



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-021

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Efectos del clima sobre las variaciones diarias del radio del tronco y el crecimiento diametral de la encina durante siete años en una dehesa del suroeste de España (Huelva).

MARTIN, D.¹, VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.¹ y ALEJANO, R.¹

¹ Departamento de Ciencias Agroforestales. Escuela Técnica Superior de Ingeniería. Universidad de Huelva. 21071, Huelva.

Resumen

En el presente estudio se han analizado mediante dendrómetros electrónicos puntuales de alta resolución las variaciones diarias del radio del tronco de 9 encinas y los efectos del clima en sus patrones de crecimiento intraanual durante un periodo de 7 años (2005-2012). Nuestros resultados muestran ciclos diarios de expansión-contracción del tronco estrechamente relacionados con cambios en procesos ecofisiológicos a nivel intradiario. A nivel intraanual la encina presenta dos fases de crecimiento. La primera fase sucede generalmente durante el final del invierno y la primavera; y la segunda durante finales del verano y el otoño. Entre estas fases aparecen dos periodos de bajo crecimiento, parada o incluso contracciones del tronco, que se producen generalmente durante finales de la primavera y el verano, y durante finales del otoño y el invierno. La evapotranspiración de referencia afectó negativamente al incremento del tronco durante todo el año. La precipitación tuvo un efecto positivo solo durante las dos fases intraanuales de crecimiento. Las altas temperaturas tuvieron un efecto negativo, excepto en el periodo de meses más fríos. Las variaciones diarias del contenido de agua extraíble relativa tuvieron un efecto positivo, excepto durante el periodo de parada y contracción de final de la primavera y verano.

Palabras clave

Encina, crecimiento diametral, dendrómetros, clima.

1. Introducción

El estudio de las variaciones diarias del radio del tronco de los árboles proporciona un importante conocimiento sobre el proceso de crecimiento y su respuesta frente a condiciones ecológicas, tales como temperatura, precipitación, humedad del suelo, etc. (Fernández & Cuevas, 2010). La contracción del tronco se produce normalmente durante el día, cuando la transpiración es superior a la capacidad del sistema radical para absorber agua del suelo, lo que produce una reversible deshidratación y contracción de los tejidos elásticos del tronco, principalmente floema, cambium y parénquima en la corteza (Tatarinov & Čermák, 1999). Durante la noche, cuando disminuye la transpiración, el tronco vuelve a expandirse debido a la rehidratación de los tejidos (Herzog et al., 1995). Sin embargo, la variación en el diámetro del tronco también se produce por el proceso de crecimiento debido a la división celular y al ensanchamiento irreversible de las células del cambium y de la zona de diferenciación del xilema (Steppe et al., 2006).

Los dendrómetros electrónicos automáticos en combinación con estaciones meteorológicas u otros dispositivos para la medición de factores ecológicos, constituyen una poderosa herramienta para el estudio del efecto del clima sobre el crecimiento de los árboles que se utiliza actualmente en el estudio de muchas especies de diversas regiones, aportando nuevos conocimientos sobre los efectos del cambio climático en los ecosistemas (Wang et al., 2015).

La marcada variabilidad intraanual e interanual en el crecimiento de la encina (Martín et al., 2014) implica la necesidad de realizar estudios de alta resolución durante varios años para poder comprender sus patrones e identificar aquellos factores climáticos que dirigen el crecimiento. Este



conocimiento resulta de vital importancia para la predicción de los efectos del cambio climático en los ecosistemas mediterráneos.

2. Objetivos

Los objetivos del presente estudio son: 1. Describir los patrones de las variaciones diarias en el tamaño del tronco de la encina (*Quercus ilex* ssp. *ballota* (Desf.) Samp.). 2. Definir cuándo se produce el inicio y la finalización de los periodos de crecimiento diametral intraanual. 3. Determinar cuáles son las variables climáticas que afectan a las variaciones diarias del tronco.

3. Metodología

3.1. Sitio de estudio y parcela experimental

Este estudio ha sido realizado en una parcela experimental localizada en una dehesa de encina de la provincia de Huelva (UTM X: 644.288 m; Y: 4.161.376 m; zona 29). La parcela ocupaba una superficie de 2,94 ha, con una densidad de 73 pies ha⁻¹, un diámetro medio de 30,02 ± 7,68 cm y una altura media de 6,58 ± 1,58 m. Sus suelos pueden clasificarse en dos grupos: suelos diferenciados, en los que aparecen alisoles, acrisoles y lixisoles, y suelos poco diferenciados, en los que aparecen regosoles y cambisoles. El estrato arbustivo era escaso, representado principalmente por *Cistus ladanifer* y *Cistus crispus*, y el herbáceo muy abundante, formado principalmente por gramíneas. El clima de la zona es típicamente mediterráneo, con una temperatura media anual de 17,2°C y una precipitación media anual de 572 mm durante el periodo de estudio (2005-2012). Durante este periodo de produjeron marcadas variaciones interanuales en las precipitaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Precipitación y temperatura en la parcela experimental durante los años 2006-2012. TM: Temperatura media máxima del mes más cálido; Tm: Temperatura media mínima del mes más frío; T: Temperatura media anual.

Año	Precipitación (mm)					Temperatura (°C)		
	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Anual	TM	Tm	T
2006	160	123	74	356	713	35.6	4.2	17.4
2007	133	110	60	118	421	33.9	2.8	16.1
2008	147	121	64	126	458	33.4	5.5	16.8
2009	143	38	16	305	502	35.0	5.7	18.0
2010	344	99	14	342	799	36.3	7.1	17.6
2011	236	226	31	158	651	33.2	6.0	17.4
2012	55	91	11	303	460	34.6	2.4	17.0

3.2. Medición de las variaciones del tamaño del tronco

Se seleccionaron aleatoriamente 9 encinas en octubre de 2005, en cuyo tronco se instaló a la altura normal (1,30 cm) un dendrómetro electrónico automático puntual (Depfor, Universidad de Huelva), con una resolución de hasta 2.44 µm. Estos dispositivos fueron programados para registrar variaciones en el radio del tronco en intervalos de 30 minutos. Las series de datos brutos fueron visualmente verificadas y se eliminaron aquellos datos erróneos debido a incidencias en el funcionamiento de los dispositivos. Las encinas presentaron un típico comportamiento de contracción-expansión diaria. Cada fase de contracción y expansión fue calculada mediante una rutina programada en SAS/ETS ver. 9.2 (SAS Institute Inc., North Carolina, USA), derivada de una rutina desarrollada por Deslauriers et al. (2011). El incremento diametral diario fue determinado como aquella parte de la fase de expansión de cada día superior al valor máximo de expansión del día



anterior. En los días en los que la fase de expansión no alcanzó el valor máximo del día anterior se determinó una contracción diaria.

3.3. Medición de los parámetros climáticos

Al comienzo del estudio se instaló en la parcela una estación meteorológica automática (HOBO H21-001, Onset Computer Corporation, Massachusetts, USA) para registrar los valores de temperatura, precipitación, velocidad y dirección del viento, humedad relativa y radiación solar (PAR), en intervalos de 15 minutos. La evapotranspiración de referencia (ETO) fue determinada mediante el método FAO Penman-Monteith (Allen et al., 1998). Para el análisis de la humedad del suelo se instalaron 7 sensores de medición continua (ECH20-20, Decagon Devices Inc.) situados próximos a los árboles monitorizados a unas profundidades de 5-25 cm y 25-45 cm. Los datos de humedad de suelo fueron tomados cada 30 minutos coincidiendo con el registro de los datos de los dendrómetros electrónicos. Las curvas de calibración de estos sensores fueron determinadas en laboratorio siguiendo el método descrito por Cobos (2010). Posteriormente, se calculó también para cada localización los valores del contenido de agua extraíble relativa en cada intervalo (Granier, 1987). La temperatura del suelo a 10 cm de profundidad fue también determinada simultáneamente en los mismos puntos donde se instalaron los sensores de humedad.

3.4. Análisis de datos

Las series temporales de las variaciones diarias del radio de los 9 árboles muestreados fueron examinadas visualmente como describen Tardif et al. (2001) para determinar en cada año de estudio el inicio y la finalización de las 4 fases de crecimiento diametral intraanual que presenta la encina en esta región: (I) crecimiento de finales de invierno-primavera, (II) contracción de finales de la primavera-verano, (III) rápida rehidratación y posterior crecimiento de finales del verano-otoño, y (IV) bajas tasas de crecimiento o parada de final de otoño-invierno (Martín et al., 2014). Una vez definidas estas fases, se analizó en cada una de ellas el efecto de las variables climáticas y de la humedad de suelo (Tabla 2) en las variaciones diarias del radio del tronco mediante análisis de correlación de Pearson. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software SAS/ETS ver. 9.2 (SAS Institute Inc., North Carolina, USA).

Tabla 2. Variables climáticas y de humedad del suelo analizadas

Variable	Abreviatura	Unidad
Precipitación diaria	P	mm
Precipitación del día anterior	P ₋₁	mm
Precipitación acumulada diaria y de los 4 días anteriores	P5	mm
Humedad media diaria del suelo a 5-25 cm de profundidad	SM1	mm
Humedad media diaria del suelo a 25-45 cm de profundidad	SM2	mm
Humedad media diaria del suelo a 5-45 cm de profundidad	SMT	mm
Media diaria del contenido de agua extraíble relativa a 5-25 cm de profundidad	REW1	%
Media diaria del contenido de agua extraíble relativa a 25-45 cm de profundidad	REW2	%
Media diaria del contenido de agua extraíble relativa a 5-45 cm de profundidad	REWT	%
Variación diaria del contenido de agua extraíble relativa a 5-25 cm de profundidad	REW1P	%
Variación diaria del contenido de agua extraíble relativa a 25-45 cm de profundidad	REW2P	%
Variación diaria del contenido de agua extraíble relativa a 5-45 cm de profundidad	REWTP	%
Temperatura media diaria del suelo a 10 cm de profundidad	TS	°C
Temperatura máxima diaria del suelo a 10 cm de profundidad	TSM	°C
Temperatura mínima diaria del suelo a 10 cm de profundidad	TSm	°C
Temperatura media diaria	TA	°C



Temperatura máxima diaria	TAM	°C
Temperatura mínima diaria	TAm	°C
Evapotranspiración de referencia diaria	ET _o	mm
Radiación solar diaria (PAR)	R	MJ m ⁻²
Humedad relativa media diaria	RH	%
Humedad relativa máxima diaria	RHM	%
Humedad relativa mínima diaria	RHm	%
Velocidad del viento media diaria	WS	m s ⁻¹

4. Resultados

4.1 Ciclos diarios de variaciones del radio del tronco y patrones de crecimiento intraanual

Los datos proporcionados por los dendrómetros muestran ciclos diarios de expansión y contracción del tronco. La expansión se produce generalmente desde finales del atardecer hasta comienzos de la mañana siguiente, alcanzando en ese momento el valor máximo diario del radio. Posteriormente, el tronco se contrae progresivamente a lo largo del día hasta alcanzar su valor mínimo diario a finales del atardecer. Durante los dos principales periodos o fases intraanuales de crecimiento de la encina, el valor máximo del radio de cada día fue generalmente superior al del día anterior (Figura 1a). Por el contrario, durante los periodos de contracción del tronco, el máximo del radio de cada día alcanzó generalmente un valor inferior al máximo del día anterior, dando como resultado contracciones diarias (Figura 1b). Durante eventos de precipitación significativa, el valor del radio se incrementó considerablemente (Figura 1c).

Las 4 fases de crecimiento intraanual pudieron ser determinadas en todos los años del estudio, aunque su inicio, duración y finalización resultó muy variable (Figuras 2a, b). Los incrementos diarios de la fase I fueron más regulares y estables que los incrementos de la fase III, con una media de 0.0113 ± 0.0335 mm día⁻¹ y máximos de hasta 0.3748 mm día⁻¹. La duración de la fase I resultó también mayor que la de la fase III, transcurriendo generalmente desde finales de febrero hasta finales de mayo o principios de junio. Sin embargo, en el año 2012, caracterizado por un invierno muy frío y seco (Tabla 1), la fase I se inició a comienzos del mes de abril. Las tasas de crecimiento durante esta fase descendieron a medida que se acercaba el fin de la primavera. La fase II estuvo caracterizada por progresivas contracciones diarias en su inicio seguidas de un periodo de estabilidad hasta el inicio de la fase III. Las precipitaciones durante el verano provocaron fenómenos de rápida expansión del tronco, pero el radio generalmente regresaba a su valor anterior en pocos días. El valor medio diario de las contracciones durante esta fase fue de 0.0010 ± 0.0021 mm día⁻¹, con máximos de hasta 0.1245 mm día⁻¹. La fase II transcurrió generalmente entre finales de mayo o comienzos de junio hasta finales de agosto o septiembre, aunque se prolongó hasta octubre en algunos años. La fase III estuvo caracterizada por un comienzo con una rápida expansión del tronco debido a las precipitaciones, seguido de un periodo de estabilización de varios días. Posteriormente se observaron tasas de incremento diario que disminuían a medida que el otoño avanzaba. Durante esta fase se registraron eventos de rápida expansión y posterior contracción debido a las precipitaciones, pero las tasas de incremento diario mantuvieron generalmente una tendencia positiva durante todo el periodo, especialmente en los años 2005, 2006, 2008 y 2010. El incremento medio diario durante esta fase fue de 0.0093 ± 0.0029 mm día⁻¹, con máximos de hasta 0.3735 mm día⁻¹. El inicio y duración de esta fase fue muy variable entre años, pudiendo comenzar entre agosto y octubre, y finalizar desde octubre a diciembre. La fase IV estuvo caracterizada por constituir un periodo de estabilidad con incrementos o contracciones diarias muy reducidas, a excepción de algunos picos con expansiones puntuales, y de una marcada contracción durante los inviernos de 2010, 2011 y 2012. El incremento medio diario durante esta fase fue de 0.0013 ± 0.0039 mm día⁻¹, con máximos de hasta 0.2173 mm día⁻¹. Esta fase estuvo comprendida generalmente entre los meses de diciembre y



febrero, aunque en el 2008 comenzó a finales de octubre, y en 2010 y 2012 finalizó en el mes de marzo.

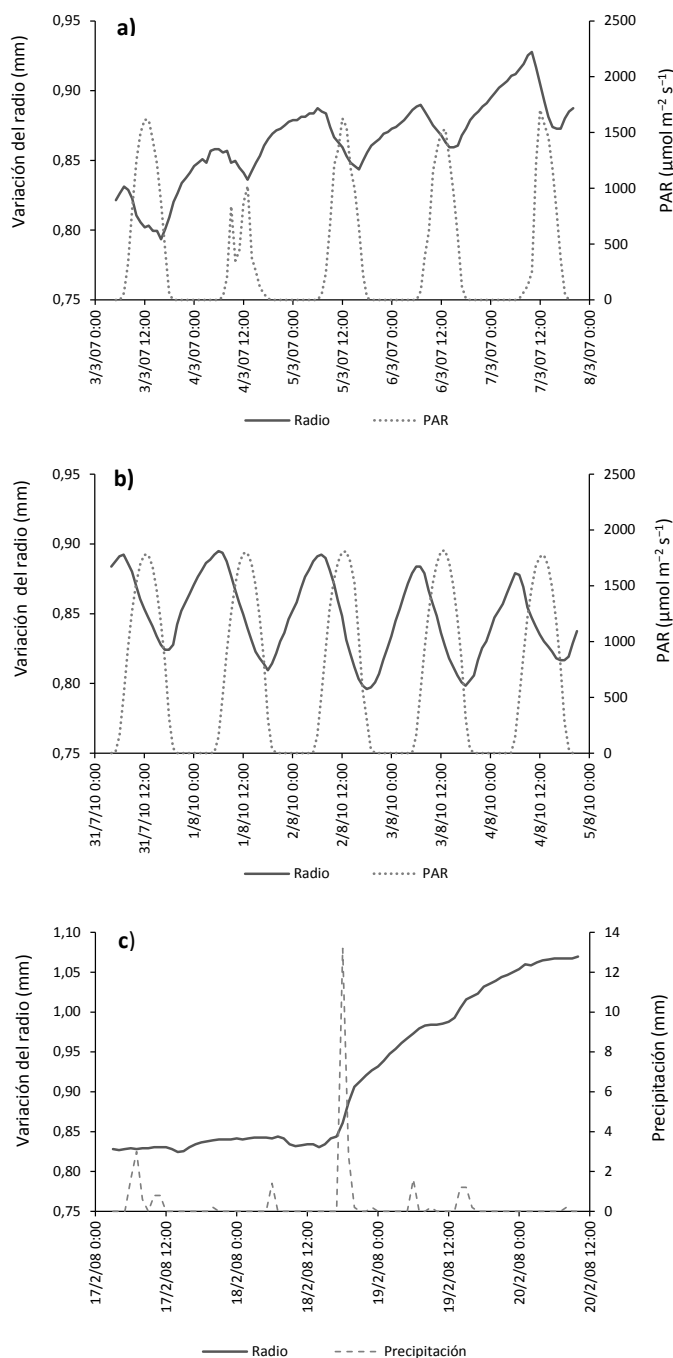


Figura 1: a): Ciclos diarios de variaciones en el radio del tronco de un árbol representativo durante un periodo típico de crecimiento. b): Ciclos diarios de variaciones durante un periodo típico de contracciones. c): Ciclos diarios de variaciones durante un periodo de precipitación significativa. Radio: variación horaria del radio (mm); PAR: radiación solar (PAR) media a nivel horario ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Precipitación horaria (mm)

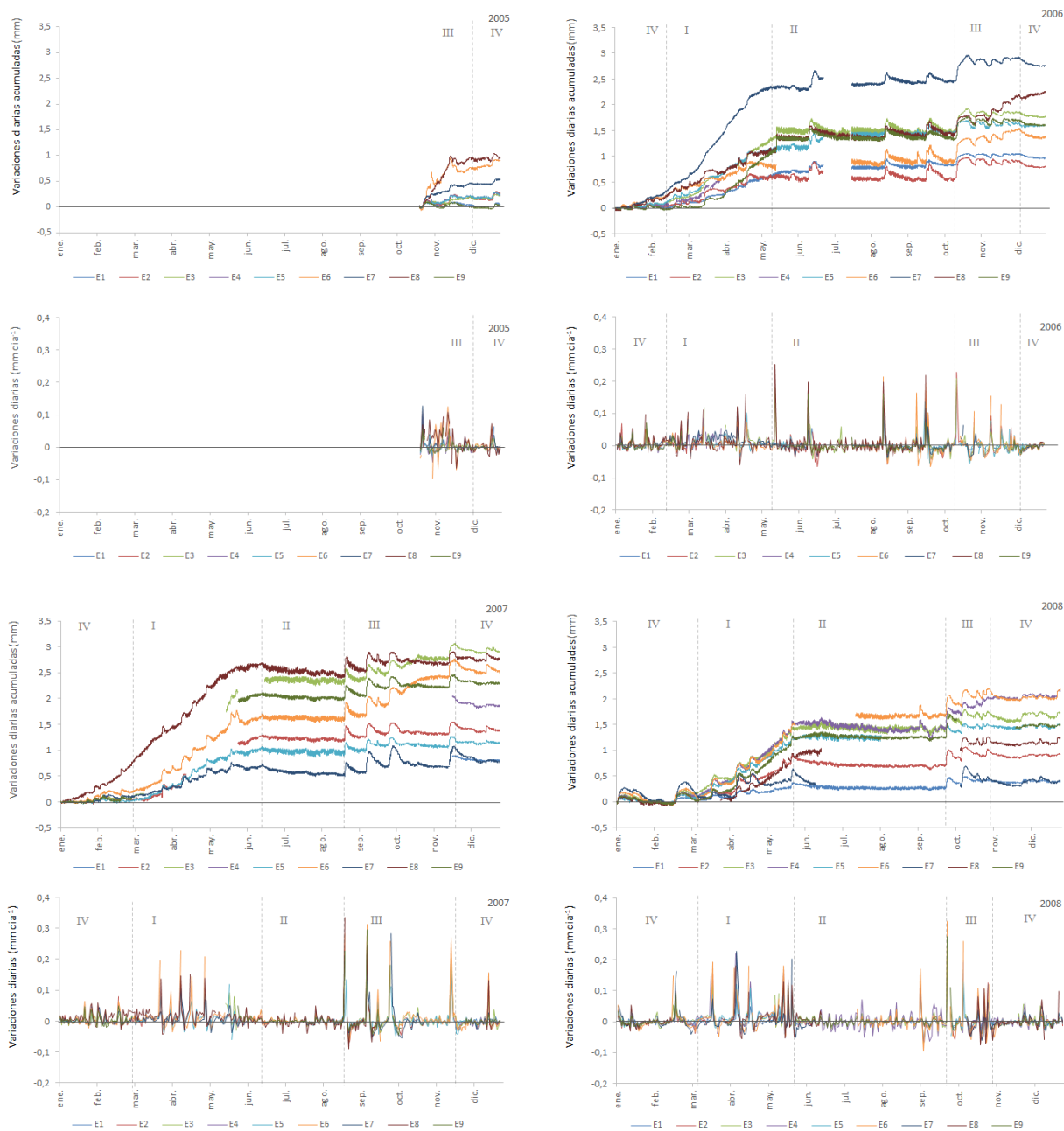


Figura 2a. Variaciones diarias acumuladas (mm) y variaciones diarias (mm) del radio del tronco de los 9 árboles muestreados (E1-E9) en los años 2005-2008. Las líneas verticales y los números romanos indican cada fase de crecimiento intraanual

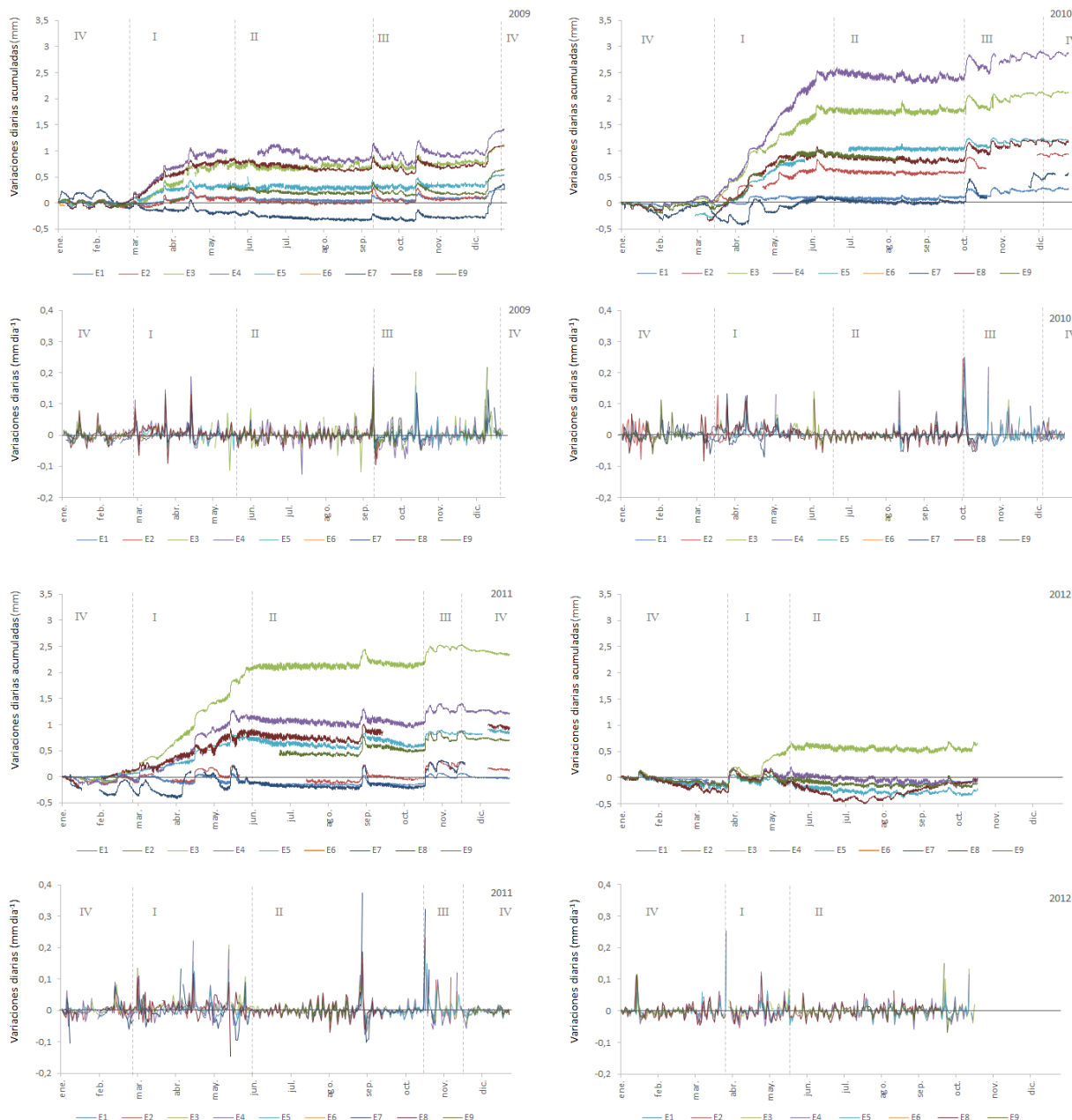


Figura 2b. Variaciones diarias acumuladas (mm) y variaciones diarias (mm) del radio del tronco de los 9 árboles muestreados (E1-E9) en los años 2009-2012. Las líneas verticales y los números romanos indican cada fase de crecimiento intraanual

Las series de crecimiento mostraron que todos los árboles siguieron generalmente la misma tendencia y estuvieron fuertemente sincronizados a pesar de las diferencias en el valor absoluto de su crecimiento. Sin embargo, algunos árboles exhibieron un comportamiento diferente en algunos periodos de ciertos años, por ejemplo E8 en diciembre de 2006 y E7 desde febrero a mayo de 2009.

4.2. Efecto de las variables climáticas en las variaciones diarias del radio del tronco.

La mayor parte de las variables analizadas ejercieron una influencia significativa, aunque su efecto fue muy variable entre las diferentes fases intraanuales (Tabla 3). Un mayor número de



variables resultaron significativas durante las principales fases de crecimiento (I y III) que durante las fases de contracción y letargo (II y IV). Valores altos de evapotranspiración de referencia (ETO) tuvieron un efecto negativo significativo en el incremento diario durante todas las fases. Valores altos de humedad relativa tuvieron un efecto significativo y positivo durante las fases I, II y III, al contrario que la temperatura máxima diaria (TAM), que ejerció una influencia significativa y negativa durante esas fases. Valores elevados de temperatura media diaria (TA) tuvieron un efecto negativo significativo en las fases I y III. Las temperaturas mínimas diarias (TAm) no resultaron significativas en ninguna fase, aunque las series de datos muestran marcadas contracciones diarias durante eventos excepcionales de muy bajas temperaturas. Las diferentes variables analizadas en relación a los valores medios diarios de humedad de suelo y al contenido de agua potencialmente extraíble resultaron no significativas. Sin embargo, las variaciones diarias del contenido de agua potencialmente extraíble sí ejercieron un efecto significativo y positivo durante las fases I, III y IV. La radiación solar diaria (R) tuvo una influencia significativa y negativa solamente durante las principales fases interanuales de crecimiento (I y III), al contrario que la precipitación diaria (P), que ejerció un efecto positivo significativo en esas mismas fases. La precipitación acumulada diaria y de los 4 días anteriores (P5) resultó significativa y positiva únicamente en la fase I. La media diaria de la velocidad del viento (WS) ejerció un efecto positivo significativo durante la fase III. Durante esta fase, se detectó una correlación significativa y positiva de esta variable con RHm ($r = 0.23$, $P = 0.002$), y negativa con R ($r = -0.38$, $P < 0.001$), TAM ($r = -0.23$, $P < 0.001$), y ETO ($r = -0.25$, $P = 0.016$).

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre las variables climáticas analizadas (Tabla 2) y las variaciones diarias en el radio del tronco en cada fase intraanual de crecimiento. Correlaciones significativas en negrita. Niveles de significación: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

Variable	Fase I	Fase II	Fase III	Fase IV
	r	r	r	r
P	0.49***	0.02	0.23**	0.02
P ₁	0.04	<0.01	0.05	0.08
P5	0.18**	-0.01	0.06	0.08
SM1	-0.04	-0.02	-0.03	0.04
SM2	-0.04	<0.01	-0.02	0.03
SMT	-0.02	<0.01	-0.03	0.04
REW1	-0.06	-0.03	-0.04	0.04
REW2	<0.01	<0.01	-0.02	0.02
REW3	-0.02	<0.01	-0.03	0.03
REW4	-0.02	<0.01	-0.03	0.03
REW1P	0.26***	<0.01	0.31***	0.04
REW2P	0.35***	0.01	0.32***	0.09*
REW3P	0.33***	<0.01	0.32***	0.09*
TS	-0.03	0.03	-0.02	<-0.01
TSM	-0.04	0.02	-0.02	<-0.01
TSm	-0.02	0.04	-0.01	<-0.01
TA	-0.11*	-0.07	-0.14	<-0.01
TAM	-0.18***	-0.10*	-0.21***	-0.03
TAm	0.05	<0.01	0.01	0.03
ET ₀	-0.42***	-0.24***	-0.37***	-0.34***
R	-0.35***	-0.08	-0.38***	-0.06
RH	0.27***	0.15***	0.25***	0.08
RHM	0.04	0.16***	0.08	0.02
RHm	0.36***	0.08	0.33***	0.07
WS	-0.05	0.07	0.14*	<0.01



5. Discusión

5.1 Ciclos diarios de variaciones del radio del tronco y patrones de crecimiento intraanual

La encina presenta los típicos ciclos diarios de expansión y contracción del tronco, con valores máximos a comienzos de la mañana y mínimos al atardecer, tal y como se ha encontrado en estudios previos realizados en diferentes especies arbóreas (Downes et al., 1999; Tatarinov & Čermák, 1999; Zweifel et al., 2010). Si las condiciones ambientales son favorables, la división celular y el ensanchamiento irreversible de las células en el cambium y de la zona de diferenciación del xilema provocan incrementos netos diarios del radio del tronco (Steppe et al., 2006). Cuando se produce un aumento del estrés hídrico los troncos sufren deshidratación y experimentan contracciones diarias (Herzog et al., 1995), reduciéndose las tasas de transpiración, fotosíntesis y asimilación de carbono (Carevic et al., 2014), además de una inhibición de la actividad del cambium (Oberhuber et al., 2014). Durante eventos de precipitación significativa, se produce un incremento significativo de radio del tronco, seguido de un periodo de estabilización caracterizado por contracciones que puede durar varios días, tal y como ha sido encontrado en otras especies por Kozlowski et al. (1962) y Downes et al. (1999). La hipoxia experimentada por las raíces inmediatamente después de una fuerte precipitación limita su capacidad de absorción de agua (Tatarinov & Čermák, 1999). Por tanto, cuando finaliza la precipitación, el tronco se contrae debido a que las tasas de transpiración de la copa superan de forma notable a la absorción de agua del suelo (Tatarinov & Čermák, 1999).

A nivel intraanual, la encina presentó el patrón de crecimiento intraanual de 4 fases típico del suroeste peninsular (Martín et al., 2014). Los mayores incrementos diarios se registraron durante la fase I, periodo del año en el cual la encina dispone de abundante agua en el suelo y las temperaturas son suaves, alcanzando las máximas tasas de fotosíntesis, transpiración, conductividad hidráulica xilemática y asimilación de carbono (Corcuera et al., 2005; Carevic et al., 2010, 2014). La fase II se inicia típicamente con un periodo caracterizado por una serie de progresivas contracciones diarias durante finales de la primavera e inicios del verano, al que sigue posteriormente un periodo de estabilidad. Otros estudios también han encontrado contracciones del tronco de los árboles durante estaciones secas (Downes et al., 1999). Al aumentar el estrés hídrico se produce una deshidratación progresiva del tronco que provoca la interrupción de la actividad del cambium y una contracción gradual apreciable a nivel diario. A medida que avanza el verano, el mayor cierre estomático y la reducción de la conductividad hidráulica reducen las pérdidas de agua (Carevic et al., 2010), disminuyendo de forma notable las contracciones del tronco. El fuerte estrés hídrico del verano también provoca cavitación en el xilema (Corcuera et al., 2004; Carevic et al., 2014). Esta pérdida de conductividad hidráulica, junto con la reducción en las tasas de fotosíntesis explica por qué las precipitaciones estivales no indujeron crecimiento diametral, a pesar de que sí provocaron rápidos fenómenos de expansión (y posterior contracción) del tronco. Este comportamiento en mitad del verano es característico de las especies con una estrategia evitadora del estrés hídrico, a pesar de que la encina es considerada una especie tolerante por otros autores (Ogaya et al., 2003). La fase III comienza generalmente a finales del verano cuando se producen las primeras precipitaciones significativas y una moderación de las temperaturas. Durante esta fase, las precipitaciones causan una expansión y contracción del tronco, pero una vez que éste se estabiliza se registran crecimientos, con un progresivo incremento de los valores máximos y mínimos diarios del radio. En relación a lo anterior, Carevic et al. (2014) encontraron un incremento de fotosíntesis, conductividad hidráulica xilemática y densidad de vasos xilemáticos durante la fase III en encinas del mismo sitio de estudio. La presencia de variaciones intraanuales de densidad y/o anillos dobles en la madera de la encina indican también la presencia de este segundo periodo de crecimiento durante finales del verano y el otoño (Campelo et al., 2007). Durante la fase IV, a finales del otoño y comienzos del invierno, las tasas de incremento diario disminuyen y generalmente no se produce una variación significativa en el radio, a pesar de que en 2012 se registraron contracciones significativas debido a las bajas temperaturas y a un periodo de sequía. Por el contrario, se registraron ligeros incrementos durante esta fase durante el invierno de 2006, y en algunos árboles durante el invierno de 2007. Sin



embargo, en términos generales, el crecimiento de la encina se detiene durante el invierno, tal y como ha sido encontrado en otras regiones por Zhang & Romane (1991) y Campelo et al. (2007). Según Corcuera et al. (2005), las bajas temperaturas y el corto fotoperiodo durante el invierno reducen la fotosíntesis y la actividad del cambium de la encina.

5.2 Efecto de las variables climáticas en las variaciones diarias del radio del tronco.

La falta de respuesta de las variaciones diarias respecto a la precipitación y a la humedad del suelo durante las fases II y IV muestra que la encina se comporta como una especie con una estrategia evitadora durante periodos de fuerte estrés hídrico, tanto debido a la falta de agua en el suelo como a las bajas temperaturas. Esta afirmación es apoyada por la presencia en la encina de numerosas características anatómicas típicas de especies evitadoras del estrés hídrico (Corcuera et al., 2004). Por el contrario, la precipitación mostró un efecto significativo y positivo durante las fases de crecimiento (I y III). Este resultado señala la importancia de la disponibilidad de agua cuando el cambium se encuentra activo (Köcher et al., 2012). La humectación de la copa debido a la precipitación también tiene efectos positivos en el estado hídrico del árbol y en el incremento diario, incluso si no se produce un aumento significativo del contenido de agua en el suelo (Oberhuber et al., 2014).

Las variaciones diarias del contenido de agua extraíble relativa del suelo fueron significativas durante las fases I, III y IV, a pesar de la falta de significación de los valores medios diarios de humedad del suelo y agua extraíble relativa. Tal y como se discutió anteriormente, cuando el contenido de agua en el suelo es lo suficientemente alto como para causar hipoxia en las raíces limitando la absorción de agua (Tatarinov & Čermák, 1999), el tronco se contrae por estrés hídrico y el crecimiento se detiene. Estos resultados indican una relación no lineal entre la humedad del suelo y el crecimiento diametral en la encina. De forma similar, Zweifel et al. (2006) y Oberhuber et al. (2014) tampoco encontraron correlaciones significativas entre el contenido de agua en el suelo y el crecimiento diario del tronco de varias especies situadas en zonas secas. La evapotranspiración de referencia presentó una correlación significativa y negativa con las variaciones diarias durante todas las fases intraanuales, remarcando la importancia del efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento de la encina, incluso en los periodos más húmedos. Al contrario, en especies no sometidas a estrés hídrico una mayor transpiración puede mejorar la asimilación de carbono e inducir un mayor crecimiento diametral (Zweifel et al., 2010). El efecto positivo de la humedad relativa probablemente se encuentre relacionado con la disminución de la transpiración (Köcher et al., 2012). Este efecto no fue significativo en la fase IV, debido posiblemente a que la humedad relativa mantiene frecuentemente valores altos durante gran parte del otoño y el invierno.

Valores altos de temperaturas diarias influenciaron negativamente los incrementos diarios en las fases I, II y III. Estos resultados contrastan con un análisis dendrocronológico previo realizado en una región más fría por Nijland et al. (2011), en el cual se encontró una correlación significativa positiva entre las temperaturas de primavera y la anchura de los anillos de la encina. En nuestro sitio de estudio las temperaturas de primavera son generalmente cálidas, con escasos eventos meteorológicos de bajas temperaturas. Las altas temperaturas en estas fases incrementan la evapotranspiración y reducen la humedad del suelo, aumentando por tanto el estrés hídrico. Las temperaturas mínimas diarias no presentaron correlaciones significativas con las variaciones diarias del tronco en ninguna fase. A pesar de este resultado, el análisis visual de las series de datos mostraron la existencia de fuertes contracciones durante eventos excepcionales con temperaturas muy frías, tal y como ha sido encontrado por Coccozza et al. (2012) para el olivo en una región sometida al clima mediterráneo.

La radiación solar ejerció una influencia significativa y negativa durante las principales fases intraanuales de crecimiento (I y III). A pesar de que Corcuera et al. (2005) han encontrado procesos de fotoinhibición en la encina durante el invierno y el verano, los efectos negativos de la radiación



solar probablemente sean explicados por su efecto en el incremento de la evapotranspiración. La velocidad del viento influyó de forma significativa y positiva el incremento diario durante la fase III. Las brisas suaves pueden incrementar las tasas de fotosíntesis, a pesar de que los fuertes vientos pueden tener un impacto negativo sobre el crecimiento de las plantas (Ennos, 1997). Sin embargo, nuestro análisis de correlación muestra que la influencia positiva del viento sobre el incremento diario estuvo probablemente relacionado a su efecto sobre el microclima.

6. Conclusiones

Las variaciones diarias en el radio del tronco de la encina se encuentran estrechamente asociadas a cambios diarios en los parámetros ambientales. El crecimiento diametral se produce principalmente en dos fases intraanuales distintivas (I y III), debido a las características del clima mediterráneo. La fase I se produce durante finales del invierno-primavera, y la fase III durante finales del verano-otoño. Entre estos dos periodos de crecimiento aparecen dos fases de crecimiento muy limitado, parada o contracción del tronco, debido a la sequía estival durante finales de la primavera y el verano (fase II) o a las bajas temperaturas durante finales del otoño y el invierno (fase IV).

El efecto del clima varía significativamente en cada una de las 4 fases intraanuales, teniendo una mayor influencia durante los principales periodos de crecimiento (fases I y III), debido principalmente a su efecto sobre el estrés hídrico. La evapotranspiración de referencia afectó negativamente al incremento diario durante todas las fases, pero la precipitación solo afectó positivamente y la radiación negativamente durante las fases de crecimiento (I y III). Una mayor humedad relativa y las altas temperaturas afectaron de forma positiva y negativa respectivamente durante todo el año excepto en la fase con los meses más fríos (fase IV). Las variaciones diarias en el contenido de agua extraíble relativa afectaron positivamente excepto durante finales de la primavera y verano (fase II). La velocidad del viento tuvo un efecto positivo solamente durante la fase III.

7. Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por la Consejería de Innovación, Ciencia y Empresa de la Junta de Andalucía [C03-192], y por el Ministerio de Educación y Ciencia - Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria [SUM2006-00026-00-00]. Agradecemos a Rocío Macías, Enrique Andivia y Felipe Carevic su ayuda en el trabajo de campo.

8. Bibliografía

- ALLEN, R.G.; PEREIRA, L.S.; RAES, D.; SMITH, M. 1998. Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements, FAO Irrigation and Drainage Paper 56. FAO. Roma.
- CAMPELO, F.; GUTIÉRREZ, E.; RIBAS, M.; NABAIS, C.; FREITAS, H. 2007. Relationships between climate and double rings in *Quercus ilex* from northeast Spain. *Can. J. For. Res.* 37, 1915–1923.
- CAREVIC, F.S.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; TAPIAS, R.; CORRAL, E.; DOMINGO, J. 2010. Plant water relations and edapho-climatic conditions affecting acorn production in a holm oak (*Quercus ilex* L. ssp. *ballota*) open woodland. *Agrofor. Syst.* 78, 299–308.
- CAREVIC, F.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J. 2014. Xylem cavitation affects the recovery of plant water status and consequently acorn production in a holm oak open woodland. *Acta. Physiol. Plant.* 36, 3283–3290.
- COBOS, D.R. 2010. Calibrating ECH2O soil moisture sensors. <http://www.decagon.com/assets/Uploads/13393-04-calibratingECH2OsoilMoistureProbes.pdf> (26/10/2012).
- COCOZZA, C.; GIOVANNELLI, A.; LASSERRE, B.; CANTINI, C.; LOMBARDI, F.; TOGNETTI, R. 2012. A novel mathematical procedure to interpret the stem radius variation in olive trees. *Agric. For. Meteorol.* 161, 80-93.

- CORCUERA, L.; CAMARERO, J.J.; GIL-PELEGRÍN, E. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18, 83–92.
- CORCUERA, L.; MORALES, F.; ABADÍA, A.; GIL-PELEGRÍN, E., 2005. Seasonal changes in photosynthesis and photoprotection in a *Quercus ilex* subsp. *ballota* woodland located in its upper altitudinal extreme in the Iberian Peninsula. *Tree Physiol.* 25, 599–608.
- DESLAURIERS, A.; ROSSI, S.; TURCOTTE, A.; MORIN, H.; KRAUSE, C. 2011. A three-step procedure in SAS to analyze the time series from automatic dendrometers. *Dendrochronologia* 29, 151–161.
- DOWNES, G.; BEADLE, C.; WORLEDGE, D. 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees* 14, 102–111.
- ENNOS, A.R. 1997. Wind as an ecological factor. *Trends Ecol. Evol.* 12, 108–111.
- FERNÁNDEZ, J.E.; CUEVAS, M.V. 2010. Irrigation scheduling from stem diameter variations: a review. *Agric. For. Meteorol.* 150, 135–151.
- GRANIER, A., 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3, 309–320.
- HERZOG, K.M.; HÄSLER, R.; THUM, R. 1995. Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees* 10, 94–101.
- KÖCHER, P., HORNA, V., LEUSCHNER, C. 2012. Environmental control of daily stem growth patterns in five temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiol.* 32, 1021–1032.
- KOZŁOWSKI, T.T., WINGET, C.H., TORRIE, J.H. 1962. Daily radial growth of oak in relation to maximum and minimum temperature. *Bot. Gaz.* 124, 9–17.
- MARTÍN, D.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R. 2014. Effect of ecological factors on intra-annual stem girth increment of holm oak. *Trees* 28, 1367–1381.
- NIJLAND, W.; JANSMA, E.; ADDINK, E.A.; DOMÍNGUEZ-DELMÁS, M.; DE JONG, S.M. 2011. Relating ring width of Mediterranean evergreen species to seasonal and annual variations of precipitation and temperature. *Biogeosciences* 8, 1141–1152.
- OBERHUBER, W.; GRUBER, A.; KOFLER, W.; SWIDRAK, I. 2014. Radial stem growth in response to microclimate and soil moisture in a drought-prone mixed coniferous forest at an inner Alpine site. *Eur. J. For. Res.* 133, 467–479.
- OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MANGIRÓN, M. 2003. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecol. Manage.* 180, 175–184.
- STEPPE, K.; DE PAUW, D.J.W.; LEMEURE, R.; VANROLLEGHEM, P.A. 2006. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiol.* 26, 257–273.
- TARDIF, J.; FLANNIGAN, M.; BERGERON, Y. 2001. An analysis of the daily radial activity of 7 boreal tree species, northwestern Quebec. *Environ. Monit. Assess.* 67, 141–160.
- TATARINOV, F.; ČERMÁK, J. 1999. Daily and seasonal variation of stem radius in oak. *Ann. For. Sci.* 56, 579–590.
- WANG, Z.; YANG, B.; DESLAURIERS, A.; BRÄUNING, A. 2015. Intra-annual stem radial increment response of Qilian juniper to temperature and precipitation along an altitudinal gradient in northwestern China. *Trees* 29, 25–34.
- ZHANG, S.H., ROMANE, F. 1991. Variations de la croissance radiale de *Quercus ilex* L. en fonction du climat. *Ann. For. Sci.* 48, 225–234.

ZWEIFEL, R.; ZIMMERMANN, L.; ZEUGIN, F.; NEWBERY, D.M. 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J. Exp. Bot.* 57, 1445–1459.

ZWEIFEL, R.; EUGSTER, W.; ETZOLD, S.; DOBBERTIN, M.; BUCHMANN, N.; HÄSLER, R. 2010. Link between continuous stem radius changes and net ecosystem productivity of a subalpine Norway spruce forest in the Swiss Alps. *New Phytol.* 187, 819–830.