

Dinámica estacional del crecimiento secundario y anatomía del xilema en dos *Quercus* mediterráneos que coexisten

J. Albuixech*, J. J. Camarero y G. Montserrat-Martí

Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avd. Montañana, 1005. 50080 Zaragoza, Spain

Resumen

Se estudió la contribución de los patrones de crecimiento secundario y la anatomía de la madera a la coexistencia de dos especies de *Quercus* (*Quercus ilex* subsp. *ballota* —especie de madera de porosidad semi-difusa— y *Quercus faginea* —especie de madera de porosidad en anillo—), en una localidad de clima mediterráneo continental, durante dos años de climatología contrastada. Según nuestros resultados el patrón de crecimiento secundario de *Q. faginea* se concentra en primavera, iniciándose antes, y respondiendo más que el de *Q. ilex* a un incremento de la precipitación durante este periodo. *Q. ilex* prolonga la formación de madera hacia el otoño y el crecimiento del verano tardío tiene una mayor importancia en términos de conductividad hidráulica teórica que en *Q. faginea*, que concentra la conductividad hidráulica en los vasos formados en primavera. Por tanto, la distinta respuesta de la fenología de formación de la madera y de la anatomía del xilema de ambas especies al patrón estacional de precipitación podría contribuir a explicar la coexistencia de *Q. ilex* y *Q. faginea*.

Palabras clave: *Quercus* mediterráneos; anatomía de la madera; fenología del crecimiento secundario; climatología contrastada; xilema; vasos; conductividad hidráulica teórica.

Abstract

Seasonal dynamics of secondary growth and xylem anatomy in two coexisting Mediterranean *Quercus*

The contribution of secondary growth's patterns and wood anatomy on the coexistence of two species of *Quercus* (*Quercus ilex* subsp. *ballota* —diffused porous wood— and *Quercus faginea* —ring porous wood—) were studied in a location with continental Mediterranean climate, which has been studied during two years with contrasted climatology. According to our results secondary growth pattern of *Q. faginea* is concentrated in the spring, starting before, and responding more than *Q. ilex* to a rainfall increase during this period. *Q. ilex* extends wood formation into the fall and late summer growth. *Q. ilex* growth during the fall and late summer has a greater importance in terms of theoretical hydraulic conductivity than in *Q. faginea*, which concentrates hydraulic conductivity in spring vessels. Therefore, different response of wood phenology formation and xylem anatomy in both species to the seasonal pattern of precipitation could contribute to explain the coexistence of *Q. ilex* and *Q. faginea*.

Key words: Mediterranean quercus; wood anatomy; phenology of secondary growth; contrasted climatology; xylem; vessels; theoretical hydraulic conductivity.

Introducción

Los ecosistemas forestales se verán afectados durante el próximo siglo por alteraciones en el régimen espacial y temporal de las precipitaciones en el contexto del cambio climático (IPCC, 2007). En Europa, las áreas más vulnerables al cambio climático serán las regiones mediterráneas (Schröter *et al.*, 2005). Dado

que en los ecosistemas mediterráneos el principal factor que afecta a la productividad de las plantas es la disponibilidad hídrica (Di Castri, 1981), se espera que los bosques sufran alteraciones en su crecimiento en respuesta al aumento de déficit hídrico inducido por el calentamiento global que conllevarán cambios en la dominancia de especies y en su estructura, agravados por los drásticos cambios de uso del territorio de las

* Corresponding author: albuixech@riseup.net
Received: 22-03-11. Accepted: 05-07-11.

últimas décadas (García-Ruiz *et al.*, 1996). En este sentido, se han descrito alteraciones en el crecimiento secundario de *Quercus pyrenaica* de ambientes xéricos debidas al abandono de los aprovechamientos del monte bajo (Corcuera *et al.*, 2006).

El crecimiento en especies mediterráneas se limita a las estaciones favorables de primavera y otoño (Mitrakos, 1980). Por tanto, para abordar y entender la respuesta del crecimiento secundario al clima en estos ambientes es necesario realizar estudios a escala intra-anual (Rossi y Deslauriers, 2007). El estudio intra-anual del desarrollo del anillo de crecimiento se ha abordado usando, de forma combinada o no, diferentes métodos: el marcado mediante heridas inflingidas al xilema (Schmitt *et al.*, 2004), la toma repetida de micro muestras de madera (Marion *et al.*, 2007; Van Der Werf *et al.*, 2007; Rossi *et al.* 2006) y los dendrómetros (Deslauriers *et al.*, 2003b). A través de estos métodos se ha conseguido obtener una alta resolución temporal en la descripción del desarrollo del anillo de crecimiento (Van Der Werf *et al.*, 2007), se han estudiado las propiedades anatómicas de los vasos (Jones *et al.*, 2004), la dinámica estacional de la formación de la madera (Suzuki *et al.*, 1996; Mäkinen *et al.*, 2008) e incluso el crecimiento a nivel celular (Deslauriers *et al.*, 2003a; Marion *et al.*, 2007; Van Der Werf *et al.*, 2007). Además, usando estos métodos se ha descrito el efecto de las sequías a escala intra-anual en algunas especies de *Quercus* caducifolios (Eilmann *et al.*, 2006; Van Der Werf *et al.*, 2007).

Apenas existen estudios para *Quercus* mediterráneos sobre los patrones de crecimiento secundario a escala intra-anual. A escala inter-anual estudios previos en las especies *Quercus ilex* L. y *Quercus faginea* Lam., con maderas de porosidad difusa o semi-difusa y porosidad en anillo, respectivamente, describieron que la escasez de agua limita el crecimiento radial y afecta a la anatomía de los vasos conductores (Corcuera *et al.*, 2004a; Corcuera *et al.*, 2004b). La limitación de agua también está relacionada con la producción de vasos con menor diámetro transversal en *Q. ilex*, no siendo así para *Q. faginea*, probablemente por la mayor disponibilidad de agua de los sitios donde se observa la última especie, que suele localizarse en fondos de valles y umbrías allí donde coexiste con *Q. ilex* (Villar-Salvador *et al.*, 1997). En algunos *Quercus* de ambientes templados, la limitación de agua también está relacionada con la utilización de diferentes estrategias, así mientras los vasos de *Q. robur* maximizan la conductividad hidráulica, la estrategia de *Q. petraea* consiste en prevenir la embolia inducida por la sequía con vasos más estrechos (Ponton *et al.*, 2001).

Por otra parte, la coexistencia de árboles con diferentes hábitos foliares en lugares de condiciones homogéneas no ha sido suficientemente explicada y posiblemente tenga relación con la estrategia de utilización del agua disponible en relación al desarrollo del xilema. En este sentido, *Q. faginea* y *Q. ilex* están restringidos al área mediterránea donde coexisten en extensas zonas del interior de la Península Ibérica, pero mientras *Q. ilex* domina en zonas de suelos superficiales y con la aridez como principal factor limitante, *Q. faginea* se extiende en áreas sub-mediterráneas de suelos profundos con menor déficit hídrico (Mediavilla y Escudero, 2003). Estas especies podrían presentar, como lo hacen otras plantas leñosas mediterráneas, dos paradas vegetativas en su crecimiento secundario durante las estaciones de mayor estrés: verano e invierno (Cherubini *et al.*, 2003; Campelo *et al.*, 2007), lo cual supondría una desventaja para *Q. faginea*, caducifolio de invierno, frente a *Q. ilex*, especie perennifolia que puede así extender su periodo vegetativo. Por tanto, el efecto de la precipitación en el crecimiento secundario intra-anual dependerá de su distribución estacional a lo largo del año en relación a las fenofases vegetativas de cada especie. La concentración de la precipitación en los meses de invierno podría recargar los suelos e incrementar el posterior crecimiento secundario primaveral en *Q. faginea* (Corcuera *et al.*, 2004a), mientras que la concentración de la precipitación en los meses de verano se ha relacionado con la aparición de falsos anillos en *Q. ilex* (Zhang y Romane, 1991; Cherubini *et al.*, 2003; Campelo *et al.*, 2007) y con un mayor crecimiento de la madera tardía en *Q. faginea* (Corcuera *et al.*, 2004a).

Objetivo e hipótesis

El objetivo de este estudio es evaluar si los patrones de crecimiento secundario y la anatomía de la madera contribuyen a explicar la coexistencia de dos especies de *Quercus* con anatomías de la madera contrastadas (*Q. ilex* subsp. *ballota* —especie de madera de porosidad semi-difusa— y *Q. faginea* —especie de madera de porosidad en anillo—), en una localidad de clima mediterráneo continental, durante dos años de climatología contrastada (Fig. 1).

Si la fenología de la formación de la madera es una de las claves para comprender la coexistencia en *Quercus* mediterráneos, cabría esperar que variaciones en el régimen de precipitación conllevaran diferentes estrategias de ajuste del crecimiento secundario.

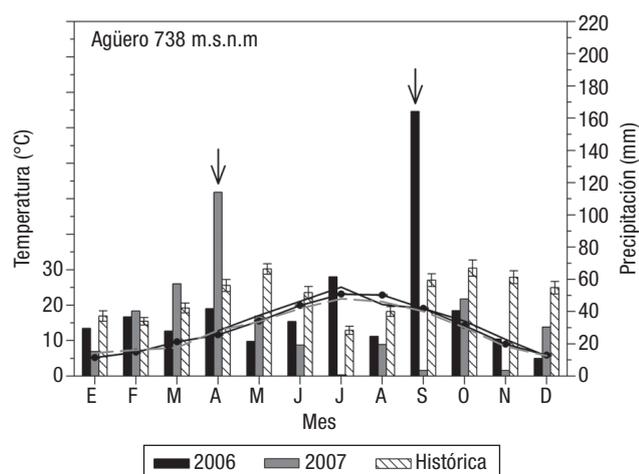


Figura 1. Condiciones meteorológicas del área de estudio durante los años 2006 y 2007 (temperaturas medias mensuales —líneas— y precipitación mensual total —barras—). La gráfica muestra las temperaturas y la precipitación en 2006 (líneas sólidas y barras negras) y en 2007 (líneas punteadas y barras grises), frente a las medias históricas (línea sólida y barras rayadas —con error estándar—) de la estación meteorológica de Ayerbe (1939-2007). Las flechas indican las condiciones húmedas en septiembre del año 2006 y en abril del año 2007.

Material y Métodos

Área de estudio

La localidad de estudio pertenece al municipio de Agüero (Huesca) situado en el NE de la Península Ibérica (42° 18' N, 0° 47' O, 738 m.s.n.m). El clima es mediterráneo continental con 635 mm de precipitación media anual y una temperatura media anual de 7,1°C, siendo enero y julio los meses más frío y cálido respectivamente (datos procedentes de la estación meteorológica de Ayerbe, 42° 16' N, 0° 41' O, 585 m.s.n.m). La topografía es casi plana y de condiciones muy homogéneas situándose la parcela de estudio en una divisoria de aguas. La vegetación está dominada por monte bajo y matorral mediterráneo en el que las dos especies citadas de *Quercus* coexisten con *Arbutus unedo* L. y *Pinus halepensis* Mill., siendo menos abundantes *Pinus nigra* Arn., *Pinus sylvestris* L., *Juniperus oxycedrus* L., *Viburnum tinus* L., *Lonicera implexa* Aiton., *Buxus sempervirens* L., *Smilax aspera* L., *Pistacia lentiscus* L., *Quercus coccifera* L., *Sorbus aria* L. y *Sorbus domestica* L. La mayoría de los árboles son multicaules, con aspecto arbustivo o arbóreo de pequeña talla a causa del aprovechamiento intensivo para leña que se produjo en la zona hasta finales de la década de 1960.

Especies estudiadas

Quercus ilex subsp. *ballota* Desf. (Samp.) es un árbol esclerófilo y perennifolio cuya distribución en la Península Ibérica se limita a los territorios de interior, dada su preferencia por zonas continentales (Amaral Franco, 1990). La madera de *Q. ilex* tiende a ser de porosidad difusa o semi-difusa. Según nuestros resultados, y de acuerdo con Campelo *et al.* (2007), *Q. ilex* presenta madera de porosidad semi-difusa, puesto que la aparición de vasos de diámetro más ancho cerca del inicio del anillo anual y de vasos de diámetro más estrecho cerca del final del anillo, así como la distribución casi unimodal de los diámetros de los vasos formados en un anillo anual, son caracteres propios de este tipo de madera (Woodcock, 1989a, 1989b; Carlquist, 2001).

Quercus faginea Lam. es un árbol caducifolio, marcescente y con madera de porosidad en anillo que se extiende ampliamente por zonas con suelos básicos de la Península Ibérica en ambientes sub-mediterráneos y mediterráneos (Amaral Franco, 1990). *Q. ilex* y *Q. faginea* coexisten con frecuencia, aunque la segunda especie tiende a crecer en zonas más húmedas como fondos de barranco y umbrías.

En un área de aproximadamente 1,5 ha se seleccionaron al azar quince individuos adultos sanos de cada especie para el seguimiento de dendrómetros y el muestreo de micro muestras de madera (Tabla 1). El diámetro medio a la altura del pecho (dbh) de los individuos de *Q. ilex* fue de $10,1 \pm 0,5$ cm (media \pm error estándar, SE) y la altura media fue de $4,13 \pm 1,1$ cm. Mientras que el dbh medio de *Q. faginea* fue de $12,2 \pm 0,6$ m y la altura media fue de $6,1 \pm 1,4$ m. El dbh ($F = 7,5$, $P = 0,01$, ANOVA) y la altura ($F = 20,2$, $P < 0,01$, ANOVA) difirieron entre especies siendo mayores en *Q. faginea* que en *Q. ilex*.

Crecimiento secundario intra-anual y anatomía del xilema

La dinámica estacional del crecimiento secundario se estudió mensualmente (excepto en abril de periodicidad quincenal), combinándose el seguimiento de dendrómetros de banda (15 individuos por especie) y la recogida de micro muestras de madera (5 individuos por especie), desde marzo de 2006 hasta enero de 2008.

Los dendrómetros de banda (Agriculture Electronics Corporation, Tucson, USA) se instalaron a 1,3 m de altura. Antes de instalar los dendrómetros se retiró la

corteza del perímetro del tronco con una lima. Los dendrómetros se leyeron mensualmente con una precisión de 0,1 mm y dichas lecturas (crecimiento perimetral acumulado) se convirtieron en datos de incremento radial considerando el diámetro medio de cada tronco. Para estimar las tasas de crecimiento (mm día^{-1}) las lecturas consecutivas de crecimiento se restaron, para posteriormente dividirse por el número de días del intervalo entre sucesivas lecturas.

Las micro muestras de madera (con un diámetro de 1,8 mm y una longitud de 10-15 mm) se extrajeron con una mini-barrena especialmente diseñada para producir el menor trauma posible (Trepbor®, Rossi *et al.* 2006) durante los años 2006 y 2007. Las muestras se extrajeron helicoidalmente alrededor del tronco a una altura aproximada de 1,3 m, procurando que cada muestra contuviera, al menos, el último anillo formado y que estuviera separada de los muestreos previo y posterior por 10 cm. Previamente a la extracción, se retiró la corteza de la zona a muestrear con una lima. Las muestras de madera se conservaron inmediatamente después de su extracción en una solución de formaldehído, etanol y ácido acético (5:90:5) y se cortaron transversalmente con un microtomo de deslizamiento, siendo fijadas por congelación (Anglia Scientific AS200, UK). El espesor del corte fue de entre 20 y 60 μm . Posteriormente, se realizó una doble tinción con safranina (0,5 g en 100 ml de etanol al 96%) y astrablue (0,5 g en 100 ml de agua destilada). Tras cada tinción las muestras se deshidrataron mediante un gradiente de etanol (50%, 70% y 100%). La doble tinción permitió distinguir entre la lignina (safranina-rojo) y la celulosa (astrablue-azul). Las muestras resultantes se fijaron en portaobjetos con Eukitt®. Los cortes se fotografiaron a 100 aumentos con un microscopio (Olympus BH2) y una máquina fotográfica adaptada (Leica). El programa Adobe Photoshop (Adobe; San Jose, CA) se usó para depurar las imágenes, eliminando por ejemplo las tilosas, y para solapar las imágenes parciales de los anillos hasta completar la anchura total del anillo. Las imágenes finales fueron analizadas usando el programa WinCELL Pro versión 2004a (Régent Instruments Inc., Québec, Canada) que se utilizó para calcular las áreas y los diámetros de los vasos. En el análisis se fijó un umbral inferior de medida de área transversal de 400 μm^2 de los vasos, al asumir que los vasos de áreas inferiores apenas aportan conductividad al anillo (Gasson, 1987).

La anchura de los anillos de los cortes se obtuvo midiendo la distancia entre el cambium y el límite del anillo previo. En cada corte se midieron entre cinco

anchuras del anillo en distintas posiciones a lo largo de toda la muestra y se calculó el promedio de cada muestra. La distribución bimodal del área transversal de los vasos de *Q. faginea* se utilizó para distinguir entre los vasos de las maderas temprana y tardía (Woodcock, 1989a).

Datos climáticos

Los datos diarios de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica de Ayerbe (42° 16' N, 0° 41' O, 585 m.s.n.m), situada aproximadamente a 8 km de la población estudiada. La temperatura y la humedad relativa del aire se midieron cada hora en el sitio de estudio mediante un registrador (HOBO H08, Onset Co., California).

Cálculos y análisis estadísticos

Las fechas julianas del inicio (cuando el crecimiento acumulado es positivo y difiere de cero), final (cuando el crecimiento acumulado completa el 95% del total anual) y culminación (cuando se alcanzan las tasas máximas) del incremento radial obtenidas con ambos métodos —dendrómetros y micro muestras de madera— en las distintas especies y años se contrastaron estadísticamente mediante análisis de varianza multifactoriales. El contraste se realizó usando ambos métodos con los mismos cinco individuos para cada especie.

Las diferencias mensuales de crecimiento radial acumulado para cada año obtenidas con los dendrómetros fueron testadas utilizando un modelo lineal mixto de medidas repetidas, introduciendo el diámetro a 1,3 m (dbh) como covariable.

Los histogramas de frecuencias del diámetro de los vasos se contrastaron entre años en cada una de las especies mediante el estadístico *G* para tablas de contingencia (Sokal y Rohlf, 1995). Las diferencias en las áreas y diámetros medios de los vasos entre los dos periodos muestreados (de marzo a julio y de marzo a octubre) en cada especie y año de seguimiento se examinaron mediante análisis de varianza multifactoriales, introduciendo el diámetro a 1,3 m (dbh) como covariable.

Para determinar la influencia del periodo de crecimiento secundario post-estival en las características de los vasos se diferenciaron dos periodos de muestreo, el comprendido entre marzo y julio, y el comprendido entre agosto y octubre. En cada uno de estos periodos

intra-anales se calcularon las siguientes características de los vasos: áreas, diámetros, porcentaje de área conductora (área total de los vasos/área muestreada), densidad de vasos (número de vasos/área muestreada) y diámetro medio hidráulico ($\Sigma d^5/d^4$, siendo d el diámetro transversal de los vasos derivado de su área y asumiendo una forma circular). Además, se calculó la conductividad hidráulica teórica (Kh ; mm^4) de acuerdo con la ley de Hagen-Poiseuille, como la suma de la cuarta potencia de los diámetros de todos los vasos de cada sección (Tyree y Ewers, 1991), considerándose únicamente aquellos vasos con un diámetro mayor de 20 μm . En cada especie se calculó la Kh del anillo completo en los dos años de muestreo y la evolución mensual de la Kh a partir de la media de los dos años de muestreo.

La influencia del clima (precipitación, temperatura y humedad relativa) en las tasas de crecimiento detectadas por los dendrómetros se analizó mediante el coeficiente de correlación de Pearson. Dado el carácter mediterráneo del área de estudio, con dos periodos anuales favorables para el crecimiento (Mooney *et al.*, 1974), se diferenció entre el primer periodo de crecimiento radial (de marzo a julio) y el segundo (de agosto a octubre) para analizar las correlaciones con el clima. Las correlaciones se efectuaron en cada especie, año y periodo de crecimiento intra-anual, con los promedios o totales de precipitación, temperatura y humedad relativa considerados 7, 10, 20 y 30 días antes de la fecha de muestreo

Antes de realizar los distintos análisis estadísticos se comprobó la distribución normal de las variables mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, así como la homogeneidad de las varianzas mediante el contraste de Levene. Los análisis estadísticos de las variables muestreadas se realizaron usando el programa SPSS v15.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

Resultados

Comparación de las medidas de los dendrómetros y micro muestras de madera

Ambos métodos de muestreo empleados para medir la fenología del crecimiento secundario (dendrómetros y micro muestras de madera) mostraron diferencias significativas en todas las fases del crecimiento estudiadas (Tabla 1 y Fig. 2). El inicio y la culminación del incremento radial se detectaron más tempranamente con los dendrómetros que con las micro muestras de madera en ambas especies y años, a excepción del inicio en 2006 de *Q. ilex* y en 2007 de *Q. faginea*. Contrariamente, el cese del incremento radial se detectó primero en las micro muestras y entre una y tres semanas más tarde con los dendrómetros. Para el inicio del incremento radial, el intervalo temporal de máxima diferencia entre métodos fue de casi un mes en ambas especies. Para la culminación, el intervalo de diferencia

Tabla 1. Principales estadísticos (F) del análisis de la varianza y valores medios (fechas julianas) del inicio, culminación y cese del crecimiento radial en *Q. ilex* (Qi) y *Q. faginea* (Qf) Se consideraron tres fases: inicio cuando el crecimiento acumulado era positivo y diferente de cero, culminación cuando se alcanzaron las tasas máximas de crecimiento y final cuando el crecimiento acumulado completó el 95% del total anual. El nivel de significación se indica como * $P < 0,1$; ** $P < 0,05$; *** $P < 0,01$

Fases incremento radial	Especie	Año	Dendrómetros	Micro muestras	Factores e interacciones						
					Especie (E)	Año (A)	Método (M)	E*A	E*M	A*M	E*A*M
Inicio	<i>Qi</i>	2006	136 ± 11,87	123 ± 4,90	63,61***	0,76	2,79*	6,35**	1,53	0,11	10,55***
		2007	128 ± 5,81	145 ± 6,37							
	<i>Qf</i>	2006	95 ± 0,00	119 ± 4,00							
		2007	93 ± 0,00	93 ± 0,00							
Culminación	<i>Qi</i>	2006	180 ± 0,00	221 ± 0,00	15,63***	0,10	34,51***	0,58	7,11**	4,18**	0,12
		2007	201 ± 18,40	214 ± 0,00							
	<i>Qf</i>	2006	128 ± 12,70	220 ± 13,09							
		2007	143 ± 12,40	194 ± 10,00							
Cese	<i>Qi</i>	2006	310 ± 0,00	291 ± 12,29	0,23	17,95***	5,32**	0,85	0,14	0,11	1,05
		2007	282 ± 6,80	275 ± 0,00							
	<i>Qf</i>	2006	309 ± 10,00	298 ± 11,67							
		2007	282 ± 6,80	256 ± 9,33							

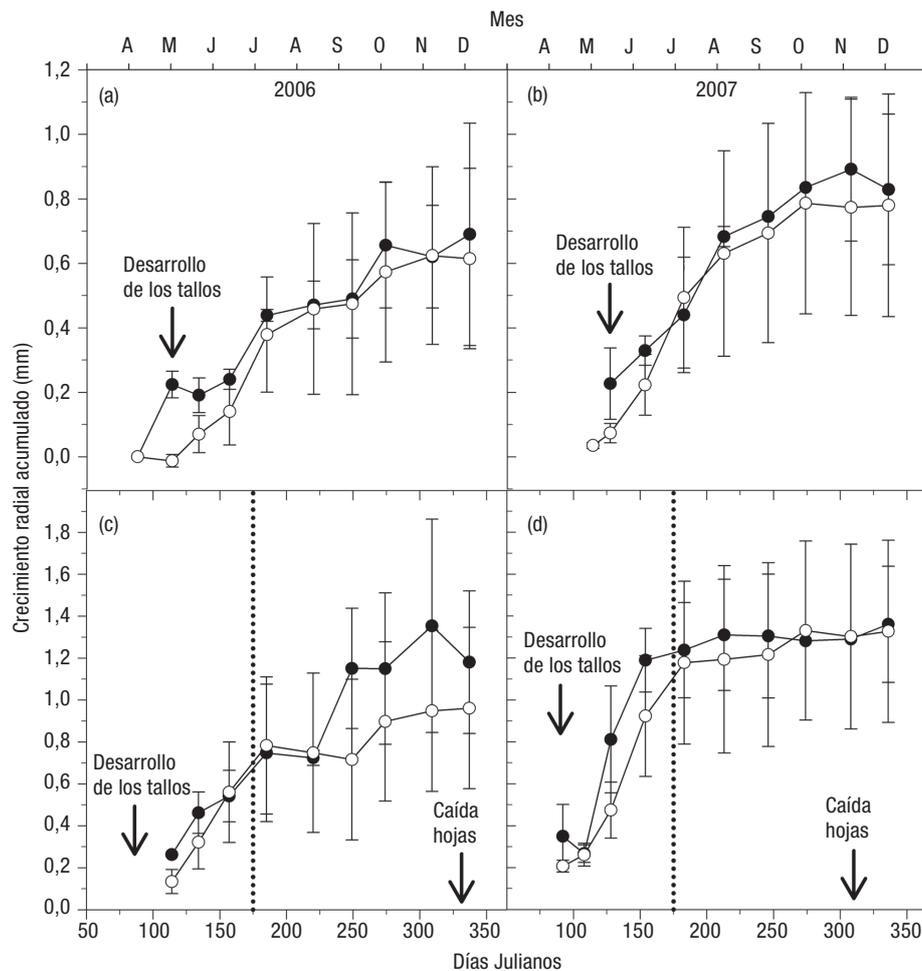


Figura 2. Incremento radial acumulado (\pm error estándar —SE—) de *Q. ilex* (a y b) y *Q. faginea* (c y d) estimado a partir de micro muestras de madera (puntos negros) y dendrómetros (puntos blancos). La línea vertical punteada muestra la diferencia entre la madera temprana y tardía de *Q. faginea* (información extraída de las micro muestras).

entre los dos métodos fue desde quince días en *Q. ilex* hasta tres meses en *Q. faginea*.

Mediante ambos métodos de muestreo *Q. ilex* y *Q. faginea* mostraron diferencias significativas en las fechas de inicio y de culminación del incremento radial. *Q. faginea* inició el incremento radial durante los dos años de seguimiento aproximadamente un mes antes que *Q. ilex* y alcanzó su máximo incremento casi dos meses antes que *Q. ilex*. Contrariamente, el cese del incremento radial no difirió entre ambas especies.

Los dos años de estacionalidad contrastada (Fig. 1) mostraron diferencias significativas en las fechas de cese del crecimiento, produciéndose el final del incremento radial en ambas especies con casi un mes de antelación en 2007 respecto a 2006.

La interacción entre especie y año mostró diferencias significativas en la fase de inicio del incremento radial, mientras que las interacciones entre especie y método, y entre año y método mostraron diferencias significativas en la fase de culminación. Por último, la interacción entre especie, año y método únicamente mostró diferencias significativas en las fechas de inicio del incremento radial.

Crecimiento radial acumulado y tasas de incremento radial

Q. faginea mostró un mayor incremento radial acumulado (aproximadamente 1,2 mm) que *Q. ilex* (aproximadamente 0,8 mm) en ambos años de estudio (Fig. 2). El cre-

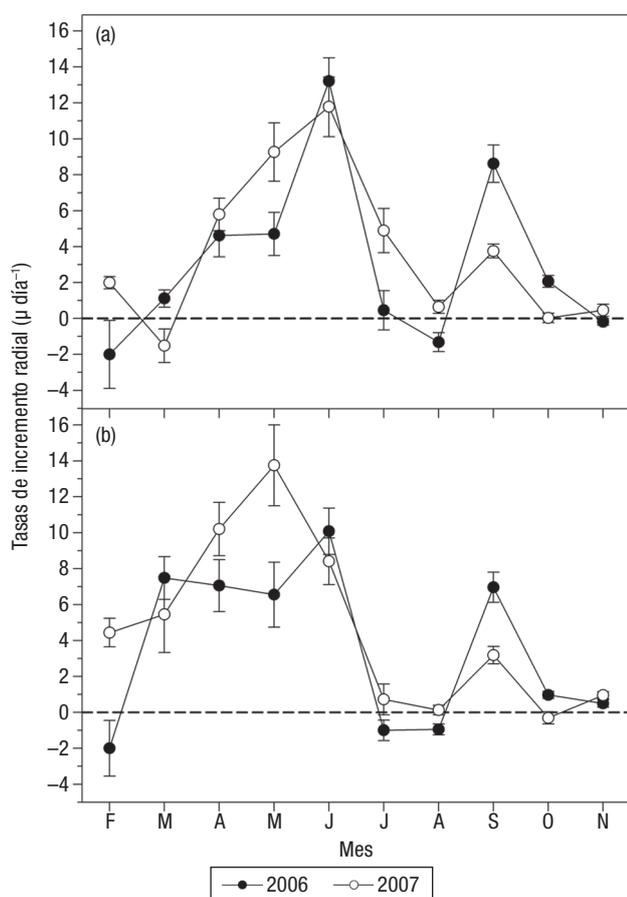


Figura 3. Tasas medias de incremento radial (\pm SE) en *Q. ilex* (a) y *Q. faginea* (b) durante los dos años de estudio.

cimiento mensual acumulado registrado por los dendrómetros mostró diferencias significativas entre meses en 2006 ($F = 131,72$; $P < 0,05$) y 2007 ($F = 91,26$; $P < 0,05$). Además, las diferencias entre especies fueron significativas en 2006 ($F = 14,42$; $P < 0,05$), pero no en 2007 cuando las diferencias fueron marginalmente significativas ($F = 3,03$; $P = 0,08$). Las tasas de crecimiento radial fueron máximas en junio para *Q. ilex* durante ambos años de estudio (Fig. 3). Sin embargo, mientras que en 2006 el pico de crecimiento de *Q. faginea* coincidió con el de *Q. ilex*, en el año 2007 la tasa máxima de crecimiento se observó en mayo. El pico del segundo periodo post-estival de crecimiento (de agosto a octubre) coincidió en ambas especies y años situándose en el mes de septiembre. La interacción entre los años de estacionalidad contrastada y las especies también influyó de forma significativa ($P < 0,05$) en el crecimiento acumulado de 2006 ($F = 5,08$) y 2007 ($F = 5,76$).

De acuerdo con las medidas de los dendrómetros, en 2006 el incremento radial ocurrido en el primer

(segundo) periodo de crecimiento supuso el 77% (33%) en *Q. ilex* y el 81% (19%) en *Q. faginea*, mientras que en 2007 supuso el 70% (30%) en *Q. ilex* y el 86% (14%) en *Q. faginea*.

Anatomía de la madera

La distribución de frecuencias de diámetros de los vasos difirió significativamente entre años en *Q. faginea* ($G = 36,07$; $P < 0,01$) ya que en 2006 se observó una mayor abundancia de los vasos de diámetros inferiores a 40 μm y de diámetros superiores a 170 μm respecto a 2007 (Fig. 4). Por ello, el tamaño medio (diámetro, diámetro hidráulico, área) de los vasos producidos antes y después del verano en *Q. faginea* fue mayor en el año 2006 que en el 2007 (Tabla 2). En *Q. ilex* no se encontraron diferencias significativas entre años en la distribución de frecuencias de diámetros de los vasos ($G = 17,04$; $P = 0,11$).

La densidad de los vasos disminuyó ligeramente en 2007 respecto a 2006 en ambos periodos de muestreo y especies (Tabla 2). El área conductora y el diámetro hidráulico, excluyendo el primer periodo de muestreo (de marzo a julio) en *Q. ilex*, parecen seguir el mismo patrón que la densidad, disminuyendo sus valores en 2007. En el área y diámetro transversales de los vasos (Fig. 5), también se observó una disminución en 2007 en ambas especies. Sin embargo, los análisis realizados en las áreas y diámetros de los vasos no mostraron diferencias significativas entre los distintos años en *Q. ilex* y tampoco en *Q. faginea*. A escala intra-anual se observaron diferencias significativas o marginales entre los distintos periodos anuales de muestreo en *Q. faginea* ($F_{\text{diámetro}} = 7,87$; $P < 0,05$; $F_{\text{área}} = 3,65$; $P < 0,10$). El dbh no pareció influir en las áreas y diámetros de los vasos de *Q. ilex* ($F_{\text{diámetro}} = 0,46$; $F_{\text{área}} = 0,19$) y tampoco en los de *Q. faginea* ($F_{\text{diámetro}} = 1,45$; $F_{\text{área}} = 2,01$).

La distribución de los diámetros de los vasos medidos en todos los muestreos a lo largo de un año mostró un patrón unimodal en *Q. ilex* (Figs. 4b y 4d) y bimodal en *Q. faginea* (Figs. 4a y 4c), en consonancia con el tipo de madera que presenta cada especie. En 2006 la mayoría de la conductividad hidráulica teórica provino en *Q. ilex* de vasos de entre 80 y 100 μm (rango de vasos más abundante). Contrariamente, en 2007 la conductividad hidráulica provino de vasos de entre 100 y 120 μm . En *Q. ilex* los vasos de más de 120 μm también aportaron una gran parte de la conductividad total, a pesar de su escasa abun-

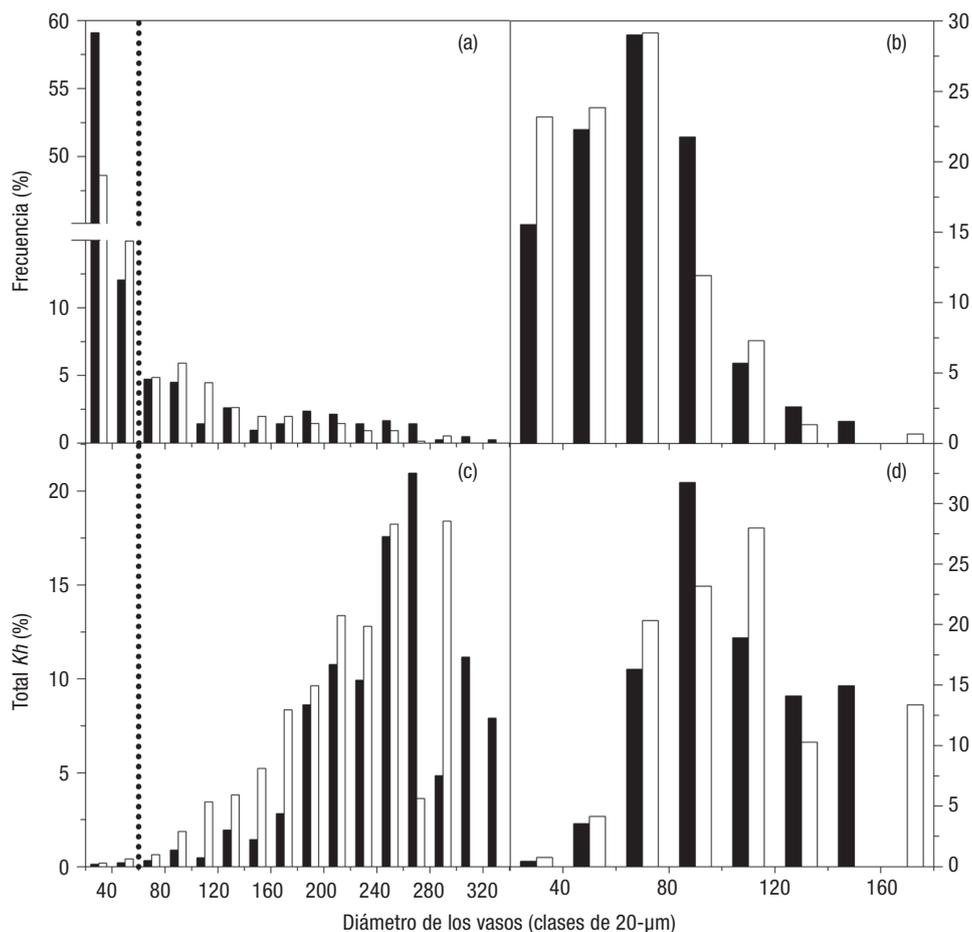


Figura 4. Frecuencia relativa de los distintos diámetros de los vasos (clases de 20- μm) y contribución relativa a la conductividad teórica total (K_t) para *Q. ilex* (b y d) y *Q. faginea* (a y c). Los datos corresponden a vasos medidos en los anillos de 2006 y 2007. La línea vertical punteada separa los vasos de la madera temprana (60 – 340 μm) y tardía (10 – 60 μm) en *Q. faginea*.

Tabla 2. Principales propiedades de los vasos de *Q. ilex* (Q_i) y *Q. faginea* (Q_f). El diámetro de los vasos y diámetro hidráulico se refieren al promedio (\pm SE) de todos los vasos muestreados. El área de los vasos, área conductora y densidad de vasos se refieren al promedio (\pm SE) de los cortes histológicos analizados

Periodos muestreados	Especie	Año	Diámetro vasos (μm)	Diámetro hidráulico (μm)	Área vasos (μm^2)	Área conductora (%)	Densidad de vasos (mm^{-2})
De marzo a julio	<i>Q_i</i>	2006	64,46 \pm 4,31	39,01 \pm 1,97	3.661,66 \pm 448,71	8,73 \pm 0,88	24,64 \pm 1,51
		2007	65,95 \pm 5,95	43,58 \pm 4,89	4.139,77 \pm 804,76	9,02 \pm 2,02	22,39 \pm 3,27
	<i>Q_f</i>	2006	113,53 \pm 15,23	113,85 \pm 6,67	16.163,35 \pm 3.384,42	26,05 \pm 2,41	22,24 \pm 3,64
		2007	93,10 \pm 10,33	78,57 \pm 7,20	10.727,79 \pm 2.158,15	16,84 \pm 1,89	21,89 \pm 2,10
De marzo a octubre	<i>Q_i</i>	2006	68,97 \pm 2,36	50,02 \pm 1,86	4.415,63 \pm 292,13	12,34 \pm 1,01	28,04 \pm 1,78
		2007	59,65 \pm 3,33	43,35 \pm 2,23	3.380,97 \pm 327,70	9,44 \pm 1,15	27,81 \pm 1,99
	<i>Q_f</i>	2006	61,52 \pm 4,11	108,97 \pm 6,36	6.258,16 \pm 886,75	18,25 \pm 1,30	35,37 \pm 4,52
		2007	53,61 \pm 4,58	92,74 \pm 8,87	4.215,62 \pm 482,93	12,87 \pm 1,08	32,07 \pm 2,71

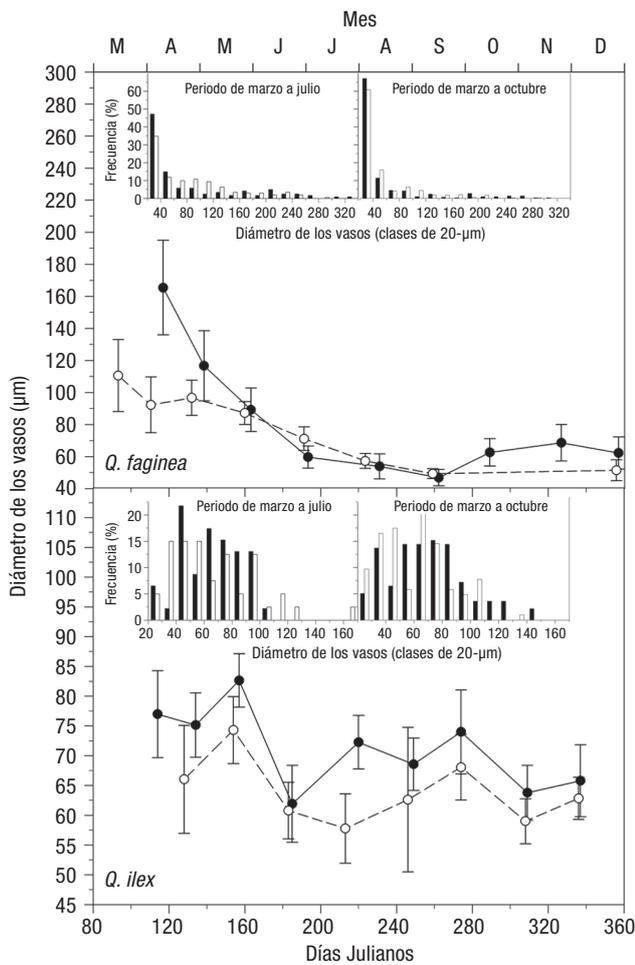


Figura 5. Evolución mensual de los diámetros transversales medios (\pm SE) de los vasos en 2006 (puntos negros) y 2007 (puntos blancos). Las gráficas pequeñas muestran los histogramas del diámetro de los vasos para los dos periodos de crecimiento a lo largo de 2006 (barras negras) y 2007 (barras blancas).

dancia. Los vasos más abundantes de *Q. faginea* se situaron en la madera tardía en los dos años de muestreo, en un rango de entre 20 y 40 μm . Sin embargo, en esta especie la mayor parte de la conductividad hidráulica teórica en 2006 provino de vasos de diámetros superiores a 240 μm , mientras que en 2007 la conductividad fue superior a la de 2006 en el rango de vasos de diámetros entre 20 a 240 μm , aunque casi la mitad de la conductividad provino de los vasos superiores a 240 μm , confirmando la escasa aportación de los vasos estrechos de la madera tardía a la conductividad total. *Q. faginea* alcanzó en junio el 90% del total anual de la conductividad hidráulica teórica, mientras que *Q. ilex* alcanzó este mismo valor en el mes de septiembre (Fig. 6).

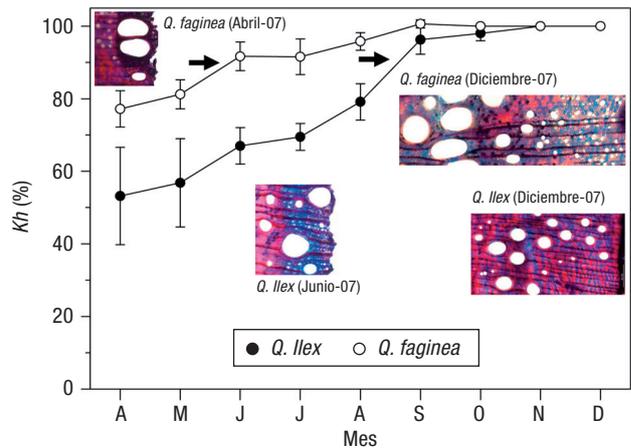


Figura 6. Evolución mensual de la conductividad hidráulica teórica media acumulada (\pm SE) de *Q. ilex* (símbolos negros) y *Q. faginea* (símbolos blancos) durante los años 2006 y 2007. Las flechas indican el mes en el que se alcanzó el 90% de la conductividad hidráulica teórica anual. Las imágenes muestran algunos de los cortes histológicos realizados para las fechas señaladas.

Correlaciones entre las tasas de incremento radial y los datos climáticos

Las tasas de crecimiento radial de ambas especies del periodo comprendido entre marzo y julio respondieron más en 2007 a la temperatura y a la humedad relativa que en 2006 (Tabla 3). Las tasas de crecimiento radial de ambas especies del periodo comprendido entre agosto y octubre respondieron más en 2006 a la precipitación que en el año 2007.

Además, en 2007 las tasas de crecimiento radial de *Q. ilex* del periodo comprendido entre marzo y julio se correlacionaron negativa y significativamente con la precipitación media anual. En ese mismo año, las tasas de *Q. ilex* del periodo comprendido entre agosto y octubre se correlacionaron positiva y significativamente con la temperatura media de la semana previa al muestreo.

Discusión

Dinámica estacional del crecimiento secundario y anatomía del xilema en *Q. ilex*

La disponibilidad de agua en verano es el principal factor limitante del crecimiento radial en *Q. ilex* (Zhang y Romane, 1991; Cartan-Son *et al.*, 1992), lo que, posiblemente, está relacionado con su importante activi-

Tabla 3. Correlaciones entre las tasas de crecimiento radial de *Q. ilex* (Q_i) y *Q. faginea* (Q_f) y diversas variables climáticas (T, temperatura media; RH, humedad relativa media; P, precipitación; Tmin y Tmax, temperaturas medias de las mínimas y máximas; RHmin y RHmax, humedades relativas medias mínimas y máximas). Se han analizado variables promediadas (T, Tmin, Tmax, RH, RHmin, RHmax) o sumadas (P) para periodos de tiempo de diferente duración previos a la fecha de muestreo (7, 10 y 20 días previos a la fecha de muestreo). Las abreviaturas indican cada variable climática y el periodo promediado o sumado. Por ejemplo, T7 es la temperatura media de los 7 días previos a la fecha de muestreo (incluida esa fecha). Todas las correlaciones se refieren a coeficientes de Pearson. Los valores subrayados y en negrita corresponden a $P < 0,05$ y $P < 0,01$, respectivamente

Variables	Primer periodo (marzo-julio)				Segundo periodo (agosto-octubre)			
	2006		2007		2006		2007	
	Q_i	Q_f	Q_i	Q_f	Q_i	Q_f	Q_i	Q_f
T	0,574	0,174	<u>0,850</u>	<u>0,792</u>	0,275	0,172	0,661	0,258
Tmax	0,344	-0,461	<u>0,823</u>	<u>0,784</u>	0,228	0,124	0,660	0,255
Tmin	0,261	-0,543	0,835	<u>0,794</u>	0,327	0,232	0,653	0,269
T7	0,461	0,037	0,373	0,471	0,143	0,078	<u>0,705</u>	0,130
RH	<u>-0,675</u>	-0,370	-0,923	-0,902	0,107	0,213	-0,514	-0,163
RHmax	-0,382	-0,070	<u>-0,795</u>	-0,965	0,150	0,266	-0,275	0,000
RHmin	-0,365	0,175	<u>-0,848</u>	<u>-0,842</u>	0,089	0,184	-0,564	-0,224
RH7	-0,251	-0,214	-0,346	-0,548	0,019	0,129	-0,354	0,176
P	-0,038	-0,100	<u>-0,796</u>	-0,464	0,931	0,873	-0,325	-0,119
P7	0,613	0,419	-0,209	-0,282	0,082	0,064	-0,024	0,339

dad fenológica estival (Montserrat-Martí *et al.*, 2009). En este sentido, Corcuera *et al.* (2004b) han encontrado una relación positiva entre el crecimiento radial y la precipitación de julio, y Campelo *et al.* (2007) con la precipitación de mayo y agosto. Además, Zhang y Romane (1991) y Campelo *et al.* (2007) han descrito el importante papel de la precipitación de final de verano (de agosto a septiembre) en la formación de falsos anillos y, por tanto, en el crecimiento radial anual. Este último hallazgo es consistente con la fuerte relación encontrada en nuestro estudio, en el segundo periodo de crecimiento anual (de agosto a octubre) de 2006, entre la precipitación y las tasas de crecimiento radial. Además, en 2006, *Q. ilex* incrementó su crecimiento absoluto y prolongó el cese anual del crecimiento, respecto a 2007, respondiendo a la precipitación del verano tardío. Los diámetros de los vasos, analizados en el periodo de marzo a octubre de 2006, también son mayores que los del mismo periodo en 2007. Por último, la importancia del verano tardío en el crecimiento de *Q. ilex* también se observa a escala inter-específica, al alcanzar su anillo anual el 90% del total anual de la conductividad hidráulica teórica en septiembre, tres meses más tarde que *Q. faginea*. Por tanto, nuestros resultados confirmarían la gran adaptación xilemática de *Q. ilex* durante el segundo periodo de crecimiento, dicha característica ya ha sido señalada

por otros autores (Villar-Salvador *et al.*, 1997; Peñuelas *et al.*, 2000).

Por otra parte, la influencia positiva de las temperaturas observada sobre el primer periodo de crecimiento (de marzo a julio) de 2007 se debe a que las altas temperaturas favorecen la actividad metabólica y pueden actuar junto con el fotoperiodo como desencadenantes del inicio del crecimiento radial (Gratani *et al.*, 1992; Filho *et al.*, 1997). Además, se observa una influencia positiva de las temperaturas de la semana anterior al muestreo en el segundo periodo de crecimiento radial de 2007. Contrariamente, se ha descrito que las altas temperaturas del verano tardío y otoño se correlacionan negativamente con el crecimiento radial en *Q. ilex* (Campelo *et al.*, 2007). La continentalidad de nuestra área de estudio, con temperaturas suaves durante el verano tardío y frescas durante el otoño, podría explicar dicha relación positiva, pudiendo favorecer las elevadas temperaturas otoñales al crecimiento radial.

Las propiedades de los vasos de *Q. ilex* respondieron bien al clima del primer periodo de crecimiento. Las menores áreas de vasos durante el primer periodo de crecimiento de 2006 y, por tanto, la menor conductividad hidráulica teórica (Cochard y Tyree, 1990), coincidió con la escasa precipitación primaveral, mientras que las mayores áreas de vasos coincidieron con la

abundante precipitación primaveral de 2007. La sensibilidad de los vasos de *Q. ilex* ante señales climáticas es bien conocida. Villar-Salvador *et al.* (1997) han demostrado que la variabilidad de la precipitación determina el diámetro de los vasos de esta especie. Además, Corcuera *et al.* (2004b) también han descrito los efectos de una sequía severa sobre las propiedades de los vasos. Por tanto, la sensibilidad climática que muestran los vasos durante el primer periodo de crecimiento, no expresada por otras variables ligadas al crecimiento secundario, explica la importancia de separar los distintos periodos intra-anales de crecimiento radial en *Q. ilex* para el estudio de las propiedades de los vasos. Paralelamente, podemos detectar las señales climáticas que influyen en la formación de los vasos con más precisión, ya que la inclusión en el análisis de vasos formados antes o después del periodo en el que estos incorporan la señal climática de interés puede enmascarar la misma (García-González y Eckstein, 2003).

Dinámica estacional del crecimiento secundario y anatomía del xilema en *Q. faginea*

Las altas tasas de crecimiento radial de *Q. faginea* en 2007 y el adelanto de las tasas máximas del primer periodo de crecimiento, respecto a 2006, parecen responder a la primavera húmeda de ese año. Otros estudios en *Quercus mediterráneos* caducifolios también describen una respuesta dominante del crecimiento radial a la precipitación de primavera (Amorini *et al.*, 1996; Corcuera *et al.*, 2004a; Van Der Werf *et al.*, 2007). No obstante, la influencia de la precipitación primaveral no se refleja en las correlaciones efectuadas en el primer periodo de crecimiento de nuestro estudio. Probablemente, la influencia positiva de la abundante precipitación primaveral de 2007 esté enmascarada por las señales climáticas del segundo periodo de crecimiento del año previo, en el que sí que se observan respuestas a la precipitación. La mayor sensibilidad de la madera tardía a la variabilidad climática, respecto a la madera temprana (Woodcock, 1989b; Tardif, 1996; Corcuera *et al.*, 2004a; Berges *et al.*, 2008), podría deberse a que la madera temprana deriva de células del cambium que se dividen al final del periodo de crecimiento del año previo, pero que entran en estado de latencia invernal antes de la siguiente diferenciación (Aloni 1991; Suzuki *et al.* 1996). En otros *Quercus* caducifolios también se ha descrito la influencia de las precipitaciones

de otoño del año previo en la anchura del anillo (Van Der Werf *et al.*, 2007), así como la influencia del clima del año previo, a través de las reservas almacenadas, en la formación de la madera temprana (Tardif y Conciatori, 2006). Así, a partir de nuestros resultados se puede inferir una relación positiva entre el segundo periodo de crecimiento en 2006 y el primer periodo en 2007, al ser estos periodos los de mayor crecimiento absoluto, respectivamente, para los dos años monitorizados, habiéndose descrito una relación similar en *Quercus petraea* (Lebourgeois *et al.*, 2004).

Las temperaturas también influyeron en las tasas de crecimiento de *Q. faginea*, especialmente durante el primer periodo de crecimiento del año de primavera húmeda. Asimismo, se ha descrito que las altas temperaturas primaverales influyen positivamente en la anchura de la madera temprana de robles de clima templado (Tardif y Conciatori, 2006). Sin embargo, en nuestra área de estudio las abundantes precipitaciones primaverales de 2007 y otoñales de 2006 parece que tuvieron mayor influencia en el crecimiento radial que la temperatura. Análogamente, Lebourgeois *et al.* (2004) afirman que el crecimiento radial de *Quercus petraea* se muestra más sensible a las precipitaciones de primavera y otoño que a la temperatura.

Las respuestas de las propiedades de los vasos de *Quercus* caducifolios a las señales climáticas, descritas por varios autores (Woodcock, 1989b; Villar-Salvador *et al.*, 1997; García-González y Eckstein, 2003; Corcuera *et al.*, 2004a; Eilmann *et al.*, 2006), son generalmente menores y más variables entre árboles que las obtenidas a través de la anchura de los anillos, aunque son útiles para descifrar señales discontinuas relacionadas con el crecimiento (Tardif y Conciatori, 2006). En *Q. faginea* las diferencias inter-anales en las distribuciones de frecuencias de los diámetros de los vasos parecen estar relacionadas con la precipitación y la temperatura. Las escasas precipitaciones primaverales de 2006, junto con la sequía de los años precedentes (2004 y 2005), que se consideran uno de los episodios más secos registrados en el NE de la Península Ibérica en los últimos 50 años (Montserrat-Martí *et al.*, 2009), podrían estar relacionadas con la presencia de vasos de diámetros más anchos respecto a los encontrados en el mismo periodo de 2007. Corcuera *et al.* (2004a) han obtenido resultados similares en la misma especie, al encontrar que el tamaño medio de los vasos de la madera temprana se incrementaba en respuesta a una sequía severa. Sin embargo, en otros *Quercus* caducifolios se ha descrito que el diámetro de los vasos de la

madera temprana es menor en los años secos (Eilmann *et al.*, 2006). La participación en el proceso de formación de los vasos de otros factores, como es la fuerte regulación interna que controla la formación de los vasos de la madera temprana, y la influencia de la temperatura podría explicar las discrepancias entre estudios. De hecho, nuestros resultados apuntan hacia una influencia positiva en el diámetro de los vasos de las temperaturas del periodo comprendido entre marzo y julio de 2006, que estuvieron por encima de la media histórica, en consonancia con los resultados de Tardif y Conciatori (2006), que han encontrado en otras especies de *Quercus* con madera de porosidad en anillo una relación entre las altas temperaturas de finales de primavera y las mayores áreas de vasos. Con respecto al diámetro de los vasos del segundo periodo de crecimiento, se observa que en 2006 la precipitación de septiembre, por encima de la media histórica, está relacionada con un retraso en el cese del crecimiento de la madera respecto a 2007 y, por lo tanto, con unas mayores frecuencias de vasos estrechos, que se forman durante el verano tardío y otoño. En este sentido, Eilmann *et al.* (2006) han descrito en *Quercus pubescens* que un descenso en el número de vasos estrechos se corresponde con la reducción en anchura de la madera tardía. Por otro lado, el descenso generalizado de los valores de las propiedades de los vasos durante los dos periodos de crecimiento de 2007, respecto a los observados en 2006, evidencia la importancia de la temperatura y, especialmente, de la abundante precipitación otoñal acontecida en 2006 en la caracterización final de las propiedades de los vasos.

Comparación entre especies de las dinámicas estacionales del crecimiento secundario

Las diferencias encontradas entre métodos de muestreo —dendrómetros y micro muestras de madera— para ambas especies se deben a que los dendrómetros recogen el incremento radial y el hinchamiento y deshinchamiento del xilema y de cambium y floema, mientras que las micro muestras de madera incorporan sólo el crecimiento del xilema. Por tanto, aunque las micro muestras de madera son un método laborioso que ocasiona daños en el árbol (Marion *et al.*, 2007) y pueden generar una reacción de crecimiento anómalo en muestras próximas (observaciones personales), proporcionan una mayor precisión en la detección de los procesos de inicio y cese del crecimiento de la madera. Por otro

lado, las mayores fluctuaciones temporales que se observan entre métodos en *Q. faginea* respecto a *Q. ilex*, especialmente en la fase de culminación del incremento radial, podrían explicarse debido a la densidad contrastada de la madera de ambas especies. Dado que el contenido en agua de los tallos está negativamente correlacionado con la densidad de la madera (Borchert, 1994) y la madera de porosidad semi-difusa (*Q. ilex*) presenta una mayor densidad que la madera de porosidad en anillo (*Q. faginea*) (Gartner, 1995), siendo esperable que *Q. faginea* responda mejor que *Q. ilex* a las variaciones hídricas tenues, propias de las fechas en las que se produce el máximo crecimiento (de mayo a junio). Por tanto, para obtener una mayor resolución en las fechas de máximo crecimiento de la madera —fase de culminación— es recomendable la combinación de dendrómetros y micro muestras de madera, como ya han sugerido Mäkinen *et al.* (2008).

La respuesta a la climatología contrastada de ambos años difiere entre especies en términos de eficacia funcional del crecimiento para el periodo de crecimiento radial comprendido entre agosto y octubre. Zhang y Romane (1991) y Campelo *et al.* (2007) han demostrado que la precipitación del verano tardío puede llegar a desencadenar la formación de falsos anillos en *Q. ilex*. Nuestros resultados también evidenciaron una respuesta, si bien no tan pronunciada, a la precipitación de ese periodo en el crecimiento radial y la anatomía del xilema de *Q. ilex*. Asimismo, en *Q. faginea* el crecimiento radial del periodo comprendido entre agosto y octubre parece responder a la precipitación de esas fechas, en consonancia con lo descrito por Tardif y Conciatori (2006) en bandas de madera tardía de dos especies de *Quercus* caducifolios. Por tanto, según nuestros resultados, y de acuerdo con Corcuera *et al.* (2004b), la respuesta del crecimiento radial de *Q. ilex* a la precipitación de verano es comparable a la respuesta de la madera tardía de *Q. faginea*. Sin embargo, en términos de conductividad hidráulica teórica la precipitación del verano tardío tiene más importancia en *Q. ilex*. De este modo, cambios eventuales que concentren las precipitaciones en los meses de verano tardío, posiblemente, influirán en la conductividad hidráulica anual de *Q. ilex*, mientras que la conductividad hidráulica anual de *Q. faginea* no respondería de forma significativa a dichos cambios, debido al escaso aporte que realizan los vasos del segundo periodo de crecimiento radial a la conductividad hidráulica anual.

En conclusión, las distintas dinámicas estacionales del crecimiento secundario de ambas especies reducen

la competencia inter-específica por los recursos hídricos, contribuyendo a explicar su coexistencia en ambientes mediterráneos. No obstante, frente al escenario de cambio global predicho por el IPCC (2007), que conlleva variaciones en el régimen estacional de precipitación, *Q. ilex*, con una mayor plasticidad en su crecimiento durante el verano tardío y una menor dependencia de la precipitación de primavera, podría incrementar su dominancia en ambientes en los que coexiste con *Q. faginea*, relegando al caducifolio a fondos de barranco y umbrías.

Bibliografía

- Aloni R. 1991. Wood formation in deciduous hardwood trees. In: Raghavendra AS, editor. Physiology of trees. New York: Wiley and Sons; pp. 75-197.
- Amaral Franco JD. 1990. Flora Ibérica, CSIC, Madrid; pp 15-36.
- Amorini, E., Biocca, M., Manetti, M.C., Motta, E., 1996. A dendroecological study in a declining oak coppice stand. *Ann. Sci. For.* 53, 731-742.
- Berges, L., Nepveu, G., Franc, A., 2008. Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *For. Ecol. Manage.* 255, 567-579.
- Borchert, R., 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75, 1437-1449.
- Campelo, F., Gutierrez, E., Ribas, M., Nabais, C., Freitas, H., 2007. Relationships between climate and double rings in *Quercus ilex* from northeast Spain. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 37, 1915-1923.
- Carlquist, S., 2001. Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood.
- Cartan-Son, M., Floret, C., Galan, M.J., Grandjanny, M., Floch, E., Maistre, M., Perret, P., Romane, F., 1992. Factors affecting radial growth of *Quercus ilex* L. in a coppice stand in southern France. *Plant Ecology* 99-100, 61-68.
- Cochard, H., Tyree, M.T., 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol* 6, 393-407.
- Corcuera, L., Camarero, J., Gil-Pelegrín, E., 2004a. Effects of a severe drought on growth and wood anatomical properties of *Quercus faginea*. *IAWA Journal* 25, 185-204.
- Corcuera, L., Camarero, J., Gil-Pelegrín, E., 2004b. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18, 83-92.
- Corcuera, L., Camarero, J., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E., 2006. Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees* 20, 91-98.
- Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., Braker, O.U., Schoch, W., Innes, J.L., 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biological Reviews* 78, 119-148.
- Deslauriers, A., Morin, H., Begin, Y., 2003a. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 33, 190-200.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C., Carrer, M., 2003b. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees* 17, 477-484.
- Di Castri, F., 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. *Mediterranean-type shrublands* 11, 1-52.
- Eilmann, B., Weber, P., Rigling, A., Eckstein, D., 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. *Dendrochronologia* 23, 121-132.
- Filho, J.P.L., Nova, N.A.V., Pinto, H.S., 1997. A model including photoperiod in degree days for estimating *Hevea* bud growth. *International Journal of Biometeorology* 41, 1-4.
- García-González, I., Eckstein, D., 2003. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. 23, 497-504.
- García-Ruiz, J.M., Lasanta, T., Ruiz-Flano, P., Ortigosa, L., White, S., González, C., Martí, C., 1996. Land-use changes and sustainable development in mountain areas: a case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology* 11, 267-277.
- Gartner, B.L., 1995. Plant stems: physiology and functional morphology. Academic Press, New York, USA.
- Gasson, P., 1987. Some implications of anatomical variations in wood of pedunculate oak (*Quercus robur* L.), including comparison with common beech (*Fagus sylvatica* L.). *IAWA Journal* 8, 149-166.
- Gratani, L., Marzi, P., Crescente, M.F., 1992. Morphological adaptations of *Quercus ilex* leaves in the Castelporziano forest. *Plant Ecology* 99-100, 155-161.
- IPCC, 2007. Intergovernmental Panel for Climate Change. IPCC Technical Paper on Climate Change and Water. Draft for Government and Expert Review.
- Jones, B., Tardif, J., Westwood, R., 2004. Weekly xylem production in trembling aspen (*Populus tremuloides*) in response to artificial defoliation. *Can. J. Bot.-Rev. Can. Bot.* 82, 590-597.
- Lebourgeois, F., Cousseau, G., Ducos, Y., 2004. Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Berce. *Ann. For. Sci.* 61, 361-372.
- Mäkinen, H., Seo, J.-W., Nöjd, P., Schmitt, U., Jalkanen, R., 2008. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research* 127, 235-245.
- Marion, L., Gricar, J., Oven, P., 2007. Wood formation in urban Norway maple trees studied by the micro-coring method. *Dendrochronologia* 25, 97-102.

- Mediavilla, S., Escudero, A., 2003. Mature trees versus seedlings: Differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Ann. For. Sci.* 60, 455-460.
- Mitrakos, K., 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Plant ecology* 1, 245-252.
- Montserrat-Martí, G., Camarero, J.J., Palacio, S., Perez-Rontome, C., Milla, R., Albuixech, J., Maestro, M., 2009. Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees* 23, 787-799.
- Mooney, H.A., Parsons, D.J., Kummerow, J., 1974. Plant development in mediterranean climates. Phenology and seasonality modeling. Berlin. Springer-Verlag.
- Peñuelas, J., Fililla, I., Lloret, F., Piñol, J., Siscart, D., 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biol. Plantarum* 43, 47-53.
- Ponton, S., Dupouey, J.L., Bréda, N., Feuillat, F., Bodénès, C., Dreyer, E., 2001. Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Plant, Cell & Environment* 24, 861-868.
- Rossi S, Anfodillo T, Menardi R 2006. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal* 27:89-97.
- Rossi, S., Deslauriers, A., 2007. Intra-annual time scales in tree rings. *Dendrochronologia* 25, 75-77.
- Schmitt, U., Jalkanen, R., Eckstein, D., 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva. Fenn.* 38, 167-178.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310, 1333-1337.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Freeman, New York.
- Suzuki, M., Yoda, K., Suzuki, H., 1996. Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. *IAWA Journal* 17, 131-144.
- Tardif, J., 1996. Earlywood, latewood and total ring width of a ring-porous species (*Fraxinus nigra* Marsh) in relation to climatic and hydrologic factors. In: Dean, J.S., Meko, D.M., Swetnam, T.W. (Eds.), *Tree Rings, Environment and Humanity. Radiocarbon*, Tucson, pp. 315-324.
- Tardif, J.C., Conciatori, F., 2006. Influence of climate on tree rings and vessel features in red oak and white oak growing near their northern distribution limit, southwestern Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 36, 2317-2330.
- Tyree, M.T., Ewers, F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119, 345-360.
- Van Der Werf, G.W., Sass-Klaassen, U.G.W., Mohren, G.M.J., 2007. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia* 25, 103-112.
- Villar-Salvador, P., Castro-Díez, P., Pérez-Rontomé, C., Montserrat-Martí, G., 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12, 90-96.
- Woodcock, D., 1989a. Distribution of vessel diameter in ring-porous species. *Aliso* 12, 287-293.
- Woodcock, D.W., 1989b. Climate sensitivity of wood -anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 19, 639-644.
- Zhang, S.H., Romane, F., 1991. Diameter growth of *Quercus ilex* L. and the interannual variability of climatic characteristics. *Ann. Sci. For.* 48, 225-234.