

ANATOMÍA Y CARACTERIZACIÓN DEL SISTEMA RADICULAR DEL ALCORNOQUE

D. Verdaguer y M. Molinas

Laboratori del Suro. Universitat de Girona. Pl. Hospital 6, 17071 GIRONA, España.

RESUM

En aquest treball s'estudia el sistema radicular adult de la surera, *Quercus suber* L. Les arrels es van excavar manualment, seccionar i pesar. Les seccions més grans es van descriure anàticament i les de diàmetre inferior a 10 mm es van estudiar amb tècniques histològiques. Els components hipogeus estaven distribuïts entre el sistema radicular central (SRC) i el sistema radicular perifèric (SRP). El SRC comprenia una zona d'uns 1'5 m de radi i 60 cm de profunditat, ocupada per la corona radicular, arrels llenyoses, horitzontals o descendents, i arrels fines. El SRP s'extenia per una superfície superior a 6 m de radi en la que les arrels gruixudes es trobaven distribuïdes laxament i predominaven les arrels fines. Les arrels gruixudes descendents eren excèntriques, el·líptiques al principi i es bifurcaven ràpidament formant eixos de segon, tercer i quart ordre; estaven disposades densament amb freqüents anastomosis. Les arrels gruixudes horitzontals corrien perpendiculars a l'eix de l'arbre, eren de secció més circular i mantenien el diàmetre quasi constant fins que es bifurcaven, allunyades de la base. Es van observar alguns àpexs radiculars que destacaven pel seu color blanc, l'estudi histològic va mostrar-ne l'organització primària. Ni en la corona radicular ni en la base de les arrels s'observà l'existència de gemes laterals.

RESUMEN

En este trabajo se estudió el sistema radicular adulto de *Quercus suber* L. Las raíces se excavaron manualmente, se seccionaron y pesaron. Las secciones de mayor diámetro se describieron anatómicamente y las de diámetro inferior a 10 mm se estudiaron con técnicas histológicas. Los componentes hipogeos se distribuían entre el sistema radicular central (SRC) y el sistema radicular periférico (SRP). El SRC abarcaba una zona de 1'5 m de radio y 60 cm de profundidad, ocupada por la corona radicular, raíces leñosas horizontales o descendentes y por raíces finas. El SRP alcanzaba una superficie superior a 6m de radio, en él las raíces gruesas se distribuían laxamente y predominaban las raíces finas. Las grandes raíces descendentes eran excéntricas, elípticas al principio y se bifurcaban rápidamente formando ejes de segundo, tercer y cuarto orden; estaban dispuestas densamente con frecuentes anastomosis. Las raíces de curso superficial corrían perpendiculares al eje del árbol, eran de sección más circular y mantenían su grosor casi constante hasta su bifurcación alejadas de la base. Se observaron algunos ápices que destacaban por ser de color blanco cuyo estudio histológico permitió describir la organización primaria. Ni en la corona radicular ni en la base de las raíces se observaron de yemas laterales.

ABSTRACT

In this paper we describe the root system of a mature cork oak (*Quercus suber* L.). The roots were excavated by hand methods, sectioned and weighed. Large sections were described anatomically and sections smaller than 10 mm of diameter by histological techniques. The root system components were distributed into central root system (CRS) and peripheral root system (PRS). The CRS was located at the base of the tree and embraced an area of 1'5 m and a depth of 60 cm; it consisted of the root crown, thick horizontal or descending roots and thin roots. The PRS extended in a circle of 12 m in diameter. In the PRS, the thick roots were distributed more laxly and the thin roots predominated. At their basal portion,

the descending roots were eccentric and elliptic and rapidly forked into two or more small-diameter branches. Grafting between root axes was frequent. The horizontal roots were perpendicular to the tree axis, they were quite circular and kept thickness more or less constant since they forked. Large-diameter root tips, white coloured were observed and their primary structure described. Neither on the root crown nor at the base of the roots, lateral buds were observed.

Key words: cork oak, *Quercus suber* L., root, root anatomy, root system.

INTRODUCCIÓN

El sistema radicular es muy importante para comprender el desarrollo, la capacidad de regeneración y la dinámica de las plantas en el ecosistema, pero los trabajos sobre raíces son escasos por las dificultades metodológicas que comportan.

El sistema radicular adulto ha sido estudiado en varias especies de *Quercus*. Phillips (1912) relacionó el sistema radicular de *Q. emoryi* con ciertos factores ambientales y Muller (1951) analizó el papel de las raíces en la regeneración de varias quercíneas del matorral californiano. Lyford (1979) ha descrito la anatomía del sistema radicular de *Q. rubra*, estudiando su distribución y desarrollo y la relación entre los distintos grupos de raíces. Tiedemann, Clary y Barbour (1987) han descrito los componentes del sistema radicular de *Q. gambelii*. Y Canadell y Rodà (1989), aportan un análisis biométrico de los componentes hipogeos de *Q. ilex*. Sin embargo, debemos notar que exceptuando el trabajo de Lyford (1979), los autores citados no toman en consideración la población de raíces finas. Por ello es importante citar el trabajo de Yin, Perry y Dixon (1988) sobre dinámica y distribución de la biomasa de las raíces finas en un ecosistema con predominio de *Q. rubra* y *Q. alba*.

Las aportaciones a nivel histológico son también muy escasas. Mogensen (1967) estudió la organización y desarrollo del ápice radicular en plántulas de *Q. volutina* y *Q. alba*. Christodoulakis y Psaras (1988) analizaron la raíz primaria de *Q. volutina* atendiendo especialmente a la diferenciación de la endodermis. Y El Alaquí (1978) ha descrito brevemente la raíz primaria del alcornoque, *Q. suber*, en un trabajo en el que estudia su formación en respuesta a distintos factores como gravedad e intensidad lumínica.

MATERIAL Y MÉTODOS

El árbol estudiado es un alcornoque de semilla, de unos 90 años, 13 m de altura, 40 cm de diámetro (DBH). Procede de una parcela experimental situada en Sant Hilari Sacalm (Girona). La parcela se encuentra a 830 m de altitud, tiene una pendiente del 42 % y orientación SW. El suelo es profundo, de textura franco arenosa, carácter ácido y asentado sobre granodioritas fácilmente alterables. En la parcela se realizan periódicamente las tareas de desbroze, aclareos y descorche.

Las raíces se extrajeron por excavación manual, facilitada por la naturaleza suelta del terreno y la pendiente. Todas las fracciones se pesaron en el campo. De las distintas fracciones extraídas se obtuvieron secciones a diferentes distancias de la base con una motosierra. Las secciones se secaron a 80 °C, fueron pulimentadas por una de sus caras y tratadas con barniz sintético saturado para facilitar su observación.

Para el estudio histológico, los ápices radiculares, de diámetro menor de 5 mm, se fijaron en formol-creta, se deshidrataron en serie isopropilica y fueron incluidos en glicol metacrilato (GMA) según el método de Bonet y Molinas (1983) para obtener cortes de 2 a 4 μm . Las raíces leñosas de diámetro comprendido entre 5 y 10 mm se reblandecieron por ebullición a presión controlada y los cortes, de 8 a 10 μm , se obtuvieron con un criostato. En ambos casos se realizó una coloración general con tionina metacromática y se aplicaron distintas coloraciones histoquímicas: ácido periódico-Schiff (AP-Schiff) para carbohidratos, azul de toluidina para proteínas, rojo de Sudán para suberina y florglucinol para la lignina. Algunos cortes obtenidos con el criostato se dejaron secar al aire y después de metalizados se examinaron con un microscopio electrónico de barrido (SEM) Cambridge S-4.

Los componentes celulares del leño se estudiaron mediante maceración ácida según el método de Jeffrey (Johansen, 1940). Las células se tiñeron con AP-Schiff.

La terminología utilizada en este trabajo es la seguida por Kozłowski (1971) y por Lyford (1980). Con el nombre de raíces leñosas comprendemos todas las raíces, gruesas y finas, incluidas las de diámetro inferior a 10 mm, que presentan crecimiento secundario del xilema (leño) que les confiere rigidez. En general su diámetro supera los 2 mm y aunque con dificultad, se pueden distinguir los anillos de crecimiento. El grupo llamado raíces finas flexibles o simplemente raíces finas, comprenden el conjunto de raíces de pequeño diámetro en las que el desarrollo del xilema no es suficiente para darles rigidez. Este grupo es conocido también con el nombre de raicillas o raíces fibrosas.

RESULTADOS

El sistema radicular se ha dividido en dos partes: sistema radicular central (SRC) y sistema radicular periférico (SRP) (Fig.1). El SRC abarcaba una zona aproximada de 1'5 m de radio alrededor del eje hasta unos 60 cm de profundidad y comprendía la corona radicular, raíces leñosas de primer, segundo, tercer orden y de órdenes menores y raíces finas. El SRP, externo al central, abarcaba una superficie de unos 6 m de radio y estaba constituido por las prolongaciones de las raíces gruesas y un gran número de raíces finas flexibles.

En el SRC las raíces formaban una estructura compacta en la que eran frecuentes fenómenos de anastomosis. El SRP era más laxo, las raíces estaban más distanciadas y no se observaron fenómenos de anastomosis.

El sistema radicular se iniciaba en la base del tronco (de unos 45 cm de diámetro) con la corona radicular. Esta quedaba dividida en 7 grandes raíces leñosas de primer orden que formaban el armazón del sistema hipogeo. Ninguno de estos ejes se pudo identificar como la raíz principal. Estos grandes ejes leñosos penetraban en el suelo para seguir dos direcciones preferentes, unas se disponían radialmente siguiendo un curso superficial perpendicular al eje de la planta (raíces gruesas horizontales), mientras las otras tomaban una dirección descendente más o menos oblicua respecto al eje (raíces gruesas descendentes) (Fig.1).

Las **raíces gruesas descendentes** eran excéntricas, de sección elíptica en sus primeros 60 o 80 cm y con el leño de aspecto compacto. Su superficie externa era

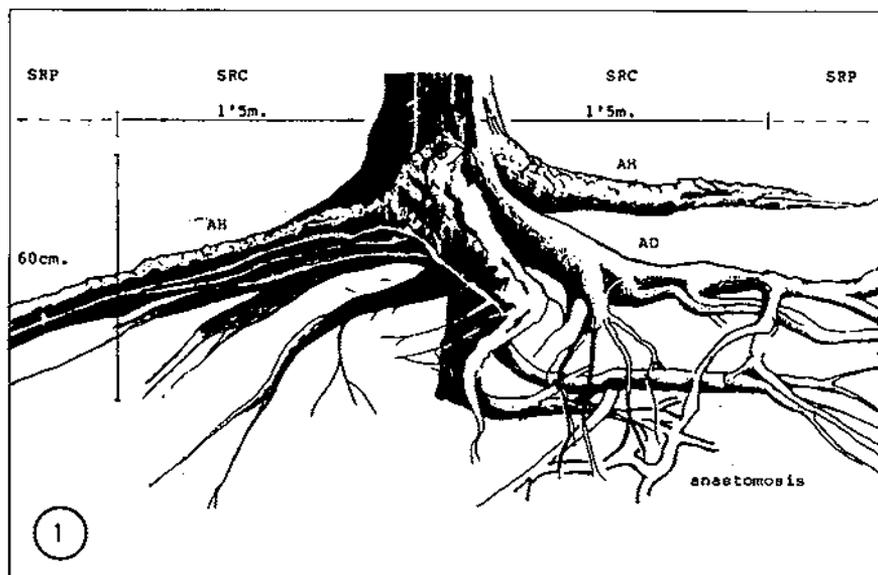


Figura 1: Esquema del sistema radicular del alcornoque estudiado donde se muestra la distribución de las raíces en el sistema radicular central y sistema radicular periférico.

SRC, sistema radicular central; SRP, sistema radicular periférico; AH, raíz horizontal; AD, raíz descendente.

lisa, de color gris plateado con numerosas lenticelas (Fig. 2 y 4-A). Estas raíces penetraban en el suelo hasta una profundidad de 40 a 60 cm y entonces cambiaban de dirección para orientarse horizontalmente, donde se dividían en raíces de segundo y tercer orden, de sección más circular (Fig. 4-F). Entre las raíces de segundo y tercer orden, de 4 a 8 cm de diámetro, orientadas horizontalmente, se observaban numerosas anastomosis que daban lugar a la formación de una estructura tridimensional parecida a una gran parrilla que aprisiona una enorme cantidad de suelo y ancla fuertemente el árbol (Fig. 3). Las anastomosis se habían formado por el crecimiento conjunto de los tejidos de dos, tres y hasta cuatro raíces (Fig. 4-B). Las raíces leñosas de tercer y órdenes inferiores, (Fig. 4-F), cada vez de sección más circular y de menor diámetro hasta reducirse aproximadamente a 0'5 mm, se introducían verticalmente en el suelo y perdían su rigidez, rompiéndose fácilmente durante la extracción.

Las **raíces gruesas horizontales** presentaban también leño de aspecto compacto y superficie lisa de color marrón gris oscuro con lenticelas. Estas raíces se localizaban a una profundidad no superior a los 20 cm, si bien, con frecuencia, tenían tramos expuestos al exterior donde formaban una capa de sùber de grosor considerable (Fig.4-C,D). A diferencia de las raíces gruesas descendentes, se caracterizaban por su menor excentricidad y por mantener el diámetro casi constante durante la mayor parte del recorrido. En el SRC eran circulares y no se bifurcaban. En el SRP también mantenían su diámetro muy



Figura 2-3: 2. Porción basal de una raíz gruesa descendente de primer orden, mostrando su superficie lisa con abundantes lenticelas. 3. Detalle de la zona de anastomosis. La fusión de ejes cruzados origina una estructura parecida a una gran parrilla. Nótese la presencia de anastomosis formadas por más de dos raíces (flechas).

constante al principio, durante unos 4 a 5 metros, para luego reducirlo gradualmente. Cuando el diámetro había disminuido más de la mitad del inicial, aproximadamente a unos 6 m de la base del árbol, se observaban bifurcaciones

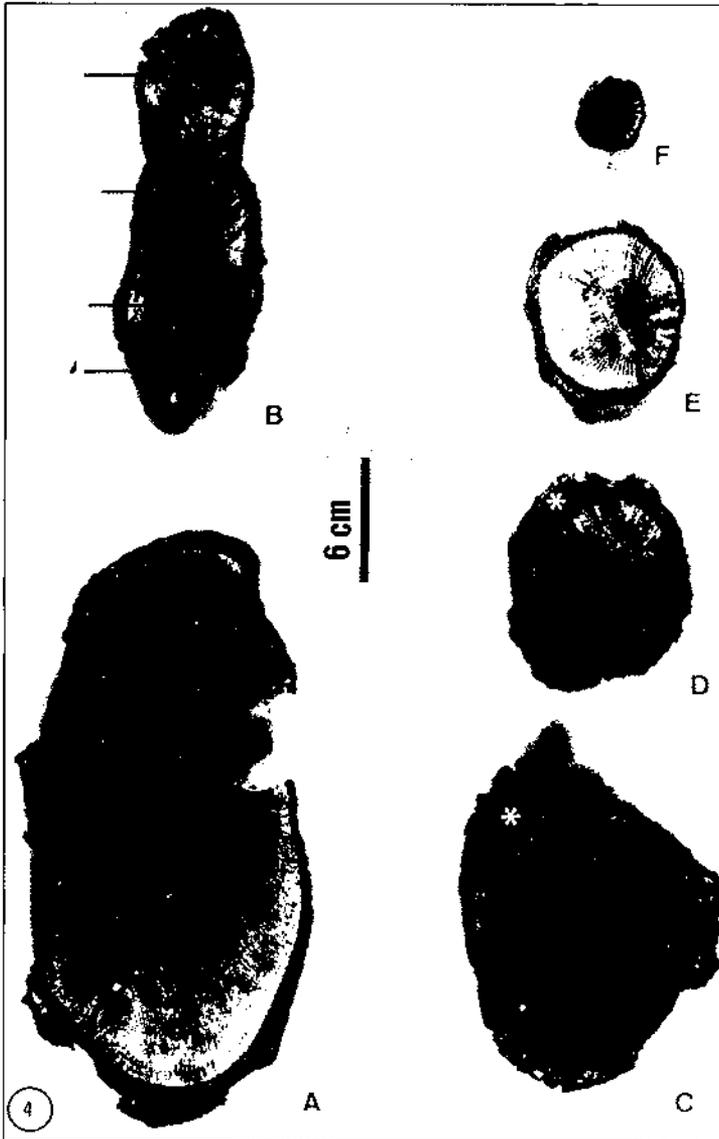


Figura 4: Secciones transversales de diferentes raíces 1/3 X A- Raíz gruesa descendente de primer orden de contorno elíptico mostrando su acentuada excentricidad. B. Anastomosis formada por la fusión de cuatro ejes cuyos núcleos son visibles en el leño (flechas). C y D. Raíces horizontales de primer orden de contorno más circular y excentricidad menos marcada. Se observa un considerable desarrollo de súber en las porciones expuestas al exterior (asterisco). E y F. Raíces descendentes de segundo y tercer orden respectivamente. Su contorno es casi circular.

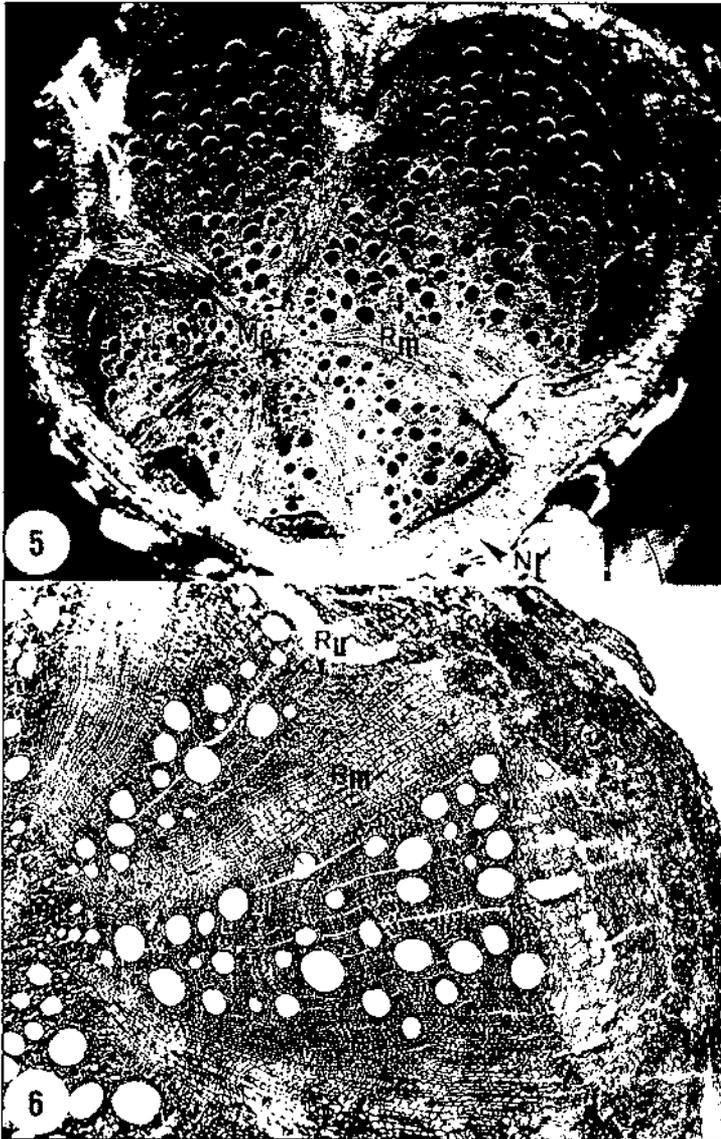


Figura 5-6: Raíz leñosa de 8mm de diámetro mostrando el aspecto poroso del leño.
 5. Imagen al SEM. En el leño se observan seis radios parenquimáticos y abundantes vasos anchos dispuestos aisladamente. En la parte externa del líber se observa una banda de nódulos leñosos. X 12. 6. Imagen al microscopio óptico. Obsérvense los radios uniseriados, la homogeneidad celular de los radios multiseriados y la disposición de fibras y vasos. X 27.

Li, liber; NI, Nódulos leñosos; Pe, peridermis; Rm, radios multiseriados;
 Ru, radios uniseriados.

formando ejes secundarios, terciarios y cuaternarios de sección elíptica que paulatinamente cambiaban de dirección, pasando de horizontales a verticales. Las ramificaciones finales terminaban en raíces leñosas finas de sección circular.

Una abundante población de **raíces finas flexibles**, de aspecto fibroso se disponían en la superficie de las raíces gruesas de primer y segundo orden, y eran visibles tanto en la región perteneciente al SRC como en el SRP en el que eran especialmente abundantes. Su diámetro era inferior a 2 mm. Este grupo de raíces por su extremada fragilidad no pudo ser extraído en la realización de este trabajo.

Histología de las raíces leñosas finas

Se ha estudiado la anatomía microscópica de las raíces leñosas de diámetro inferior a 10mm. En este grupo de raíces leñosas finas, el xilema secundario está bien desarrollado y presentan un grado de rigidez que facilita su extracción y permite distinguirlas de las raíces finas flexibles. Se caracterizan por el color marrón oscuro de la superficie y el aspecto muy poroso del leño (Fig. 5-6), si bien, en referencia a este punto, debemos notar que la observación de los cortes histológicos no mostró diferencias con la porción leñosa equivalente de las raíces leñosas gruesas. La peridermis era delgada y el felema se descamaba fácilmente indicando poca cohesión celular. La felodermis, muy poco conspicua, estaba formada por 2 a 4 capas de células parenquimáticas en continuidad con el líber. En el líber eran abundantes los nódulos leñosos, compuestos por esclereidas y fibras. Estos nódulos eran muy densos en la zona externa al líber donde tomaban el aspecto de una banda continua por debajo de la peridermis. En la parte interna los nódulos eran menores y estaban más dispersos. En el leño los elementos traqueales se disponían aisladamente. La alternancia de vasos y fibras de diferentes diámetros determinaba la presencia de anillos no muy bien definidos. Los radios parenquimáticos eran de dos tipos, uniseriados y multiseriados (Fig. 6). Los primeros, formados por una sola línea de células sólo eran visibles al microscopio. Los radios multiseriados de grosor 0'4 a 1 mm a nivel del cambium se encontraban distribuidos más o menos regularmente con una distancia interradyal, medida también a nivel del cambium, de unos 0'5 a 1'5 mm. Estos radios estaban formados por unas 20 líneas celulares homogéneas y finalizaban en conspicuos nódulos leñosos en el líber.

Los elementos vasculares del xilema consistían en elementos traqueales que se dividieron según su diámetro en anchos, de unos 150 μm de diámetro y 100 a 200 μm de longitud, y estrechos, de 50 a 80 μm de diámetro y en general de longitud comprendida entre 350 a 450 μm . Ambos mostraban placa perforada simple, engrosamientos secundarios escalariformes y prolongaciones a modo de apéndice en los extremos (Fig. 7 y 8). Esporádicamente se observaron algunas traqueidas. El esclerénquima estaba formado por fibras cuyos diámetros oscilaban entre 10 y 20 μm (Fig.8). La mayoría de las fibras medían entre 600 y 800 μm de longitud, pero era frecuente encontrar fibras más cortas de 300 a



Figura 7-8: Elementos traqueales de los vasos leñosos mostrando el engrosamiento de la pared celular de tipo escalariforme y la presencia de placa perforada simple con apéndice terminal (flechas). 7. Elemento traqueal de un vaso estrecho. X 386. 8. Elementos traqueales de un vaso ancho, a la derecha se observan varias fibras de xilema. X 239.

500 μm y algunas más largas, de 800 a 1000 μm . Además se observaron algunas fibras de lumen más ancho y mayor número de puntuaciones que podrían considerarse en la categoría de fibrotraqueidas. Un reducido número de fibras cuyo diámetro era mayor (19-27 μm) presentaban la pared secundaria más engrosada rica en poliuronatos. Las células parenquimáticas, tanto del parénquima axial como radial, eran de forma paralelepípeda y en ellas era frecuente la presencia de granos de almidón y taninos. Las células del parénquima radial eran mayores y su contenido de almidón superior.

Raíces blancas

Durante el proceso de excavación pudimos observar varios ápices radiculares notables por su diámetro, comprendido entre 1 y 5 mm, su elevada turgencia y

especialmente por su intenso color blanco. Estos ápices vivos, descritos como "raíces blancas", de aspecto carnoso y quebradizo, se disponían en los extremos de algunas raíces leñosas menores. Tenían pelos absorbentes y no mostraban signos de infección por micorrizas. De estos ápices se realizó un examen histológico. En la figura 9 observamos una sección de aproximadamente 1,8 mm de diámetro, obtenida a unos 22 mm del ápice. La estructura primaria de los tejidos muestra la epidermis, unicelular con numerosos pelos absorbentes; el córtex, constituido por células de parénquima con espacios intercelulares y el cilindro vascular. El córtex queda limitado externamente por la exodermis y internamente, por una conspicua endodermis. El cilindro central mide unos 600 μm de diámetro. Presenta un periciclo formado por dos a tres capas de células de paredes finas. En su interior se diferencian hasta ocho polos de xilema y ocho de floema situados alternadamente. En los polos xilemáticos se puede distinguir el protoxilema -localizado más externamente y con vasos de menor diámetro- del metaxilema con vasos mayores. La diferenciación del metaxilema no alcanza el centro de la raíz dejando en el interior un espacio medular ocupado por células parenquimáticas. En los polos floemáticos la distinción entre protofloema se hace difícil ya que con el crecimiento el protofloema tiende a colapsarse.

DISCUSIÓN

Los elementos que forman el sistema radicular del alcornoque estudiado -un ejemplar de semilla con un solo tronco- responden al tipo de organización anatómica propio de las raíces, sin que existan diferencias de organización entre las que siguen curso horizontal o descendente. Sin embargo en otras quercíneas con reproducción clonal, además de las raíces, se han distinguido otras estructuras especializadas en la reproducción vegetativa. Es el caso del *Q. gambelii* californiano estudiado por Tiedemann et al. (1987), en el que se describen tres componentes morfológicos hipogeos: lignotúber, rizomas y raíces. Debemos notar que en el alcornoque es importante la formación de rebrotes a partir de la corona o de otras porciones del sistema radicular (Natividad, 1950). Además, en trabajos anteriores (Verdaguer y Molinas 1989) pudimos comprobar que en los plantones jóvenes la capacidad de rebrote se encuentra muy desarrollada debido a la presencia, en la región del cuello de la raíz, de una zona diferenciada en la que se acumulan grupos de yemas latentes y donde la presencia de almidón es abundante. Esta región, derivada del nudo cotiledonar, puede ser considerada como un verdadero lignotúber. La ausencia en el alcornoque adulto estudiado de algún equivalente al lignotúber, sugiere que este pueda tener carácter transitorio y desaparecer paralelamente a la maduración de la planta. Este hecho, común en otras plantas que desarrollan lignotúber (Chattaway, 1958), corroboraría que disminuya con la edad la capacidad regenerativa del alcornoque.

Por otra parte, la estructura del sistema radicular del alcornoque descrita en este trabajo, caracterizada por la codominancia de varios ejes horizontales y descendentes, sin que se pueda identificar la raíz pivotante propia de los estadios

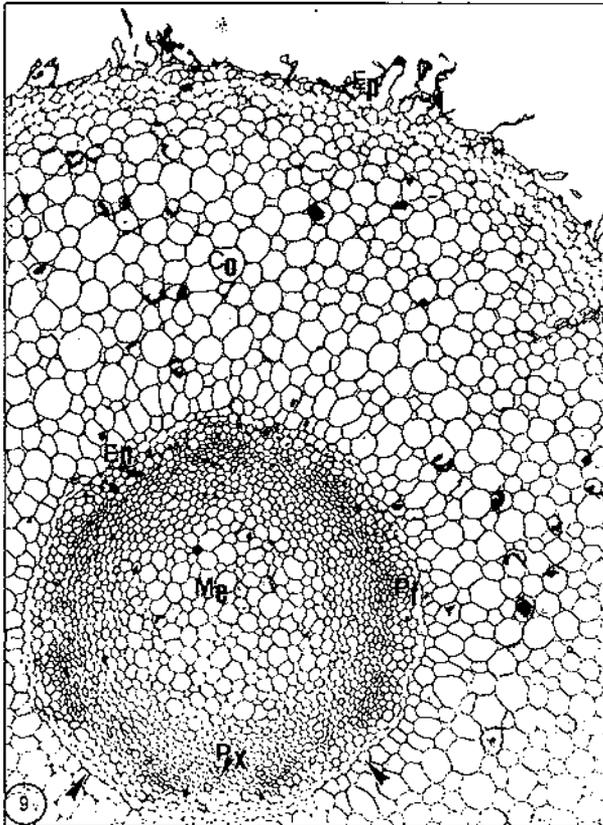


Figura 9: Sección de una raíz primaria al MO donde se observa la epidermis, el parénquima cortical o córtex, la endodermis y el cilindro central. En el cilindro central se distinguen ocho polos de floema y dispuestos alternadamente algún elemento del xilema. En el interior del cilindro se localiza el parénquima medular. X 104.

Co, córtex; En, endodermis (flechas); Ep, epidermis; Mc, médula; Pf, polo de floema ;
Px, polo de xilema.

juveniles, coincide con la descrita por Lyford para las etapas de madurez de *Q. rubra*. La existencia de raíces horizontales y descendentes parece relacionada con las distintas funciones que desempeñan. Según Natividad (1950), las raíces superficiales contribuyen a la regeneración vegetativa mediante la formación de renuevos, incluso en zonas alejadas de la base del árbol. Otra función atribuida a las raíces horizontales es mantener el sistema radicular aireado cuando el suelo se encuentra sobresaturado (Phillips 1912). Las raíces descendentes tienen una clara función mecánica, manteniendo el árbol fuertemente anclado, función que comparten con las raíces anastomosadas del sistema radicular central. Se ha comprobado que en zonas con fuertes vientos la presencia de anastomosis es mayor (Graham, 1966). Otro aspecto importante de las anastomosis, que ya fue

destacado por Marshall (1942, cit. Graham 1966), es la posible protección frente al estrangulamiento de las raíces en contacto cuando están sometidas a una presión superior a la habitual. Sería interesante comparar el desarrollo de las raíces horizontales y descendentes en distintos tipos de suelo y estudiar su participación relativa en la reproducción clonal. Otro punto importante a estudiar sería la transformación de un modelo con raíz pivotante, propio de los estadios juveniles de la planta, al modelo adulto descrito.

Los datos aportados por el estudio de las raíces blancas muestran una organización tisular equivalente a la descrita por Mogensen (1967) para plántulas de *Q. volutina* y *Q. alba*. Un hecho característico de las quercíneas es la presencia de un espacio medular en el interior del cilindro central.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado gracias a la ayuda recibida de la Comisión de las Comunidades Europeas para el desarrollo del proyecto "Biología del Alcornoque" (MA1B105-E), gracias a la Fundación Caja de Barcelona al otorgar una ayuda para el proyecto "Mecanismos adaptativos de l'alzina surera a l'ambient mediterrà: El sistema radicular maduro, caracterització i funcions" y a la beca concedida por el Exmo. Ayuntamiento de Palafrugell a Dolors Verdguer i Murlà.

Bibliografía

- BONET S. & MOLINAS M 1983. Utilitat del glicol metacrilat (GMA) en l'obtenció de talls semifins per a Histologia. *Annals Secció Ciències Col·legi Universitari de Girona*.8: 21-29.
- CANADELL J. & F.RODÀ 1988. Root biomass in a montane mediterranean forest. *Canadian Journal of Botany* (en premsa).
- CHATTAWAY M. 1958. Bud development and lignotuber formation in Eucalyptus. *Australian journal of Botany* 6: 103-115.
- CHRISTODOULAKIS N.S. & PSARAS G.K. 1988. A contribution to the root study of the evergreen sclerophylls anatomy of the primary root of *Quercus coccifera* L. *Flora* 180: 445-453.
- EL ALAQUI H. 1978. Étude expérimentale de la morphogénèse du système racinaire du semis de chene-liège. (*Quercus súber* L.) Tesis doctoral. Université de Nancy (France).
- FAHN A. 1971 *Plant anatomy*. London: Pergamon Press.
- GRAHAM B. & BORMANN F. 1966 Natural root grafts. *The Botanical Review* 32:254-292
- JOHANSEN D. 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- KOZLOWSKI T.T. 1971. *Growth and development of trees*. London: Academic Press.
- LYFORD W. 1980 *Development of the root system of northern red oak (Quercus rubra L.)*. Harvard Univ.(Mass.): *Harvard Forest Paper* 21; 30pp.
- MOGENSEN L. 1967 A contribution to the development anatomy of the root of Quercus L. *Iowa State Journal of Science* 41: 413-423.
- MULLER C.H. 1951 The significance of vegetative reproduction in Quercus. *Madroño* 11: 129-137.
- NATIVIDADE V. 1950. *Subericultura*. Lisboa: Ministério da Agricultura, Pescas e Alimentação. Direcção Geral das Florestas.
- PHILLIPS F. 1912. Emory oak in southern Arizona. US Dept Agriculture. Forest Service Circular 201. .
- TIEDEMANN A.R., CLARY W.P. & BARBOUR R.J. 1987. Underground systems of Gambel oak (*Quercus gambelii*) in central Utah. *American Journal of Botany* 74: 1065-1971.

- VERDAGUER D. & MOLINAS M. 1989 El desarrollo del embrión durante la maduración y germinación de la bellota. *Scientia Gerundensis* 15: 31-39.
- YIN X., PERRY J. & DIXON R. 1989. Fine-root dynamics and biomass distribution in a *Quercus* ecosystem following harvesting. *Forest Ecology and Management*, 27:159-177.