



9CFE-1929

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: 978-84-941695-7-1

Organiza





Estudio de la relación entre desfronde y crecimiento diametral de la encina a escala intra-anual en la provincia de Huelva

MARTÍN PÉREZ, D. (1), ALEJANO MONGE, R. (1) y VÁZQUEZ PIQUÉ, F.J. (1)

(1) Departamento de Ciencias Agroforestales. Universidad de Huelva.

Resumen

En este estudio se ha modelizado el crecimiento diametral intra-anual de la encina a escala trimestral durante los años 2006-2011, en dos parcelas experimentales situadas en dehesas de la provincia de Huelva, y se ha evaluado el efecto que tiene el desfronde sobre el crecimiento. El crecimiento diametral fue medido mediante dendrómetros de banda de lectura manual, y el desfronde fue recogido en contenedores situados bajo la copa de los árboles muestreados. Los resultados indican que no existe una correlación significativa entre el crecimiento y el desfronde en cada trimestre. El desfronde como mecanismo biológico tiene un papel fundamental en el proceso de renovación de la copa de la encina durante la primavera, el principal periodo de crecimiento intra-anual, sustituyéndose las hojas viejas y poco funcionales por otras nuevas con una mayor capacidad fotosintética y mejor eficiencia en el uso del agua, pero sin tener un efecto significativo en el crecimiento diametral. No obstante, el desfronde producido en el trimestre del otoño anterior sí tuvo un efecto negativo significativo en el crecimiento diametral de la siguiente primavera ($p = 0,0205$; estimador = $-0,0407$), indicando que los árboles que pierden una mayor cantidad de hojas en otoño presentan menores crecimientos en primavera.

Palabras clave

Quercus ilex ssp. *ballota*, dendrómetros, asignación de recursos, fenología.

1. Introducción

El análisis de los diferentes procesos del ciclo de la vida de los árboles es una cuestión de gran interés para las Ciencias Forestales, no solo debido a la necesidad de mejorar su conocimiento como especies, sino también por su importancia para poder definir modelos de gestión de los montes basados en criterios técnicos y científicos, que permitan compatibilizar el aprovechamiento multifuncional de los recursos forestales con su sostenibilidad y permanencia a largo plazo.

El crecimiento diametral de los árboles ha sido tradicionalmente un parámetro fundamental en el estudio de los bosques debido a su relevancia en la estimación de la productividad de madera (FERRETTI et al. 2021). Pero además el crecimiento diametral es un indicador del crecimiento en conjunto de todo el árbol y de su vitalidad (NISHIMUA et al. 2007), y muestra la reacción de los bosques frente a cambios en las condiciones del suelo y el clima (COOK & KAIRIUKSTIS 1990). El



crecimiento diametral también es importante por su influencia en otros procesos fenológicos y en la distribución endógena de recursos (MUND et al. 2010), y su estudio permite también determinar el efecto de la aplicación de distintas prácticas de gestión forestal (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al. 2011).

Con el término desfronde se denomina al fenómeno por el cual se produce la caída natural de biomasa procedente de la parte aérea de árboles, arbustos y matorrales: hojas, frutos, ramillos, corteza, etc., de forma periódica, y que contiene una gran parte de los nutrientes extraídos del suelo por el vegetal (SECF 2023). En especies mediterráneas y de otras zonas áridas, el desfronde es considerado como una adaptación de las plantas frente al estrés hídrico mediante la reducción de la superficie de transpiración (DEL ARCO et al. 1991, MARTÍN et al. 1996), aunque también puede jugar un papel importante en la retranslocación y el reciclaje de los recursos contenidos en las hojas (OLIVEIRA et al. 1996, ANDIVIA et al. 2010). Además, el desfronde tiene un papel clave en el ciclo de nutrientes de los ecosistemas forestales, protege al suelo de la erosión, heladas y cambios bruscos de humedad y temperatura, y mejora la infiltración de agua (ROIG et al. 2005).

A pesar de su importancia, el crecimiento diametral ocupa una baja posición en la jerarquía interna de distribución de recursos dentro del árbol (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al. 2011). Por consiguiente, la asignación de nutrientes para la renovación de las hojas perdidas durante los periodos de máximo desfronde podría detraer recursos para el crecimiento diametral. Por otra parte, una reducción de la capacidad fotosintética del árbol debida a la disminución de la cantidad de hojas de la copa podría reflejarse también en una reducción del crecimiento.

2. Objetivos

En estudios anteriores realizados en las mismas localizaciones donde se ha desarrollado el presente análisis (MARTÍN et al. 2014, 2015a, 2015b,) los resultados indican que el crecimiento diametral de la encina se encuentra fuertemente influenciado por el clima, especialmente por aquellas variables relacionadas con la disponibilidad de agua, que junto con las bajas temperaturas invernales, condicionan los patrones intra-anales de crecimiento. Además, estos estudios indican también que otras variables como el diámetro de los árboles, la competencia entre individuos, tratamientos selvícolas como las podas, e incluso las diferencias en la producción de bellota, explican parte de la variabilidad del crecimiento observada entre individuos. No obstante, la asignación de nutrientes para la renovación de las hojas perdidas durante los periodos de máximo desfronde y/o la reducción de la capacidad fotosintética del árbol debida a la disminución de la cantidad de hojas, podrían afectar también al crecimiento. Por ello, el objetivo de este estudio es evaluar la influencia que el desfronde puede tener en el crecimiento diametral de la encina, a nivel de árbol individual y escala temporal intra-anual.

3. Metodología

3.1. Sitio de estudio y parcelas experimentales

El presente estudio se ha desarrollado en la provincia de Huelva, suroeste de España, donde se han establecido dos parcelas experimentales (Tabla 1). La parcela de Huerto Ramírez (HR) se encuentra localizada en una dehesa de encina dedicada al ganado ovino y de cerdo ibérico en el término municipal de Villanueva de los Castillejos, y sus suelos pueden clasificarse en dos grupos: suelos diferenciados, en los que aparecen alisoles, acrisoles y lxisoles; y suelos poco diferenciados, en los que aparecen regosoles y cambisoles (IUSS WORKING GROUP WRB 2007). El estrato arbustivo es escaso, representado principalmente por *Cistus ladanifer* y *Cistus crispus*, y el herbáceo muy abundante, formado principalmente por gramíneas. La parcela de San Bartolomé (SB) está localizada en una dehesa de encina en el término municipal de San Bartolomé de la Torre, y los suelos existentes son de dos tipos (IUSS WORKING GROUP WRB 2007): regosoles endolépticos (epiesqueléticos), de alta pedregosidad, escaso contenido en finos, contenido medio de materia orgánica en superficie y baja capacidad de retención de agua; y luvisoles endolépticos (dístricos), con mayor contenido en finos, materia orgánica y nutrientes, mejor capacidad de retención de agua y mayor profundidad, situados en zonas de vaguada o deposición. El principal uso de la finca es el ganado de lidia. El repetido desbroce y arado del suelo ha producido la práctica ausencia de matorral, salvo algunos ejemplares de *Chamaerops humilis*, *Asparagus acutifolius* y *Daphne gnidium* en los lindes de la parcela o situados a pie de árbol. Debido a estos tratamientos, el estrato herbáceo es muy abundante, estando compuesto principalmente por gramíneas, y en menor medida, por leguminosas y compuestas. Los árboles de las parcelas no fueron sometidos a tratamientos de podas durante el periodo de estudio.

Tabla 1. Características generales y dasométricas de las parcelas de estudio (UTM: coordenadas UTM zona 29; S: superficie; D: densidad; Dm: Diámetro medio; Hm: Altura media; SD: desviación estándar).

Parcela	UTM	S (ha)	Características de la masa		
D (pies/ha)	Dm SD (cm)		Hm SD (m)		
HR	X:644288 Y:4161376	2,94	73,0	30,02 7,68	6,58 1,58
SB	X:669638 Y:4145966	2,70	36,0	35,40 7,23	6,54 1,08

El clima de estas parcelas es mediterráneo genuino IV₄ (ALLUÉ 1990) con una alta variabilidad de temperaturas y de precipitaciones a nivel intra-anual e inter-anual, aunque bajo la influencia de condiciones oceánicas que suavizan los contrastes de temperatura (Figura 1).

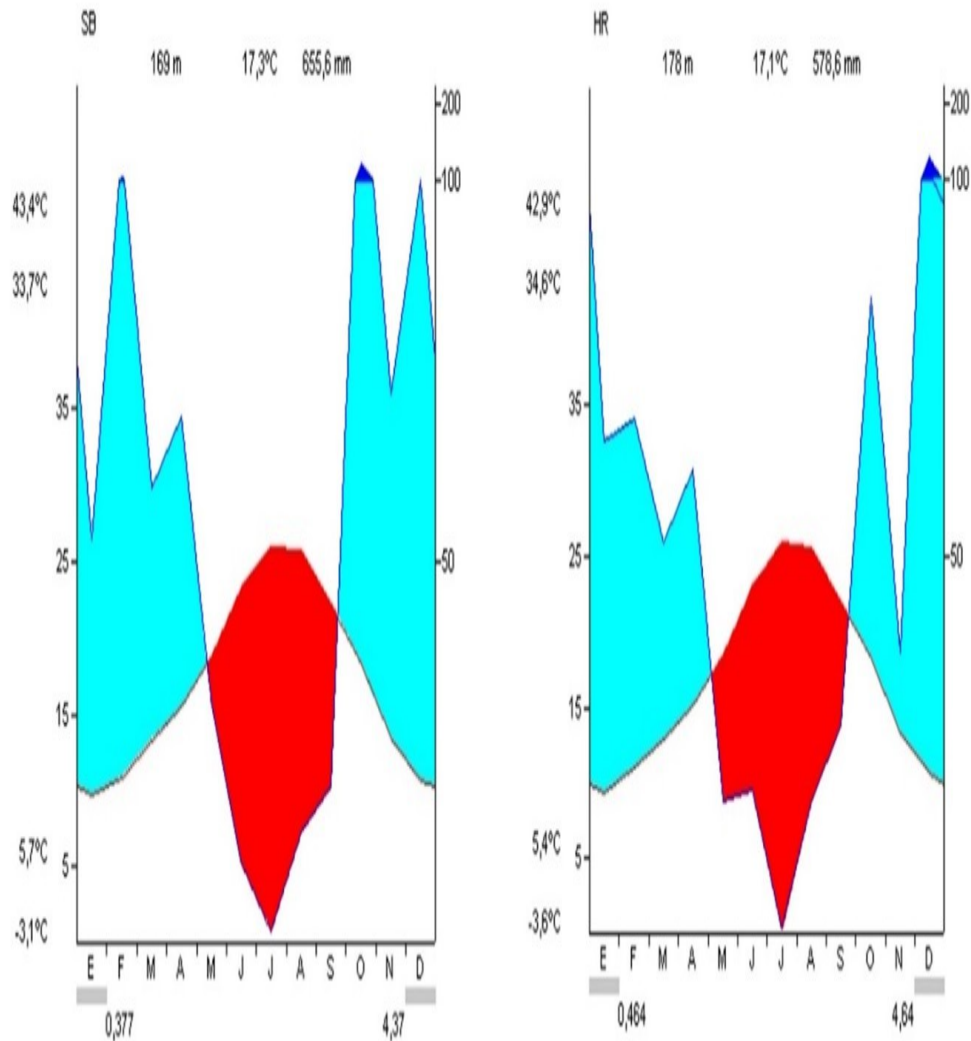


Figura. 1. Climodiagramas de Walter-Lieth de las parcelas experimentales correspondientes al periodo de estudio. Parcela SB izquierda, parcela HR derecha.

Las variaciones de temperatura en las parcelas experimentales en los años en los que se desarrolló el estudio (2006-2011) no fueron tan notables como las de precipitaciones, pero sí se observó una alta variabilidad de las temperaturas de invierno y verano entre los diferentes años (Tabla 2).

Tabla 2. Valores climáticos de las parcelas durante los años de estudio. P: Precipitación anual (mm); Pmn: Precipitación de marzo a noviembre (mm); TM: Media de las temperaturas máximas diarias del mes más cálido (°C); Tm: Media de las temperaturas mínimas diarias del mes más frío. (°C); T: Temperatura media anual (°C).

SB						HR				
Año	P	Pmn	TM	Tm	T	P	Pmn	TM	Tm	T
2006	850	684	34,4	4,5	17,4	713	592	35,6	4,2	17,4
2007	473	341	33,8	4,9	17,0	421	318	33,9	2,8	16,1
2008	584	424	32,7	5,7	17,0	458	315	33,4	5,5	16,8
2009	538	150	34,1	5,7	17,9	502	108	35,0	5,7	18,0
2010	1019	362	34,9	6,7	17,5	799	252	36,3	7,1	17,6
2011	618	516	32,8	5,0	17,7	651	540	33,2	6,0	17,4

3.2. Medición del crecimiento diametral

Para la medición del crecimiento diametral se instalaron un total de 31 dendrómetros de banda de aluminio de lectura manual y fabricación propia, colocados a una altura aproximada de 1,30 m, evitando deformaciones del tronco y a una distancia suficiente por debajo de la bifurcación de la cruz para evitar este efecto. La selección de árboles para su instalación se realizó en cada parcela mediante un muestreo aleatorio estratificado por clase diamétrica (18 en HR y 13 en SB). Estos dispositivos fueron medidos mensualmente con un calibre digital de 0,01 mm de precisión, entre los años 2006 y 2011. Con las mediciones mensuales se calculó el crecimiento medio diario trimestral (enero-marzo, abril-junio, julio-septiembre, octubre-diciembre) en circunferencia. La determinación del crecimiento por trimestres se realizó para sincronizar estos datos con los de recogida de desfronde. Además, el cálculo del crecimiento medio diario trimestral a partir de mediciones mensuales permite detectar con mayor precisión los errores de medición y reducir la pérdida de datos en trimestres completos, debido a que si un dato erróneo es detectado y eliminado de la serie, puede ser sustituido por el siguiente sin que se produzca una desviación significativa en el crecimiento medio trimestral.

3.3. Estimación del desfronde

El desfronde de cada uno de los árboles en los cuales se midió el crecimiento fue determinado mediante el método de los contenedores (CARITAT et al. 2006, ANDIVIA et al. 2010). Bajo la copa de cada árbol, a nivel del suelo, se instalaron 4 contenedores circulares de goma de 45 cm de diámetro en su parte superior, situados en la dirección de cada uno de los puntos cardinales (N, S, E, O), a una distancia de $\frac{3}{4}$ del radio de copa medida desde el tronco del árbol.

La recogida del desfronde se realizó mensual o trimestralmente, dependiendo del año y la parcela, aunque todos los datos mensuales se agregaron trimestralmente



antes de su análisis estadístico. Cada una de las muestras recogidas se secaron en estufa a 65°C durante dos días, procediendo posteriormente al separado de las distintas fracciones, tomándose para el presente estudio las hojas y los ramillos. Estas dos fracciones fueron pesadas, y se estimó el desfronde para cada árbol en g/m² de proyección ortogonal de copa.

3.4. Análisis de datos

El análisis estadístico se realizó mediante un modelo lineal mixto, de estructura inicial:

$$y_{ijlm} = \mu + b_{i(j)} + \alpha_j + \gamma_l + \tau_m + (\alpha|\gamma|\tau)_{jlm} + e_{ijlm}$$

Donde, y_{ijlm} : Crecimiento medio diario en circunferencia del árbol i en la parcela j del trimestre l del año m (mm día⁻¹), μ : media general, $b_{i(j)}$: efecto aleatorio árbol (dentro de cada parcela) con $i = 1, 2, \dots, 18$ y $j = 1, 2$ bajo la hipótesis $b_{i(j)} \sim N(0, \mathbf{G})$; α_j : efecto fijo parcela con $j = 1, 2$; γ_l : efecto fijo trimestre con $l = 1, 2, 3, 4$; τ_m : efecto fijo año con $m = 2006, 2007, \dots, 2011$; $(\alpha|\gamma|\tau)_{jlm}$: todas las posibles interacciones dobles y triples entre efectos fijos; e_{ijlm} : error residual bajo la hipótesis de distribución normal $\sim N(0, \mathbf{R})$. La hipótesis inicial de independencia de las observaciones no se ha asumido debido a que la estructura de los datos de crecimiento puede presentar autocorrelación espacial entre individuos de una parcela y correlación temporal por la probabilidad de que las observaciones realizadas entre fechas próximas tengan valores de crecimiento semejantes.

En forma matricial la expresión del modelo es: $\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$, donde $\mathbf{y}$ es el vector de observaciones, $\mathbf{X}$ es la matriz de diseño de efectos fijos, $\boldsymbol{\beta}$ es el vector de parámetros (o efectos fijos), $\mathbf{Z}$ es la matriz de diseño para los efectos aleatorios, $\mathbf{u}$ es el vector de efectos aleatorios que se asume distribuido con $N(0, \mathbf{G})$, y $\mathbf{e}$ es el vector de error residual distribuido con $N(0, \mathbf{R})$. La matriz de varianza-covarianza del modelo puede expresarse como:

$$\mathbf{V} = \text{var}(\mathbf{y}) = \text{var}(\mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}) = \mathbf{Z}\text{var}(\mathbf{u})\mathbf{Z}' + \text{var}(\mathbf{e}) = \mathbf{Z}\mathbf{G}\mathbf{Z}' + \mathbf{R}.$$

Para la selección de la mejor estructura del modelo se han seguido los siguientes pasos:

1.- Ajuste del modelo con efecto aleatorio a nivel árbol y selección de la mejor estructura de la matriz de varianzas-covarianzas entre observaciones de un árbol, incluyendo hipótesis de no independencia entre observaciones tomadas en un individuo y varianzas heterogéneas entre años. Se han considerado matrices de tipo componentes de varianza, autorregresiva de orden 1, autorregresiva heterogénea, Toeplitz de hasta 4 bandas, Toeplitz heterogénea de hasta 4 bandas, no estructurada de hasta 4 bandas, Huynh-Feldt, simétrica compuesta, simétrica compuesta heterogénea, covarianzas dependientes y factor analítico de primer orden (LITTELL et al. 2006). Los componentes de la varianza para cada una de las



estructuras de la matriz de varianzas-covarianzas se han estimado por máxima verosimilitud restringida o residual (REML) (PATTERSON & THOMPSON 1971). Para seleccionar la mejor estructura del modelo se han comparado los valores del estadístico AIC (Criterio de información de Akaike) (AKAIKE 1974), indicando menores valores un mejor ajuste.

2.- Análisis de la significación del efecto aleatorio a nivel árbol. Se realizó teniendo en cuenta que la diferencia entre los valores de $-2 \times$ el logaritmo de la máxima verosimilitud ($-2LL$) de los modelos que incluyen y excluyen el árbol como efecto aleatorio sigue una distribución χ^2 con 1 grado de libertad. Un valor α de 0,05 fue definido como indicador de una mejora en la estructura del modelo.

3.- Análisis de la covarianza espacial en caso de que el efecto aleatorio árbol sea significativo. La función de covarianza espacial introducida fue de tipo potencial:

$$\text{cov}(b_{ij}, b_{i'j'}) = \sigma_b^2 \rho^{d_{ii'}}$$

donde: $d_{ii'}$ es la distancia entre los árboles i e i' en la parcela j ; σ^2 es el componente de la varianza a nivel árbol; y ρ es un parámetro de cálculo que cumple la condición $|\rho| < 1$. La covarianza entre árboles de diferentes parcelas se consideró nula.

4.- Estimación del vector de efectos fijos y evaluación del nivel de significación de los efectos fijos. Una vez definida la mejor estructura del modelo se determinaron los parámetros de los efectos fijos mediante mínimos cuadrados generalizados (SEARLE 1971). Se determinó además la significación de cada efecto mediante un test F, manteniéndose solo los efectos e interacciones significativas en el modelo final ($\alpha = 0,05$). Las diferencias significativas entre distintos niveles fueron determinadas mediante un test Scheffé.

5.- Análisis del efecto del desfronde (hojas, ramillos y suma de ambos) sobre el crecimiento. El desfronde fue introducido en el modelo como covariable de forma lineal, determinándose la significación de cada covariable por separado mediante un test F. Además de los valores de desfronde de cada trimestre actual, se introdujeron los valores de hasta tres trimestres anteriores, para evaluar los posibles efectos diferidos del desfronde sobre el crecimiento de los periodos siguientes. Para analizar la significación de las covariables, los componentes de la varianza fueron estimados por máxima verosimilitud (ML).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante SAS/ETS (ver 9.2).

4. Resultados

4.1. Patrón de crecimiento trimestral



La mejor estructura de varianza-covarianza determinada para la matriz R fue de tipo no estructurada de 3 bandas, indicando la existencia de heterocedasticidad en el conjunto de datos de crecimiento y correlación temporal entre dos trimestres consecutivos (Tabla 3).

*Tabla 3. Valores de los estadísticos de ajuste de las estructuras experimentadas de varianzas-covarianzas. -2LL: -2 veces el logaritmo de la máxima verosimilitud; AIC: Criterio de información de Akaike. Estructuras ordenadas de menor a mayor AIC. * indica la estructura seleccionada.*

Estructura	-2LL	AIC
------------	------	-----

Todos los efectos fijos estudiados y sus interacciones resultaron significativos ($p < 0,01$) (Tabla 4).

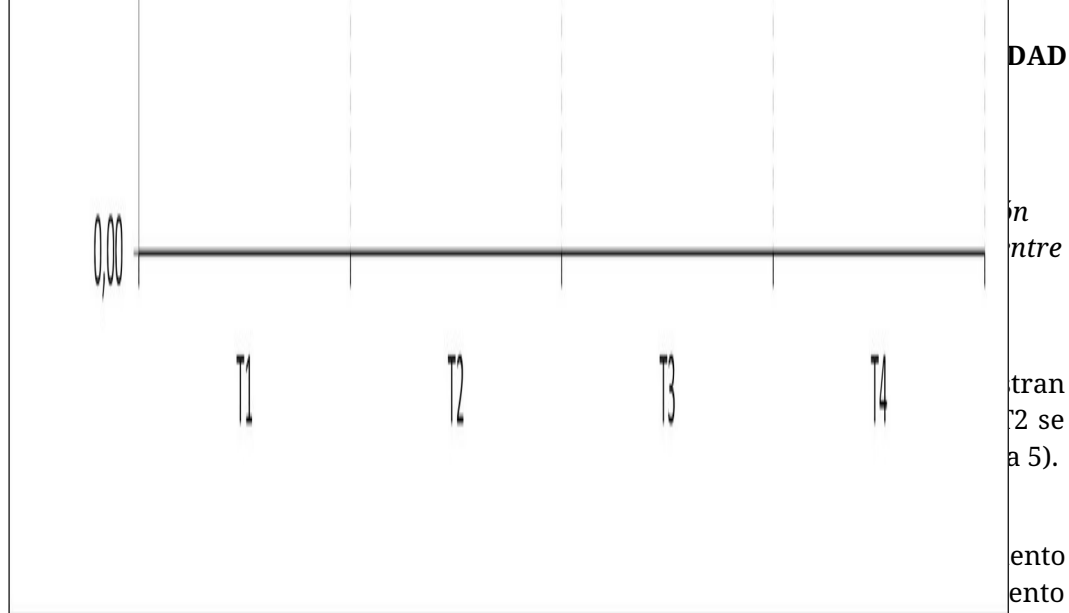
Tabla 4. Significación de los efectos fijos del modelo. F: Valor del estadístico F.

Efecto	F	Pr >	F
--------	---	------	---

El efecto aleatorio árbol también resultó altamente significativo ($p < 0,0001$), por lo que se mantuvo en el modelo. Sin embargo, la introducción del parámetro de covarianza espacial, aunque supuso una leve reducción del -2LL de 0,3 unidades, provocó un empeoramiento del AIC, que aumentó hasta 5746 unidades, por lo que fue eliminado del modelo.

Los resultados indican que el crecimiento diametral medio diario de la encina a nivel trimestral muestra una marcada estacionalidad, registrándose los mayores crecimientos en el segundo trimestre (en adelante, T2), que coincide con los meses primavera, y los menores crecimientos en el tercer trimestre (en adelante, T3), que coincide con el verano. En los trimestres primero y cuarto (en adelante, T1 y T4) también se registraron crecimientos (Figura 2).



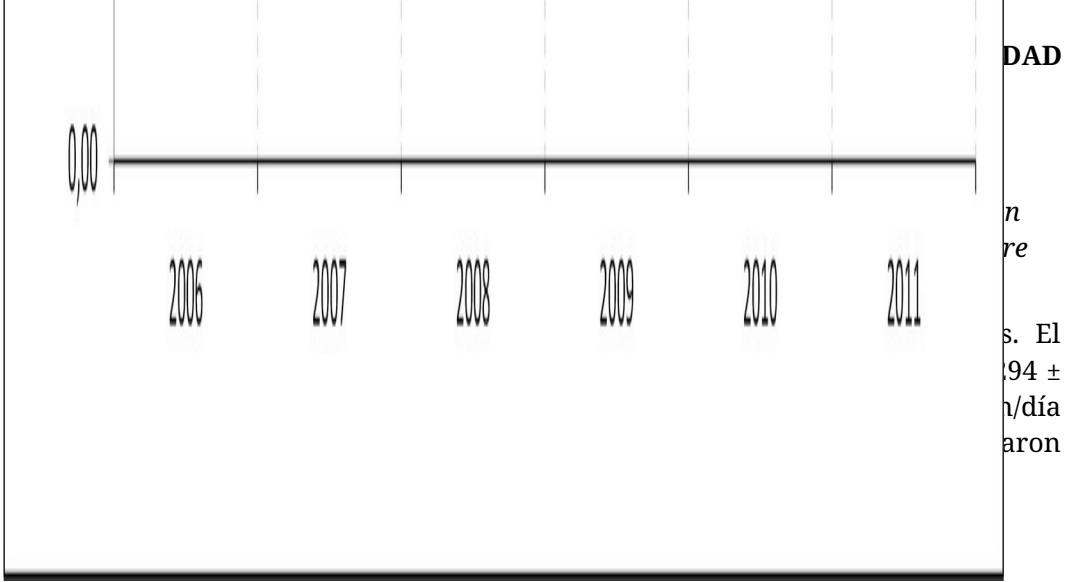


alcanzó una media de 0,0351 mm /día, en contraste con el año 2009, donde el crecimiento registró una media de 0,0078 mm/día (Figura 3).

Tabla 5. Valores de correlación de Pearson r del crecimiento medio diario entre distintos trimestres.

T1	T2	T3	T4
T1		1	
T2	0,37		1
T3	-0,28	0,04	1
T4	-0,02	0,01	1







02

2006/T1
2006/T2
2006/T3
2006/T4
2007/T1
2007/T2
2007/T3
2007/T4
2008/T1
2008/T2
2008/T3
2008/T4
2009/T1
2009/T2
2009/T3
2009/T4
2010/T1
2010/T2
2010/T3
2010/T4
2011/T1
2011/T2
2011/T3
2011/T4

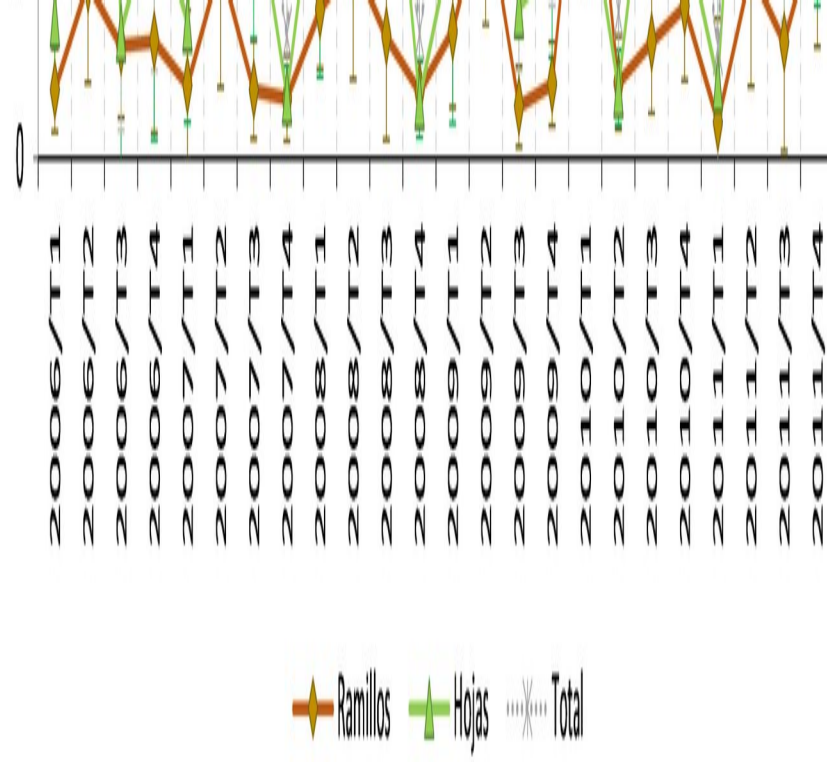
- HR + SB

DAD

n
re

ores
en el
unte
n la
dose
esta
s en
én se
n la
ante

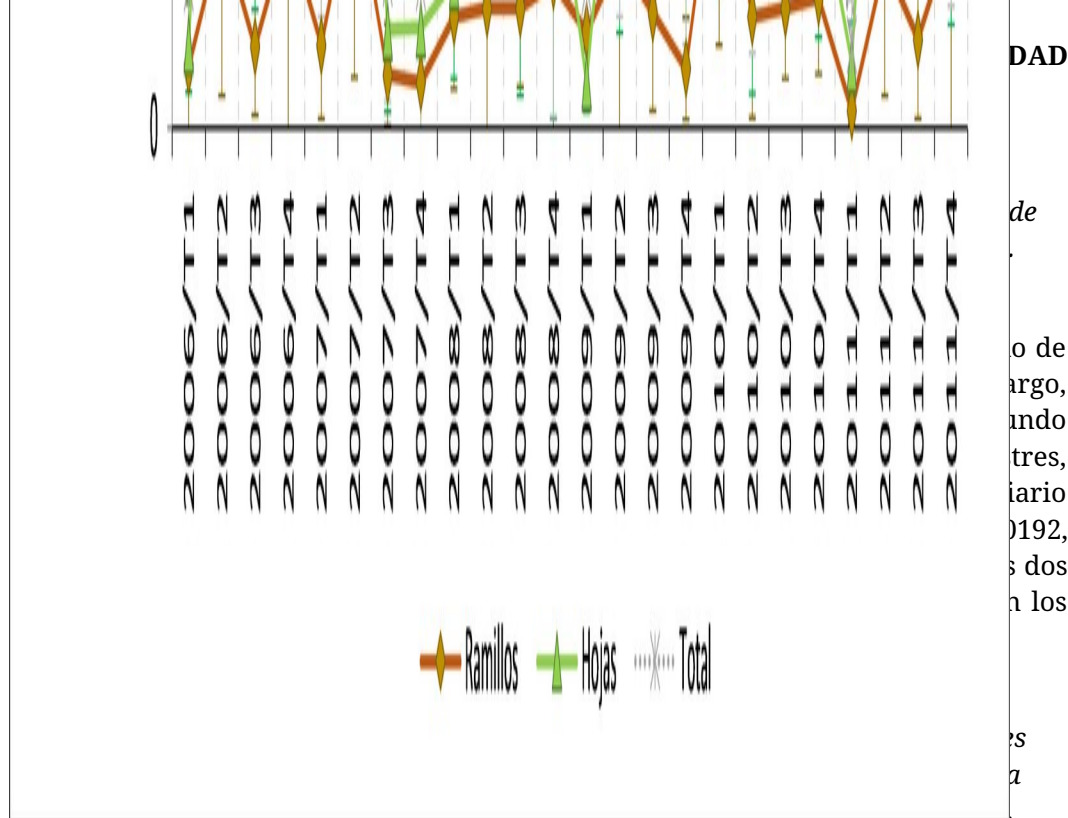




DAD

de
.





Trimestre	Hojas	Total
T1	-0,1713	-0,3659
T2	1,9217	1,6800
T3	-4,2127	-4,0208
T4	-2,2755	-1,8923

5. Discusión

5.1. Patrón de crecimiento trimestral

Los resultados del modelo de crecimiento muestran la marcada variabilidad intra-anual en el crecimiento diametral de la encina, observándose un fuerte crecimiento en el T2, que coincide con los meses de primavera, y una marcada parada estival en el T3, con crecimientos reducidos e incluso contracciones. Estos resultados son consistentes con los obtenidos en estudios anteriores del crecimiento diametral realizados con dendrómetros de banda en la misma zona, que también incluyen a las dos parcelas del presente estudio, pero en los que se ha modelizado el crecimiento a nivel mensual (MARTÍN et al. 2014, 2015a). En ellos, se ha encontrado que la encina presenta un patrón de crecimiento intra-anual bimodal, con dos fases de crecimiento (primavera y otoño), y dos periodos de parada y/o contracción (verano e invierno), al igual que ha sido indicado por otros autores (CAMPELO et al. 2007, GUTIÉRREZ et al. 2011). En los análisis realizados en este sitio de estudio se ha observado que el crecimiento diametral de la encina se encuentra fuertemente influenciado por las variables climáticas, que determinan el inicio y la duración de los periodos intra-anales de crecimiento, especialmente aquellas relacionadas con la disponibilidad de agua, al igual que se ha observado en otros estudios de crecimiento para esta especie en distintas zonas de clima mediterráneo (CORCUERA et al. 2004, GEA-IZQUIERDO et al. 2009).



No obstante, en comparación con los estudios realizados con una resolución mensual, la modelización del crecimiento a nivel trimestral no muestra de forma adecuada los dos periodos de crecimiento diametral en primavera y otoño, y los dos periodos de parada y/o contracción de verano e invierno, debido a que su inicio y duración presentan una fuerte variabilidad interanual, pudiendo el crecimiento primaveral comenzar desde el mes de febrero, incluso excepcionalmente desde enero (MARTIN et al. 2014), por lo que en el T1 no solo se registra la parada o crecimientos reducidos propios del invierno, sino que también están incluidos los primeros crecimientos primaverales. Este hecho explica que se observe una fuerte correlación entre el T1 y el T2, al no poderse definir y separar adecuadamente entre ellos en escala trimestral los periodos de parada invernal y crecimiento primaveral.

Sin embargo, debido a que el objetivo del presente estudio no es la modelización del crecimiento diametral a nivel intra-anual, sino determinar la influencia del desfronde sobre el crecimiento, la resolución temporal del estudio se encuentra condicionada a la estacionalidad de los distintos periodos de producción de desfronde, que coinciden con los trimestres determinados para el modelo de crecimiento (ANDIVIA et al. 2013).

5.2. Efecto del desfronde en el crecimiento

Los resultados obtenidos al introducir los valores de desfronde en el modelo de crecimiento indican que a nivel general el desfronde no tiene una marcada influencia sobre el crecimiento diametral de la encina. Todos los análisis realizados introduciendo los valores de desfronde del trimestre actual resultaron no significativos. Sin embargo, los valores de desfronde de la fracción hojas y el total de desfronde, medidos en el segundo trimestre anterior, sí tuvieron un efecto significativo negativo en el crecimiento del trimestre actual. La introducción de estas dos covariables provocaron una reducción de la varianza del T2 de 1,92% para las hojas, y de 1,68% para el desfronde total, indicando que una parte de las diferencias de crecimiento entre árboles durante este trimestre son explicadas por el desfronde. El T2, de primavera (abril, mayo y junio), es el trimestre donde se producen los mayores crecimientos y existe una mayor variabilidad en el mismo. En este trimestre, el desfronde medido en el segundo trimestre anterior se produce en el T4, en otoño (octubre, noviembre y diciembre), periodo donde es frecuente un segundo pico estacional (ANDIVIA et al. 2013). No obstante, al igual que sucede con el crecimiento, el inicio y duración de los periodos intra-anales de desfronde en esta zona de estudio se encuentran fuertemente influenciados por las variables climáticas, lo que implica que el segundo pico estacional presente una marcada variabilidad inter-anual (ANDIVIA et al. 2013), un fenómeno también señalado en otros estudios en encina de otras regiones bajo clima mediterráneo (BUSSOTTI et al. 2003, BOU et al. 2015)

Se ha sugerido que el desfronde en los árboles tiene un papel fundamental en dos



estrategias ecológicas, distintas pero compatibles, como respuesta frente a las condiciones limitantes del medio donde se desarrollan, especialmente en zonas de suelos con baja disponibilidad de nutrientes y que sufren además un periodo importante de sequía estival, lo que es típico de ecosistemas en regiones de clima mediterráneo. Por una parte, la retranslocación y el posterior reciclaje de los nutrientes de las hojas senescentes antes de su caída, constituye una de las estrategias de los árboles para hacer frente a la baja disponibilidad de nutrientes del suelo (ESCUDERO et al. 1992, FIFE et al. 2008). Una vez recuperados los nutrientes, las hojas viejas y poco funcionales caen con el desfronde y son sustituidas por hojas nuevas, con mayor capacidad fotosintética y mejor eficiencia en el uso del agua (MEDIIVILLA y ESCUDERO 2003). En consecuencia, sería lógico que una retranslocación de nutrientes durante el desfronde de los trimestres anteriores, o incluso en el trimestre presente, podría tener un efecto positivo en el crecimiento diametral, especialmente en primavera, al producirse una mayor disponibilidad de recursos para el árbol y darse las condiciones de temperatura y humedad en el suelo favorables para el crecimiento. Sin embargo, los resultados del modelo indican lo contrario a esta hipótesis, señalando que el desfronde producido en el T4 tiene un efecto significativo y negativo sobre el crecimiento diametral durante el siguiente T2 en primavera. Además, se ha sugerido que el crecimiento diametral tiene una baja posición en la jerarquía de asignación de recursos dentro del árbol (HOFF et al. 2002, RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al. 2011). Por lo tanto, es probable que los recursos obtenidos de la retranslocación de nutrientes de las hojas sean utilizados por la encina para la propia renovación de la copa mediante la producción de nuevas hojas, fenómeno que se produce de forma significativa en primavera (MEDIIVILLA Y ESCUDERO 2003), no siendo influenciado el crecimiento diametral por este aumento de la disponibilidad de nutrientes.

Por otra parte, también se ha sugerido que en especies mediterráneas, el desfronde, especialmente el producido en primavera, tiene un papel fundamental en la regulación del nivel de transpiración de la planta para soportar la sequía estival típica del clima mediterráneo, mediante la reducción del área foliar de la copa (ESCUDERO Y DEL ARCO 1987, MARTIN et al. 1996). Sin embargo, los resultados del modelo no indican que este fenómeno pueda tener un efecto sobre el crecimiento. Durante el verano, la encina, al igual que otras especies mediterráneas, entra en un letargo estival (CHERUBINI et al. 2003), donde los crecimientos son muy reducidos para todos los árboles, registrándose en los meses más secos paradas en el crecimiento e incluso contracciones del tronco debido al estrés hídrico (MARTÍN et al. 2014, 2015a), lo cual es característico de especies que presentan una estrategia “evitadora” frente a la sequía (MEDIIVILLA Y ESCUDERO 2003). Las diferencias de crecimiento o contracciones entre árboles durante este periodo son muy reducidas, ya que la sequía afecta de forma generalizada a todos los árboles, siendo ésta la variable que más condiciona el patrón de crecimiento (MARTÍN et al. 2014). En el presente estudio, los resultados del modelo indican que las diferencias de desfronde entre árboles no explican parte de la variabilidad del crecimiento durante el verano. Por tanto, en caso de existir en nuestra zona de estudio un papel relevante del desfronde como mecanismo de regulación de la copa de la encina frente al estrés hídrico estival, éste no tiene una influencia significativa en el crecimiento diametral durante este periodo.



Como ya se ha indicado, en este estudio los resultados señalan que el desfronde de la fracción hojas y el valor total de desfronde, producidos durante el segundo trimestre anterior tienen un efecto significativo y negativo sobre el crecimiento del trimestre actual, explicando parte de la variabilidad del crecimiento entre árboles durante el T2, lo que significa que los árboles que registraron un mayor desfronde otoñal presentaron menores crecimientos en la primavera siguiente. De acuerdo con ANDIVIA et al. (2012), el pico estacional de desfronde otoñal de la encina en esta zona se encuentra relacionado con el efecto de las fuertes precipitaciones características de esta época. En otoño, las precipitaciones suelen ser en forma de tormentas, acompañadas de fuertes vientos. Una disminución de la cantidad de hojas de la copa de la encina, provocada por estos fenómenos meteorológicos, sí podría tener un efecto negativo sobre el crecimiento diametral, al reducirse la capacidad fotosintética de los árboles hasta que nuevamente se produzcan nuevas hojas en la siguiente brotación. BOU et al. (2015) también encontraron que la precipitación y el viento influenciaron de forma significativa y positiva el desfronde de la encina en otoño. El efecto del desfronde sobre el crecimiento podría pasar inadvertido de forma inmediata durante el siguiente T1 debido a que los árboles se encuentran generalmente en un periodo de parada en el crecimiento debido a las bajas temperaturas invernales, pero sí manifestarse posteriormente en el T2, con la activación del crecimiento primaveral, provocando que aquellos árboles que sufriendo un mayor desfronde otoñal presenten menores crecimientos durante este periodo. Por el contrario, el desfronde del T2 no tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento del propio trimestre, a pesar de que en primavera es cuando se produce la mayor parte del desfronde del año, y de que corresponde al trimestre donde se observa una mayor variabilidad en el crecimiento. La explicación más probable es que el desfronde en esta época del año se produce debido al mecanismo de renovación de la copa, afectando es su mayor parte a hojas senescentes con una baja actividad fotosintética (MEDIIVILLA Y ESCUDERO 2003, 2009), por lo que su pérdida no es probable que afecte de forma significativa a la asimilación de carbono por parte del árbol.

La falta de significación de la fracción ramillos señala también que la influencia del desfronde sobre el crecimiento se encuentra condicionado al efecto de la pérdida de las hojas. Además, si bien los resultados indican que el valor de desfronde total (que incluye a los ramillos) tiene también un efecto significativo similar al de las hojas, hay que señalar que la mayor parte del desfronde total corresponde a la fracción hojas, por lo que este efecto significativo estaría relacionado probablemente con la fuerte correlación existente entre estas dos variables, lo que es consistente con la falta de significación de la fracción ramillos por separado.

6. Conclusiones

Este estudio sugiere que el crecimiento diametral de la encina no se encuentra en términos generales influenciado de forma importante por el desfronde. El desfronde como mecanismo biológico tiene un papel fundamental en el proceso de renovación de la copa de la encina durante la primavera, el principal periodo intra-anual de crecimiento de la encina, sustituyéndose las hojas viejas y poco funcionales por otras nuevas con mayor capacidad fotosintética y mejor eficiencia en el uso del agua, no teniendo un efecto significativo en el crecimiento diametral.



No obstante, el desfronde producido en otoño, sí tiene un efecto negativo significativo en el crecimiento diametral del siguiente periodo de crecimiento de primavera.

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

AKAIKE, H.; 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Autom Control* 19:716–723

ALLUÉ, J.L.; 1990. Atlas fitoclimático de España: taxonomías. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Madrid

ANDIVIA, E.; FERNÁNDEZ, M.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; GONZÁLEZ-PÉREZ, A.; TAPIAS, R.; 2010. Nutrients return from leaves and litterfall in a mediterranean cork oak (*Quercus suber* L.) forest in southwestern Spain. *Eur J For Res* 129:5–12

ANDIVIA, E.; VÁZQUEZ, F.J.; ALEJANO, R.; FERNÁNDEZ, M.; 2012. Diferencias interespecíficas en el desfronde de dos especies mediterráneas de *Quercus*: *Q. ilex* y *Q. suber*. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 35:61-67

ANDIVIA, E.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; 2013. Litter production in Holm oak trees subjected to different pruning intensities in Mediterranean dehesas. *Agrofor Syst* 87:657-666

BOU, J.; CARITAT, A.; VILAR, L.; 2015. Litterfall and growth dynamics relationship with the meteorological variability in three forests in the Montseny natural park. *Folia For Pol Ser A For* 57:145-159

BUSSOTTI, F.; BORGHINI, F.; CELESTI, C.; LEONZIO, C.; COZZI, A.; BETTINI, D.; FERRETTI, M.; 2003. Leaf shedding, crown condition and element return in two mixed holm oak forests in Tuscany, central Italy. *For Ecol Manag* 176:273–285

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



CARITAT, A.; GARCÍA-BERTHOU, E.; LAPEÑA, R.; VILAR, L.; 2006. Litter production in a *Quercus suber* forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Ann For Sci* 63:791–800

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

COOK, E.R.; KAIRIUKSTIS, L.A.; 1990. Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht

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

DEL ARCO, J.M.; ESCUDERO, A.; GARRIDO, M.V.; 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72:701-708

ESCUDERO, A.; DEL ARCO, J.M.; 1987. Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos* 49:11-14

ESCUDERO, A.; DEL ARCO, J.M.; SANZ, I.C.; AYALA, J.; 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different wood species. *Oecologia* 90:80–87

FERRETTI, M.; GHOSH, S.; GOTTARDINI, E.; 2021. Stem Radial Growth Is Negatively Related to Tree Defoliation and Damage in Conifers, Northern Italy. *Front For Glob Change* 4: 775600

FIFE, D.N.; NAMBIAR, E.K.S.; SAUR, E.; 2008. Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment. *Tree Physiol* 28:187-196

GEA-IZQUIERDO, G.; MARTÍN-BENITO, D.; CHERUBINI, P.; CAÑELLAS, I.; 2009. Climate-growth variability in *Quercus ilex* L. west Iberian open woodlands of different stand density. *Ann Forest Sci* 66:802

GUTIÉRREZ, E.; CAMPELO, F.; CAMARERO, J.J.; RIBAS, M.; MUNTÁN, E.; NABAIS, C.; FREITAS, H.; 2011. Climate controls act at different scales on the seasonal pattern of *Quercus ilex* L. stem radial increments in NE Spain. *Trees* 25:637–646

HOFF, C.; RAMBAL, S.; JOFFRE, R.; 2002. Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BGC model. *Forest Ecol Manage* 164:121–136



IIUSS WORKING GROUP WRB; 2007. World Reference Base for Soil Resources 2006, first update 2007. World Soil Resources Reports No. 103. FAO. Rome

LITTELL, R.C.; MILLIKEN, G.A.; STROUP, W.W.; WOLFINGER, R.D.; SCHABENBERGE, O.; 2006. SAS system for mixed models. SAS Institute. Cary

MARTÍN, A.; GALLARDO, J.F.; SANTA REGINA, I.; 1996. Aboveground litter production and bioelement potential return in an evergreen oak (*Quercus rotundifolia*) woodland near Salamanca (Spain). *Ann For Sci* 53:811-818

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

MARTÍN, D.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; ALEJANO, R.; 2015a. Effect of pruning and soil treatments on stem growth of holm oak in open woodland forests. *Agrofor Syst* 89:599–609

Martín, D.; Vázquez-Piqué, J.; Carevic, F.S.; Fernández, M.; Alejano, R.; 2015b. Trade-off between stem growth and acorn production in holm oak. *Trees* 29: 825–834

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; 2003. Stomatal responses to drought at a mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiol* 23:987–996

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; 2009. Ontogenetic changes in leaf phenology of two co-occurring mediterranean oaks differing in leaf life span. *Ecol Res* 24:1083–1090

MUND, M.; KUTSCH, W.L.; WIRTH, C.; KAHL, T.; KNOHL, A.; SKOMARKOVA, M.V.; SCHULZE, E.D.; 2010. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest. *Tree Physiol* 30:689–704

NISHIMUA, T.B.; SUZUKI, E.; KOHYAMA, T.; TSUYUZAKI, S.; 2007. Mortality and growth of trees in peat-swamp and heath forests of Central Kalimantan after severe drought. *Plant Ecol* 188:165–177

OLIVEIRA, G.; MARTINS-LOUÇÃO, M.A.; CORREIA, O.; CATARINO, F.; 1996. Nutrient dynamics in crown tissues of cork-oak (*Quercus suber* L.). *Trees* 10:247–254



PATTERSON, H.D.; THOMPSON, R.; 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58:545–554

PUTALOVÁ, T.; VACEK, Z.; VACEK, S.; ŠTEFANČÍK, I.; BULUŠEK, D.; KRÁL, J.; 2019. Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts. *Cent Eur for J* 65:21–33

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; OURCIVAL, J.M.; LIMOUSIN, J.M.; JOFFRE, R.; RAMBAL, S.; 2011. Is selective thinning an adequate practice for adapting *Quercus ilex* coppices to climate change? *Ann Forest Sci* 68:575–585

ROIG, S.; RIO, M.; CAÑELLAS, I.; MONTERO, G.; 2005. Litter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. *For Ecol Manag* 206:179–190

SEARLE, S.R.; 1971. Linear Models. John Wiley & Sons. New York

SECF; 2023. Glosario Técnico Forestal de la Sociedad Española de Ciencias Forestales. <http://secforestales.org/content/glosario-tecnico-forestal>