

## Identificación de los anillos anuales de crecimiento de la encina (*Quercus ilex* L.)

Carles Gené, Josep Maria Espelta, Marc Gràcia y Javier Retana

Centre de Recerca Ecològica y Aplicacions Forestals. Universitat Autònoma de Barcelona.  
08193 Bellaterra

**Key words:** holm oak, growth, tree-ring, dendroecology

**Resumen.** Las características de la madera de encina (*Quercus ilex* L.) hacen de muy difícil interpretación el patrón de crecimiento anual de esta especie. Con el fin de intentar encontrar un método práctico y, al mismo tiempo, fiable para la identificación de los anillos anuales de crecimiento de la encina, se han seguido dos aproximaciones: el estudio de discos enteros de troncos y el de testigos de madera recogidos con barrena Pressler. La utilización de discos plantea dos problemas: por una parte se destruyen los individuos muestreados y, por otra, con ninguno de los métodos de preparación de la madera (pulido o corte transversal) se aprecian de manera clara los vasos conductores, que son la característica más clara para identificar los distintos anillos. Los testigos de madera tienen la ventaja de que su manipulación es sencilla y que aseguran la supervivencia de los árboles muestreados. Sin embargo, en los tradicionales testigos de 5 mm de diámetro, la presencia de radios medulares que atraviesan la muestra impide la delimitación de los anillos de crecimiento. Este problema se soluciona con la utilización de testigos de madera de 12 mm de diámetro que, una vez cortados, permiten mostrar claramente el patrón de vasos. A partir de los datos obtenidos con muestras de encina de edad conocida pertenecientes a rebrotes muestreados en zonas cortadas o quemadas, se constata que la diferencia entre el número de años y el número de anillos identificados en los testigos de madera es, como máximo, de dos o tres. Esto hace que el método propuesto pueda ser utilizado de manera fiable en el estudio de la edad y del crecimiento de esta especie.

**Abstract.** *Methods for interpreting annual tree-rings of holm oak (Quercus ilex L.).* The growth pattern of the holm oak (*Quercus ilex* L.) is difficult to interpret due to varied features of its wood. In order to find a practical as well as reliable method for interpreting annual tree-rings of the holm oak, two approaches have been tried: the study of basal disks and the study of 5 mm-diameter, and 12 mm-diameter cores taken with a Pressler borer. We do not recommend the use of disks because the sampled individuals are destroyed during collection, and because with none of the methods used for treating wood (polishing and cutting) is it possible to show the vessels, which are the clearest form of identifying different tree-rings. Cores are easily manipulated and allow the survival of sampled trees; nevertheless, the traditional 5 mm-diameter cores are not adequate because holm oak wood is crossed by many wood rays, which prevent the definition of tree-ring limits. This problem has been solved using 12 mm-diameter which, after cutting, clearly show the vessel pattern. By means of dated samples of holm oak wood it has been possible to establish that the number of annual growth rings and the number of years differ in fewer than two or three units. The high correlation between both variables makes the proposed method highly efficient for interpreting age and growth patterns of the holm oak.

## Introducción

Los anillos anuales de crecimiento de un árbol exhiben cambios sistemáticos en anchura y anatomía de las células originados por las condiciones fisiológicas y el ambiente en el que vive el árbol (Fritts 1976). Una serie de características estructurales de los anillos de crecimiento, tales como la anchura, la densidad de la madera y el tamaño de los vasos varían de un año a otro, y han sido utilizadas para datar las muestras de diferentes especies vegetales.

El patrón de crecimiento de los árboles se establece normalmente a partir de la identificación y recuento de las bandas que aparecen en la madera. Estas bandas corresponden a las diferentes características ópticas de la madera temprana y la tardía: las células de la madera tardía generalmente son más pequeñas y tienen una pared más gruesa que las de la madera temprana, lo que les da una densidad mayor (Wilson & White 1986) y, por tanto, un color más oscuro. En aquellos casos en que la identificación de este tipo de señales resulta difícil o imposible se recurre al análisis del patrón que siguen los vasos conductores a lo largo del anillo: en la madera de tipo poroso (como sucede, por ejemplo, en *Castanea*, *Fraxinus* y algunos *Quercus*) los vasos de mayor tamaño están agrupados en la zona inicial del anillo de crecimiento, mientras que los de menor tamaño se disponen al final del mismo, siendo muy acusada la transición entre los dos tipos de vasos; en la madera de tipo difuso (como sucede, por ejemplo, en *Betula* y *Fagus*) todos los vasos son de diámetro parecido y están presentes a lo largo de todo el anillo. Un caso intermedio entre los dos anteriores lo constituye la madera de tipo semiporoso (presente, entre otros, en *Juglans*, *Carya* y en *Quercus ilex*), en la que los vasos se distribuyen a lo largo de todo el anillo, pero están desigualmente espaciados y son de diámetro ligeramente decreciente desde el inicio hasta el final del periodo de crecimiento.

La mayoría de los árboles de las zonas templadas presentan anillos de crecimiento fácilmente detectables. En general, muchas coníferas cumplen esta propiedad, ya que tienen anillos regulares en los que se definen claramente la madera temprana y la tardía, lo que facilita el recuento y medida de los anillos anuales (Baillie 1982, Schweingruber 1988). En otros casos la dificultad para evaluar el crecimiento es mayor, y los resultados no son siempre satisfactorios, por ejemplo en especies de zonas tropicales, que tienden a formar anillos con límites peor definidos e incluso indistintos (Fritts & Swetnam 1989, Devineau 1991), o en los perennifolios, que tienen un crecimiento más o menos continuo a lo largo de todo el año, que se manifiesta a nivel del tronco en forma de numerosas señales que a menudo son de difícil interpretación para el investigador. Por ello en pocas ocasiones se han realizado estudios dirigidos a establecer un método de recuento de anillos en estas especies.

En la región mediterránea, las especies utilizadas para realizar estudios dendrocronológicos normalmente han sido las que presentan menores dificultades, como es el caso del haya (Thill & Grayet 1978), diferentes especies de pinos (Serre-Bachet 1982, Tessier 1982, Agren et al. 1983, Génova 1986, 1988, Serra 1988,

Gutiérrez 1991) o robles caducifolios (Pilcher & Gray 1982, Serre-Bachet 1982). En cuanto a las especies mediterráneas que pueden ser utilizadas en dendroecología, parece haber una cierta limitación entre las frondosas en relación con la persistencia del follaje, de manera que la dificultad de analizar los anillos aumenta en función de esta persistencia: así, en el caso del género *Quercus* no hay problema en lo que respecta al caducifolio *Q. pubescens*, pero las dificultades aparecen con el marcescente *Q. faginea*, y es casi imposible solucionarlas en el caso de *Q. suber* y, en menor medida, *Q. ilex*, ambas especies perennifolias (Munaut & Serre-Bachet 1982).

La encina (*Quercus ilex* L.) es un claro ejemplo de especie de madera dura con crecimientos irregulares y poco claros (Ferrés 1985). La existencia de falsos anillos y de radios medulares pluriseriados hace aumentar aún más la dificultad para interpretar la edad y el patrón de crecimiento de esta especie (Lossaint & Rapp 1971, Susmel et al. 1976, Bichart 1982, Ferrés 1985). Esto hace que la escasez de datos sobre el crecimiento y la producción primaria de la encina sea especialmente acusada: a diferencia de la mayoría de las restantes especies forestales, tanto en el Inventario Forestal Nacional (ICONA 1974, 1980) como en el Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (Gràcia 1992), faltan completamente los datos sobre el crecimiento y la producción de la encina, aún cuando esta especie ocupa, formando bien masas puras o bien masas mixtas en donde se mezcla con otras especies como el pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.), una parte muy importante de la superficie forestal de la Península Ibérica (ICONA 1974, 1980).

En los últimos años, en el CREAM se vienen realizando numerosos estudios sobre los encinares y los bosques mixtos de pino carrasco y encina. Uno de los aspectos que más nos interesa actualmente es el de analizar el patrón de crecimiento de ambas especies en diferentes condiciones. En el caso de la encina, hasta el momento ésto no ha sido posible al no existir una metodología adecuada para interpretar el crecimiento y edad de los árboles. El objetivo del presente trabajo es el de describir un método que pretendemos sea práctico y al mismo tiempo fiable, para poder visualizar los incrementos anuales del crecimiento radial de la encina. Para ello se han seguido dos aproximaciones: el estudio de discos enteros de troncos y el de testigos de madera recogidos con barrena Pressler.

## Material y métodos

El muestreo se realizó en el macizo del Montseny, situado a unos 50 km al norte de Barcelona y que pertenece a la sierra prelitoral catalana. Se recogieron dos tipos de muestras, discos y testigos de madera. Para obtener los discos se cortaba el árbol con una motosierra y después se recogía un disco de la base (a 15-20 cm del suelo). En el laboratorio las muestras eran pulidas para nivelarlas y se guardaban en la nevera (a 1-2 °C) para evitar que se agrietaran. La extracción de los testigos de madera se realizó mediante barrenas Pressler a unos 50 cm de la base del árbol

y siempre a favor de la pendiente. De acuerdo con las barrenas utilizadas, el tamaño de las muestras fueron de 5 y de 12 mm de diámetro. Después de conservarlos en la nevera hasta su uso, los testigos de 5 mm se fijaron sobre guías de madera y se dejaron secar a temperatura ambiente. Los testigos de 12 mm se analizaban directamente una vez extraídos de la nevera.

Los métodos empleados en la preparación de las muestras fueron, por una parte, el pulido y, por otra, la realización de cortes. Se utilizaron dos tipos de pulidoras, una en banda, que actúa en sentido logitudinal sobre la muestra y que utiliza papel de lija de diferente grano (40, 60, 100 y 120), y otra de tipo orbital, que actúa en sentido circular sobre la muestra y que permite el uso de papel de grano más fino: 200, 320 y 400. Los cortes se realizaron por medio de una cuchilla y de un cepillo de madera eléctrico, la acción de los cuales dejaba al descubierto los conductos o vasos que, junto con las fibras y a las células parenquimáticas, constituyen el xilema.

Con las muestras pulidas se realizaron diferentes tratamientos a fin de resaltar las estructuras que aparecen en la madera: aplicación de barniz, en el caso de los discos, y tinción con colorantes y aplicación de lejía en el caso de los testigos de madera. Se utilizaron dos tipos de barniz, uno incoloro que resaltaba las bandas constituidas por la madera temprana y tardía, y el otro oscuro, que teñía los vasos. La diferencia en el modo de aplicación de los dos barnices radica en el hecho de que el primero se dejaba secar, mientras que el segundo se retiraba con papel al cabo de cinco minutos (tiempo suficiente para que penetrara en los vasos, pero no para que impregnara el resto de la muestra). El tratamiento con lejía consistió en bañar la muestra en soluciones de diferente concentración de lejía (100%, 50% y 25% de dilución en agua) y a diferentes tiempos (5', 15', 30', 1h, 12h y 24h para cada concentración). La tinción con colorantes se llevó a cabo utilizando azul de metileno y safranina (ambas soluciones al 1,1%), colorantes que contrastan la madera temprana y la tardía. Los tiempos utilizados en esta técnica fueron de 5 y 10 minutos para el azul de metileno, y de 10 y 20 para la safranina, con los correspondientes lavados con agua destilada y etanol al 90%. Una variante de esta prueba fue tratar la madera antes de la tinción con ácido sulfúrico al 96%, y con extractos de disolventes orgánicos como éter y mezcla de alcohol y benceno en una proporción 1:2.

A partir del recuento de los anillos de crecimiento normalmente puede estimarse la edad de los árboles, aunque ambas variables no necesariamente coinciden dada la posible existencia de falsos anillos. Es por este motivo que, una vez encontrado el método más adecuado para la identificación de los diferentes incrementos radiales, se ha procedido a relacionarlos con la edad de los árboles. Para ello se ha recurrido a encinas de rebrote cuya edad era conocida, ya que procedían de diferentes zonas del Montseny en las que estaba datada una perturbación previa, bien una corta o un incendio: zonas de la vertiente oeste del Montseny, en el término municipal de Montmany-Figaró, cortadas hace 3, 4, 9 y 12 años; zona quemada en el año 1983 en el término municipal de Taradell; zona quemada en el año 1973 en la cara sur de Tagamanent; zona cortada hace 30 años en el tér-

mino municipal de Gualba, y zona cortada a matarrasa hace 55 años en el término municipal de Riells.

## Resultados

### *Tratamiento de discos*

El grano de papel que permite la pulidora en banda ralla mucho la superficie del disco, por lo que en los discos pulidos con esta pulidora prácticamente no se observan las bandas y tan sólo se distinguen débilmente si se humedece la muestra. Con la pulidora orbital el cambio es considerable, ya que se observan de manera bastante clara todo un conjunto de bandas que van desapareciendo a medida que nos acercamos al centro del disco, lo cual dificulta la interpretación de los primeros años de crecimiento. Además, se observan bandas de diferentes intensidades y en un número muy elevado que hacen difícil distinguir cuales de ellas corresponden a crecimientos anuales (Fig. 1). El barniz incoloro resalta las bandas, pero con los mismos problemas a la hora de distinguirlas, mientras que el oscuro tinte bastante bien los vasos y el recuento es mucho más fiable (Fig. 2) aunque, en el centro del disco, los vasos quedan en gran parte sin teñir y esto vuelve a representar un inconveniente para caracterizar los primeros años de crecimiento del árbol.



Figura 1. Disco de encina pulido con una pulidora orbital, en el que se aprecian las distintas bandas marcadas en la madera.

Los cortes realizados con la cuchilla dejan al descubierto los vasos y, observando su distribución, permiten contar los anillos. Sin embargo, la superficie no es siempre suficientemente homogénea, ya que el corte se realiza con un determinado ángulo y la sección transversal de los vasos no queda perpendicular al plano del disco; esto hace que los anillos aparenten un diámetro que no tienen en realidad. Este problema normalmente no se produce cuando los discos no superan los 6-8 cm de diámetro, ya que entonces se pueden manipular fácilmente. Con el cepillo eléctrico también desaparece el problema del ángulo, pero la fuerza que ejerce sobre la madera hace que muchos vasos queden deformados e, incluso, en algunos casos no se detecten (Figura 3).

#### *Tratamiento de testigos de madera*

La ventaja de utilizar testigos de madera es doble: por una parte, su facilidad de manipulación y, por otra, el que permiten la supervivencia del árbol. Los testigos de madera de 5 mm pulidos muestran una nitidez mucho mayor que la de los discos, ya que su superficie es más pequeña y por tanto más fácil de homogeneizar. En ellos, sin embargo, la identificación de los anillos tiene los mismos problemas que en los discos, ya que aparecen numerosas bandas que no pueden relacionarse directamente con crecimientos anuales. Por contra, en los testigos de madera cortados se visualizan perfectamente todos los vasos, pero existe un problema que

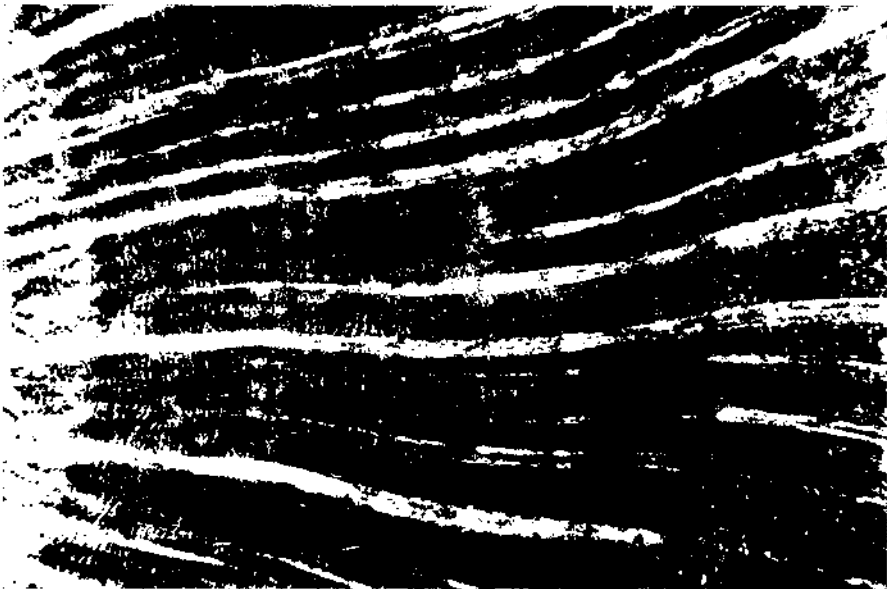


Figura 2. Sección de un disco de encina teñido con barniz oscuro, en el que se distinguen claramente los vasos teñidos.



Figura 3. Sección de un disco de encina cortado con un cepillo eléctrico, en el que se aprecian los vasos deformados por la fuerza que se ejerce sobre la madera.



Figura 4. Testigo de madera de encina de 5 mm de diámetro, atravesado por varios radios medulares que impiden la identificación del patrón de vasos.

limita de manera evidente el recuento de anillos, que es el hecho de que en la mayoría de las ocasiones la muestra está atravesada por uno o varios radios medulares más o menos amplios que ocupan gran parte de la superficie (Figura 4). Dado que en algunas especies se ha encontrado que las células de los radios se ensanchan localmente cuando cruzan los límites de los incrementos de crecimiento; se han probado diferentes tratamientos químicos para intentar resaltar estos ensanchamientos, pero los resultados obtenidos no han sido buenos: tanto con la lejía como con los colorantes estos ensanchamientos sólo aparecen en determinados casos y de manera irregular.

El problema de los radios medulares ha obligado a trabajar con muestras más grandes, por lo que se han extraído testigos de 12 mm. El esfuerzo que requiere la extracción de estos testigos es considerablemente mayor, y los efectos perjudiciales que puede producir su extracción en los árboles pueden llegar a ser importantes, al menos en los individuos pequeños. Los cortes realizados en estos testigos muestran claramente el patrón de variación de los vasos conductores. Tal como se aprecia en la figura 5, cada anillo se distingue del siguiente por el notable aumento del cambio de tamaño de los vasos conductores. Esta claridad en la identificación de los anillos se manifiesta a lo largo de todo el testigo, incluso en la parte central del árbol. El conteo y medición de los anillos de crecimiento de las muestras de 12 mm recogidas aportan resultados similares, lo que hace que consideremos este tipo de muestra como el más adecuado para la estimación de la



Figura 5. Testigo de madera de encina de 12 mm de diámetro, en el que se distinguen claramente los diferentes crecimientos a partir del patrón de vasos.



edad y el crecimiento de las encinas. Tan sólo hay algunos problemas en aquellos testigos que corresponden a árboles muy viejos con alteraciones en la madera de la zona central del tronco.

### *Correlación entre el número de anillos y la edad de los árboles*

Una vez establecido un método adecuado para la identificación de los anillos de crecimiento de la encina, faltaba ver la relación existente entre el número de anillos que se pueden distinguir y la edad de las muestras, ya que en algunos años esta especie puede tener más de un crecimiento. Los resultados de las muestras datadas se representan en la figura 6, donde se aprecia la buena correlación que hay entre ambas variables ( $R=0.99$ ,  $P=0.0001$ ), siendo la pendiente de la recta entre ambas próxima a uno. La diferencia entre el número de anillos o crecimientos y la edad es, como máximo, de dos o tres. Esto es probablemente debido a que en los primeros años, los rebrotes de encina pueden realizar más de un crecimiento; a medida que los árboles crecen estos dobles crecimientos son menos frecuentes o al menos no se manifiestan a nivel de tronco, por lo que la diferencia entre el número de crecimientos y la edad prácticamente no aumenta.

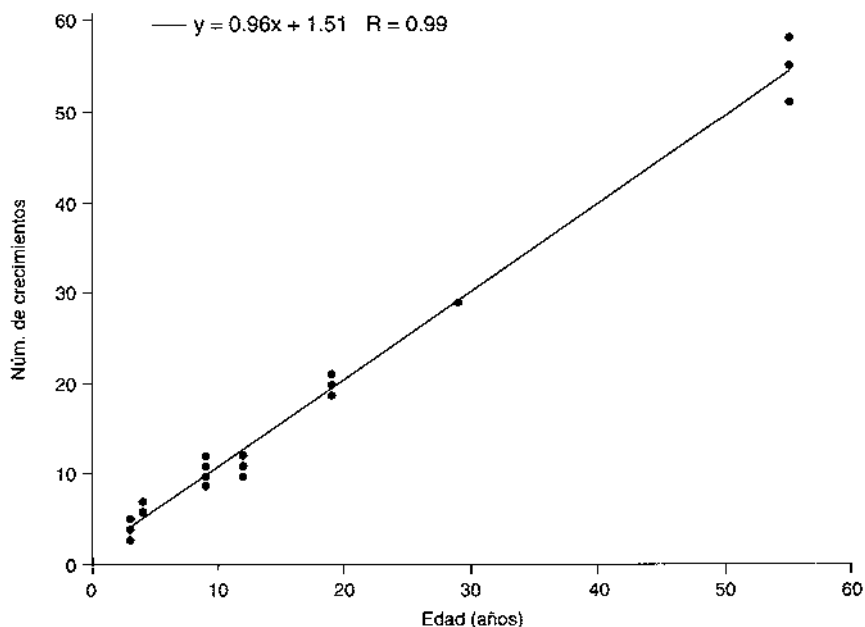


Figura 6. Análisis de regresión entre la edad y el número de crecimientos que se han podido identificar en muestras de madera de encinas datadas ( $n=30$ ). Algunos puntos representan varios valores solapados.

## Discusión

La anatomía de los anillos de crecimiento es una expresión de los procesos fisiológicos y ontogénicos del crecimiento del árbol. Tanto la forma y dimensiones de las paredes celulares, como el número y tamaño de las células o la proporción de los diferentes tipos de células, dan información sobre las condiciones ambientales en las que ha crecido cada individuo (Schweingruber 1988). Desde el punto de vista dendrocronológico, la característica climática más común de las regiones que comprenden el área mediterránea es la simultaneidad de la estación más cálida y la más seca. Ese clima afecta poderosamente el crecimiento de los árboles, puesto que la evapotranspiración alcanza su máximo cuando la disponibilidad de agua es mínima (Munaut & Serre-Bachet 1982), lo que hace que el patrón de vasos sea en muchos casos irregular y difícil de establecer, ya que los límites entre anillos anuales de crecimiento son muy poco claros.

Para medir los incrementos radiales anuales de los árboles, generalmente se utilizan discos pulidos de troncos o bien muestras de madera recogidas con barra Pressler. A la hora de intentar establecer el patrón anual de crecimiento de una especie es tan importante encontrar la manera de identificar correctamente los anillos como el de hacerlo sin que la recogida de muestras represente una alteración importante del bosque, tanto por no afectar a las condiciones en las que crecen los árboles, como por la posibilidad de repetir las medidas de crecimiento en los mismos individuos. En este sentido los testigos de madera son una herramienta ideal ya que, a diferencia de los discos, su extracción es rápida y cómoda, y los efectos negativos sobre el árbol se pueden minimizar considerablemente; además, la metodología que se emplea con ellos está ampliamente desarrollada (Fritts 1976, Schweingruber 1988).

Sin embargo, cuando se trabaja con testigos de madera de tamaño estándar (5 mm de diámetro), la presencia de un gran número de radios medulares uniseriados (formados por una sola hilera de células) y pluriseriados (muy gruesos y constituidos por varias hileras de células) dificulta considerablemente la identificación de los límites de los anillos de crecimiento (Ferrés 1984). En el caso de algunos robles, cuando los radios pluriseriados cruzan los límites de los incrementos de crecimiento, sus células, aunque no incrementan en número, se ensanchan localmente en la dirección tangencial, de manera que los radios, tal como aparecen en las secciones transversales, aparecen hinchados en esas regiones (Wilson & White 1986). Se han buscado estos ensanchamientos en los radios medulares de la encina, a fin de poderlos relacionar con los crecimientos anuales, pero los resultados no han sido satisfactorios. Por ello, el siguiente paso ha sido extraer testigos de madera de un diámetro más grande (12 mm de diámetro), a fin de reducir la influencia de los radios medulares y poder delimitar los anillos de crecimiento. En estos testigos de madera, tanto las bandas como los vasos conductores se identifican claramente. Sin embargo, el patrón de vasos está mucho mejor marcado, ya que se observa un cambio evidente en el diámetro de los mismos a lo largo del anillo de crecimiento.

No obstante, un problema añadido en la encina y en otras especies de clima mediterráneo es la posible existencia de falsos anillos. Los árboles y arbustos de las regiones templadas y boreales generalmente forman un anillo por año; sin embargo, hay enormes variaciones en el crecimiento de árboles y arbustos en regiones áridas y semiáridas, como resultado de la irregular distribución de la precipitación. En estas zonas, los árboles forman un anillo cada año, pero en determinados casos pueden llegar a formar dos y hasta tres (Schweingruber 1988). En el caso de la encina, Zhang (1987) describe un falso anillo como una banda bien marcada de color más oscuro en el interior de un anillo (el cual se identifica a partir de los cambios en el tamaño de los vasos conductores), y relaciona la aparición de falsos anillos con la caída de una importante cantidad de precipitación después de la estación seca: la aparición de falsos anillos suele producirse los años en los que las precipitaciones de junio y julio son débiles, y las de agosto y septiembre (o septiembre únicamente) son intensas. La fenología de la encina muestra una gran versatilidad, especialmente en el caso de los rebrotes de cepa: la brotación y floración más importantes se dan durante los meses de abril, mayo y junio, pero no es raro que posteriormente se dé otra brotación entre mitad de verano y principio de otoño (Ferrés 1985). Está claro que cuantos más falsos anillos forma un árbol, más difícil es establecer el patrón de crecimiento anual y su edad a partir de los datos obtenidos con los testigos de madera. No obstante, y según los resultados obtenidos con muestras de edad conocida, se puede decir que, al menos en las zonas de estudio, la diferencia entre el número de años y el número de crecimientos identificados en los testigos de madera es pequeña.

Aunque los estudios dendrocronológicos tradicionales generalmente exigen métodos de estandarización y sincronización más o menos complejos y, en ellos, diferencias en la datación de dos o tres años pueden ser importantes, los estudios ecológicos más amplios en los que se analizan aspectos como la edad y el crecimiento de los árboles, no requieren un grado de precisión tan elevado (Lorimer 1980, Nakashizuka & Numata 1982, Payette & Filion 1985, Glitzenstein et al. 1986, Canham 1990). Por ello consideramos que el método propuesto de analizar el patrón de vasos en testigos de madera de 12 mm cortados es adecuado para el estudio preciso de diferentes aspectos ecológicos y selvícolas de los encinares (entre otros, la producción de las masas, los patrones de crecimiento de los árboles y las distribuciones de edad), y abre nuevas perspectivas en el estudio de estos bosques, que hasta el momento había estado limitado por la imposibilidad de interpretar las muestras de encina.

#### Agradecimientos

Deseamos agradecer al doctor Eckstein (Hamburgo) sus valiosas sugerencias sobre los tratamientos a realizar en la madera, a Xavier Mayor su ayuda en la puesta a punto del método de identificación de los anillos, a un revisor anónimo sus valiosas sugerencias para la mejora del manuscrito original, a Xim Cerdá la realización de las fotografías de las muestras, y a diversos propietarios, especialmente a los señores Garolera y Puig de Carcer, el proporcionarnos las muestras de encina que hemos necesitado para este estudio.

## Bibliografia

- Agren, J., Isaksson, L. & Zackrisson, O. 1983. Natural age and size of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* on a mire in the inland part of northern Sweden. *Holarct. Ecol.* 6: 228-237.
- Baillie, M.G.L. 1982. *Tree-ring dating and archaeology*. Croom Helm. London.
- Bichart, D. 1982. Essai sur les relations entre milieu et productivité du chêne vert au Luberon. Tesis de tercer ciclo. Universidad de Aix en Provence.
- Canham, C.D. 1990. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*. *Bull. Torrey Bot. Club* 117: 1-7.
- Devineau, J.L. 1991. Variabilité de la croissance en circonférence des arbres dans les forêts semi-décidues de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 46: 95-124.
- Ferrés, L. 1984. Biomasa, producció i mineralomasas del encinar montano de La Castanya (Montserrat). Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Ferrés, L. 1985. Creixement radial i producció primària neta aèria a l'alzinar de La Castanya (Montserrat, Barcelona). *Orsis* 1: 71-79.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press. London.
- Fritts, H.C. & Swetnam, T.W. 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances Ecol. Res.* 19: 111-188.
- Génova, R. 1986. Dendroclimatología of the mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) in the central plain of Spain. *Tree-Ring Bull.* 46: 3-12.
- Génova, R. 1988. Comparación de tres series dendrocronológicas del valle de Conangles (Pirineo Central). *Orsis* 3: 105-120.
- Glitzenstein, J.S., Harcombe, P. A. & Streng D. R. 1986. Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in a east Texas forest. *Ecol. Monogr.* 56: 243-258.
- Gracia, C.A. 1992. *Inventari ecològic i forestal de Catalunya*. Publicaciones CREA. Barcelona.
- Gutiérrez, E. 1991. Climate tree-growth relationships for *Pinus uncinata* in the Spanish pre-Pyrenees. *Acta Oecologica* 12: 213-225.
- ICONA. 1974. *Inventario Forestal Nacional. Región Nordeste*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- ICONA. 1980. *Las frondosas en el primer Inventario Forestal Nacional*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- Loissant, P. & Rapp, M. 1971. Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen. *In: P. Duvigneaud (ed.) Productivité des Écosystèmes Forestiers*. UNESCO. Paris. pp. 597-611.
- Lorimer, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61: 1169-1184.
- Munaut, A.V. & Serre-Bachet, F. 1982. The Mediterranean area. *In: M.K. Hughes, P.M. Kelly, J.R. Pilcher & V.C. LaMarche Jr. (eds.) Climate from tree rings*. pp.151-155.
- Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982. Regeneration process of climax beech forests 1. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.* 32: 57-67.
- Payette, S. & Filion, L. 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Can. J. For. Res.* 15: 241-251.
- Pilcher, J.R. & Gray, B. 1982. The relationships between oak tree growth and climate in Britain. *J. Ecol.* 70: 297-304.

- Schweingruber, F.H. 1988. Tree rings: basics and applications of dendrochronology. D. Reidel Publishing Company. Dordrecht.
- Serra, N. 1988. Estudi dendrocronològic dels efectes de la contaminació sobre les pinedes dels ports de Morella i Villaroya. Orsis. 3: 121-131.
- Serre-Bachet, F. 1982. Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de la Gardiole près Rians (Var, France). Ecologia Méditerranéa 8:167-182.
- Susmel, L., Viola, F. & Bassato, F. 1976. Ecologia della lecceta del Supramonte di Orgosolo (Sardegna Centro-orientale). Annali del Centro di Economia Montana delle Venezie 10: 1-261 .
- Tessier, L. 1982. Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de *Pinus silvestris* dans le Drome. Ecologia Méditerranéa 185-202.
- Thill, A. & Grayet, J.P. 1978. Étude dendrométrique du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.). Bull. Rech. Agron. Gembloux. 13: 337-352.
- Wilson, K. & White, D.J.B. 1986. The anatomy of wood: its diversity and variability. Stobart & Son Ltd. London.
- Zhang, S.H. 1987. Contribution a l'étude de la croissance en diamètre du chêne vert (*Quercus ilex* L.) en relation avec le climat. Tesis tercer ciclo. Universidad de Ciencias y Técnicas del Languedoc.

*Manuscrito recibido en diciembre de 1992*