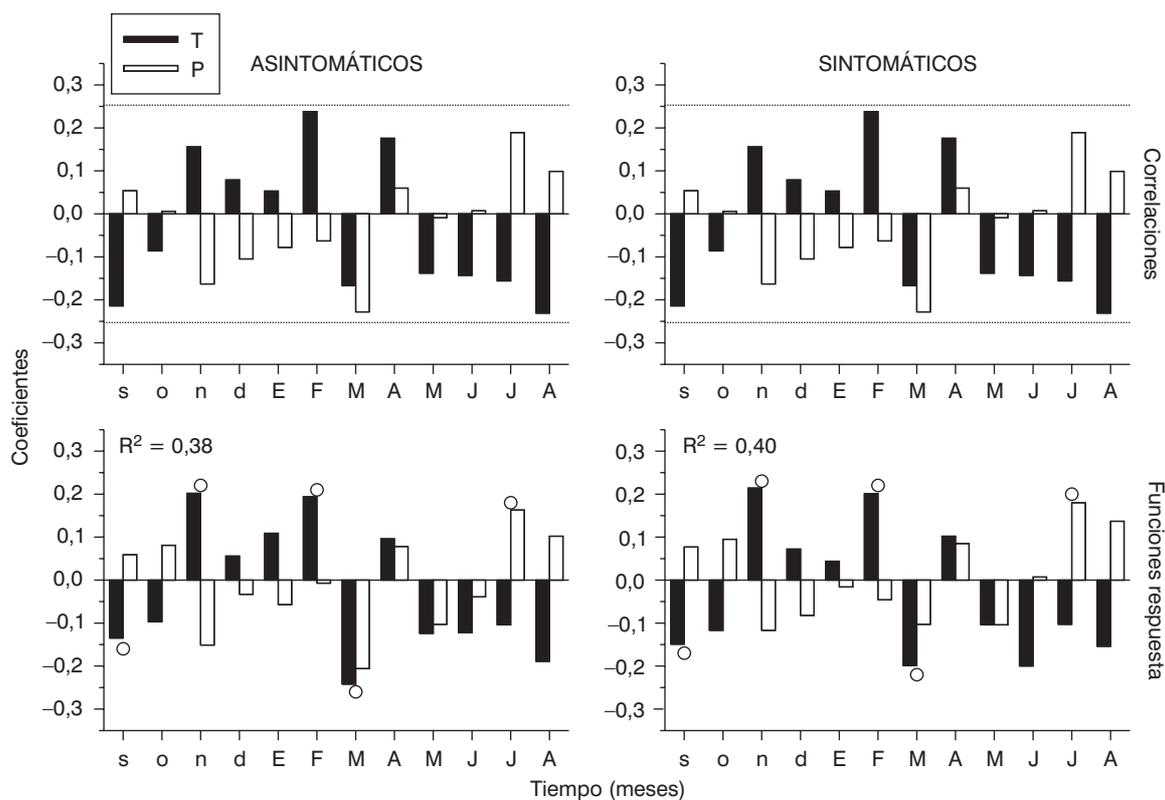


Figura 4. Coeficientes de correlación (arriba) y de regresión (función respuesta, abajo) para *Abies alba* asintomáticos y sintomáticos del bosque de Irati. Se compara el crecimiento radial con los datos climáticos mensuales (T , temperatura media de las máximas, barras negras; P , precipitación; barras blancas) para los meses desde septiembre del año previo (abreviaturas en minúscula) hasta agosto del año de formación del anillo (abreviaturas en mayúscula). En las correlaciones se indica el intervalo de confianza mediante líneas punteadas y en las funciones respuesta se indican los coeficientes significativos mediante círculos vacíos ($P < 0,05$ en ambos casos). En el caso de las funciones respuestas, se indica el porcentaje de varianza del crecimiento explicado por el clima (R^2). En ambos casos se analizaron los datos climáticos y de crecimiento radial para el período 1940-2003.

suprimidos, por lo que este hecho puede afectar a las comparaciones de altura media entre grupos de árboles según su sintomatología.

La presencia de chancros en el tronco de los árboles sintomáticos estuvo relacionada con su menor crecimiento radial. Al nivel de los chancros, la desorganización de las células del xilema, la ausencia de floema, así como la formación de anillos excéntricos e incompletos puede afectar a la traslocación interna de los carbohidratos (White y Merrill, 1969). Por otra parte, los árboles probablemente requieran energía adicional en la restauración de peridermis y en la compartimentalización de los tejidos dañados por el hongo, cuyo micelio es perenne a diferencia de otras royas (Pady, 1946). Hemos mostrado cómo la formación de bandas tangenciales de conductos resiníferos traumáticos verticales en *A. alba* responde a la infec-

ción por *M. caryophyllacearum*. La formación de conductos resiníferos traumáticos en géneros como *Abies* está causada por la infección de hongos patógenos o por heridas, y dado que las resinas tienen actividad antifúngica, se ha atribuido una función defensiva a estos conductos (Blanchette, 1992; Nagy *et al.*, 2000).

El crecimiento radial del abeto en Irati está principalmente condicionado por las temperaturas máximas correspondientes al año previo al de crecimiento. Por ejemplo, los septiembres cálidos y los noviembre fríos durante el año anterior al de formación del anillo están asociados a un menor crecimiento radial, tal y como Rolland *et al.* (1999) encontraron en los Alpes. El efecto descrito para septiembre podría explicarse por una mayor estrés hídrico a finales de verano que conduciría a una menor acumulación de carbohidratos de reserva y a

un menor crecimiento posterior. Del mismo modo, temperaturas bajas en noviembre previo y en febrero pueden reducir la tasa fotosintética o aumentar la respiración, con un efecto similar de reducción de reservas para la formación del xilema a comienzos de la primavera. El efecto negativo en marzo del año de crecimiento aparece tanto para bajas temperaturas como para precipitaciones, por lo que podría deberse al efecto negativo de nevadas primaverales en ese mes asociadas a condiciones húmedas y frescas, no necesariamente frías, que podrían conducir a un retraso del inicio del crecimiento. Por el contrario, un abril cálido podría adelantar el inicio del crecimiento radial y conducir a la formación de anillos más anchos (Camarero *et al.*, 1998). En Irati, la precipitación ejerció una menor influencia sobre el crecimiento que la temperatura, sólo significativamente positiva en julio del año de crecimiento, lo que puede explicarse por la influencia oceánica del lugar de estudio. Los bosques más meridionales de *A. alba* en los Pirineos están sometidos a climas transicionales mediterráneos, y por ello muestran una respuesta más fuerte a la variabilidad de las precipitaciones estivales durante el año del crecimiento (Camarero, 2001).

A pesar de no encontrar diferencias en las funciones respuesta de los árboles asintomáticos y sintomáticos, los resultados obtenidos son interpretables desde el punto de vista de la dinámica entre árbol y hongo. Las bajas temperaturas durante finales del invierno y principios de primavera pueden limitar los mecanismos de defensa del huésped frente al hongo. La relación positiva entre la humedad y el mayor desarrollo de *M. caryophyllacearum* ya ha sido mostrada por otros autores (Pupavkin, 1982; Nicolotti *et al.*, 1995), lo que es consistente con la menor pérdida de crecimiento radial observada en la única parcela orientada al sur.

Considerando la pérdida de crecimiento radial (20%) y la incidencia de *M. caryophyllacearum* en abetos maduros (56%), la enfermedad ha de tener consecuencias significativas en la productividad de madera del bosque estudiado. Para evitar las pérdidas por *M. caryophyllacearum*, la enfermedad puede ser eliminada podando o talando los árboles afectados, y destruyendo las ramas infectadas (Pupavkin, 1982). Esta medida viene justificada por la dasimetría en el caso del bosque estudiado cuyos valores de área basal métrica son mayores que los propuestos para abetares en equilibrio. Por ello, se sugiere la apertura de pequeños huecos mediante la eliminación de árboles sintomáticos infectados por el hongo.

Agradecimientos

Gracias a Sergio Ahumada y Mabel Martín por su apoyo técnico, y al Gobierno de Navarra y a la Junta General del Valle de Salazar por habernos permitido realizar este estudio. JJC agradece el apoyo de un contrato postdoctoral INIA-Gob. Aragón.

Referencias bibliográficas

- ABGRALL J.F., SOUTRENON A., 1991. La forêt et ses ennemis. Cemagref, Antony.
- BLANCHETTE T., 1992. Anatomical responses of xylem to injury and invasion by fungi. En: Defense mechanisms of woody plants against fungi. Blanchette R.A. y Biggs A.R., eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 76-95.
- CAMARERO J.J., 2001. El decaimiento del abeto (*Abies alba* Miller) en los Pirineos aragoneses. Depto. Medio Ambiente, Gob. Aragón. Zaragoza.
- CAMARERO J.J., GUERRERO-CAMPO J., GUTIÉRREZ E., 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. Arct Alp Res 30, 1-10.
- CHERUBINI P., FONTANA G., RIGLING D., DOBBERTIN M., BRANG P., INNES J.L., 2002. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently J Ecol 90, 839-850.
- COOK E.R., 1985. A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. Thesis, The University of Arizona, Tucson.
- FRITTS H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.
- FRITTS H.C., VAGANOV E.A., SVIDERSKAYA I.V., SHASHKIN A.V., 1991. 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. Clim Res 1, 97-116.
- GUIOT, J. 1990. Methods of calibration. En: Methods of dendrochronology: Application to Environmental Sciences. Cook E. y Kairiukstis L., eds. Kluwer Academic Press-I.I.A.S.A., Dordrecht, pp. 165-178.
- HOLMES R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-dating and measurement. Tree-Ring Bull 43, 69-78.
- HOLMES R.L., 1994. Dendrochronology Program Library. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- MONTOYA R., SÁNCHEZ G., FERNÁNDEZ J., NORIEGA A., 2002. La salud en los montes en los Parques Nacionales y centros forestales. M.M.A., Madrid.
- NAGY N.E., FRANCESCHI V.R., SOLHEIM H., KREKLING T., CHRISTIANSEN E., 2000. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (*Pinaceae*): anatomy and cytochemical traits. Am J Bot 87, 302-313.

- NICOLOTTI, G.; CELLERINO, G.P.; ANSELMINI, N. 1995. Distribution and damage caused by *Melampsorella caryophyllacearum* in Italy. En: Shoot and foliage diseases in forest trees. Capretti P., Heiniger U. y Stephan R., eds. IUFRO, pp. 289-291.
- PADY S.M., 1946. The development and germination of the intraepidermal teliospores of *Melampsorella cerastii*. Mycologia 38, 477-499.
- PUPAVKIN D.M., 1982. Rust canker of fir. Zashchita Rastenii 8, 24.
- ROLLAND, C.; MICHALET, R.; DESPLANQUE, C.; PETETIN, A.; AIMÉ, S. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. J Veg Sci 10, 297-306.
- SINGH P., 1978. Broom rusts of balsam fir and black spruce in Newfoundland. Eur J For Pathol 8: 25-36.
- SKELLY J.M., INNES J.L., 1994. Waldsterben in the forests of Central Europe and Eastern North America: Fantasy or reality? Plant Dis 78, 1021-1032.
- TRET'YAKOVA I.N., KOSINOV D.A., 2003. Crown morphology and seed yield of *Abies sibirica* damaged by *Phellinus hartigii* and witches' broom. Lesovedenie 5, 65-68.
- WHITE B.L., MERRILL W., 1969. Pathological anatomy of *Abies balsamea* infected with *Melampsorella caryophyllacearum*. Phytopathol 59, 1238-1242.
- ZILLER W.G., 1974. The Tree Rusts of Western Canada. Can. For. Serv., Ottawa.