

BIOMASA, PRODUCCIÓN Y DESFRONDE EN EL PINAR CON ACEBO DE SAN JUAN DE LA PEÑA (HUESCA)¹

P O R

J. PUIGDEFÁBREGAS² Y B. ALVERA²

INTRODUCCIÓN

Una parte considerable de los datos disponibles sobre producción primaria y ciclos materiales en ecosistemas forestales, provienen de plantaciones o bosques cerrados. A continuación, pretendemos presentar una primera síntesis de los resultados obtenidos en un bosque natural con huecos frecuentes en el vuelo.

Las características generales del bosque estudiado han sido ya descritas (17), por lo que tan sólo vamos a mencionar los hechos más importantes que puedan servir de referencia. El macizo de San Juan está constituido por los restos de un sinclinal de conglomerados masivos que descansa sobre las margas de la Depresión Media pirenaica, formando un relieve invertido. El pinar se desarrolla sobre una tierra parda podsolizada de buena profundidad (100 cm.) y aparece dominado por *Pinus sylvestris* e *Ilex aquifolium*, con *Fagus sylvatica* en las depresiones, constituyendo una muestra bastante representativa de los bosques montanos pirenaicos no excesivamente secos ni fríos. Presenta dos estratos bien diferenciados, uno de 0 a 6,5 m. y otro de 6,5 a 19 m. de altura. El vuelo cubre sólo un 62 % de la superficie y los claros herbosos, que ocupan un 22 % del terreno, están dominados por *Brachypodium pinnatum*, *Agrostis tenuis* y *Pseudoscleropodium purum*. La tabla 1 presenta las características más importantes de la parcela donde se tomaron las medidas.

1 Contribución núm. 6 a *Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: Pinar con acebo de San Juan de la Peña*. Comunicación presentada al Seminario sobre Estructura y Estabilidad del Ecosistema, celebrado en Sevilla del 28 al 30 de noviembre de 1974.

2 Centro pirenaico de Biología experimental, Jaca.

TABLA 1

CARACTERÍSTICAS DE LA PARCELA MUESTRA

Superficie	2.500 m ² .
Altitud	1.230 m. s/M.
Orientación... ..	SW.
Pendiente	12 %.
Temperatura media anual.	8° C.
Precipitación anual	931 mm.
Densidad, vuelo... ..	836 vástagos mayores de 4 cm. diámetro por Ha.
Densidad, subvuelo... ..	1.080 vástagos mayores de 4 cm. diámetro por Ha.
Área basimétrica.	52,32 m ² /Ha.
Volumen parabólico fus- tes... ..	400,48 m ³ /Ha. (incluida corteza).

MÉTODOS

Un grupo de procedimientos para estudiar la estructura y producción primaria neta en ecosistemas forestales, se basa en el análisis de relaciones alométricas. Las técnicas en este sentido iniciadas por KITREDGE (10), se han utilizado y perfeccionado desde entonces por numerosos investigadores. Ultimamente, han recibido una formulación más completa con el fin de adaptarlas a los sistemas naturales con fuerte heterogeneidad de especies, edades, formas, etc. (34). Conocidas por análisis de dimensiones, estas técnicas constituyen, a pesar de sus limitaciones, el procedimiento más potente y versátil de que hoy disponemos para analizar estructuras tan complejas como los bosques naturales.

En el estudio de San Juan de la Peña, se utilizaron estos métodos con ligeras modificaciones. La mayor parte de las medidas se tomaron en invierno de 1972, tan sólo algunas fracciones menores, como flores, frutos, etc., se estudiaron al tiempo de su aparición en primavera del mismo año.

La técnica se basa en un sistema de regresiones, en general logarítmicas, entre una serie de variables independientes, fáciles de medir y un conjunto de variables dependientes de costosa evaluación, como son las biomásas, producciones y superficies de las distintas estructuras que integran el individuo: hojas, ramas, corteza y madera del fuste, raíces, etc.

Obtuvimos los parámetros de las regresiones a partir de una muestra de 15 a 20 individuos para cada una de las principales especies, seleccionados de modo que cubrieran el intervalo de tamaños existentes en la masa a estudiar. Esas regresiones nos sir-

vieron para estimar la biomasa y producción de cada uno de los árboles de la parcela, utilizando como variables independientes el diámetro normal, el volumen parabólico, la superficie cónica o una estimación del incremento anual de volumen, todas ellas referidas al fuste y calculadas a partir de cuatro medidas sencillas que se tomaron en cada individuo: el diámetro normal, el espesor de corteza, el incremento radial de la madera, todas a 1,30 m. y la altura total del fuste.

Como las predicciones basadas en regresiones logarítmicas presentan una desviación que puede ser importante cuando la varianza de las estimaciones es grande, hemos optado por corregir sistemáticamente los valores estimados multiplicándolos por el factor $e^{s^2/2}$, siendo s^2 la varianza de las estimaciones (13).

Para calcular las dimensiones del subvuelo, arbustos menores de 4 cm. de diámetro y estrato herbáceo, nos apoyamos más en las relaciones de aquéllas con el peso seco de los ramos con hojas producidas el último año que en las regresiones antes mencionadas. Para ello cortamos los crecimientos anuales y los separamos por especies en 50 parcelas de 0,5 × 2 m. dispuestas al azar en 2.500 m².

La suma de todos los valores obtenidos nos suministró una estimación de las biomásas, producciones y superficies totales, referidas a unidades superficiales de terreno.

Los coeficientes de variación de las estimaciones obtenidas a partir de las ecuaciones de regresión oscilan alrededor del 15 % para los valores del fuste, del 30 % para las ramas, hojas y demás dimensiones de la copa y entre el 30 y el 70 % para la madera muerta en pie. Estas cifras se hallan dentro del intervalo de valores obtenido por otros autores (20, 34, 35) y proporcionan una idea del error inherente a cada tipo de estimación.

Por último, creemos útil señalar algunos puntos débiles de la metodología. El primero y más importante reside en la estimación de la producción anual de madera y corteza en la copa. El cociente entre el peso seco leñoso de una rama y su edad, constituye evidentemente una subestimación del incremento de peso anual, por lo que se corrige multiplicándolo por un factor o tasa de crecimiento B calculado a partir de la regresión $B_r = A(\text{edad}) B$, donde B_r es el peso seco de madera y corteza de la rama. Las bases y limitaciones de este proceder han sido discutidas por WHITTAKER (31), pero en todo caso, los coeficientes de correlación suelen ser bajos, debido a las diferencias de vigor existentes en la población de ramas.

La estimación de la superficie de las ramas constituye otro punto débil. Se ha realizado concibiendo la divaricación de la rama

como un segmento basal de primera generación que se bifurca en dos segmentos de segunda generación y menor diámetro, los cuales se bifurcan a su vez dando cuatro de tercera generación y todavía menor diámetro y así sucesivamente. Este modelo permite una aproximación razonable de la superficie de la rama (33) conociendo su diámetro basal, su longitud así como el número y diámetro medio de tallos del año o terminaciones.

No hemos considerado la biomasa ni producción de raíces finas, menores de 5 mm. de diámetro. Su estimación requiere un tipo de muestreo que no hemos realizado todavía. Los datos existentes a este respecto son muy escasos, pero las determinaciones realizadas en Solling (7) permiten suponer que la producción anual debería aumentarse por este concepto entre 100 y 200 g/m²/año.

Por otra parte, una fracción de la producción neta anual, retorna al suelo con el desfronde, y otra es consumida por fitófagos. Los métodos utilizados desprecian la primera y el consumo de fitófagos se intenta estimar para las hojas, pero no para las restantes fracciones. Aunque existen evidencias de que las cantidades despreciadas son pequeñas (4) conviene tener conciencia de una ligera subestimación en la productividad neta.

El desfronde o retorno de materia orgánica al suelo se determinó por varios procedimientos. Las hojas, flores, ramas finas y demás fracciones pequeñas se colectaron en 10 cajas de 0,25 m² con fondo de malla fina y dispuestas al azar. Las recolecciones se efectuaron en intervalos oscilantes entre 7 y 30 días, según la intensidad de la caída. Las ramas de diámetro superior a 1 cm. se recogieron dos veces al año en 15 parcelas de 25 m². distribuidas también al azar. Hemos considerado que el retorno al suelo del estrato herbáceo equivale a su producción anual. Una vez al año, realizamos un marcado de los árboles muertos en pie y caídos en 1 hectárea, lo que nos permite evaluar la mortalidad y retorno al suelo de los fustes. Sin embargo queremos señalar que las observaciones aquí presentadas constituyen una primera aproximación, pues se basan sólo en datos de un año, de octubre de 1971 a octubre de 1972.

BIOMASAS

Los bosques maduros de coníferas en la taiga, presentan biomasa de unos 35.000 g/m² (18). En climas templados fríos de montaña, son frecuentes cifras más elevadas, como ocurre con los bosques de *Tsuga* en el Himalaya (9) que superan los 40.000 g/m² y probablemente también con nuestros abetales, si bien carecemos de datos pirenaicos.

El pinar de San Juan, presenta una biomasa total de 25.769 g/m², cifra relativamente baja y que corresponde a un estado poco maduro. La concentración de la biomasa en el volumen ocupado por la porción aérea del ecosistema (biomasa aérea por m² dividida por la altura ponderada), es de 1,3 kg/m³ coincidiendo prácticamente con la media de los valores encontrados por diversos autores (9, 29).

La tabla 2 presenta la distribución de biomasa en los distintos órganos y estratos. La zoca y raíces gruesas representan aproximadamente una quinta parte de la biomasa total, de acuerdo con numerosas observaciones realizadas en bosques de coníferas (14, 29).

TABLA 2
BIOMASAS (g/m² materia seca)

	Vuelo	Subvuelo	Total
Madera fuste	13.038	527	13.565
Corteza fuste	1.574	80	1.654
Ramas (madera y corteza)	3.419	329	3.748
Tallos annotinos	85	10	95
Flores y frutos	7	—	7
Hojas	1.148	198	1.346
<i>Total aéreo</i>	19.271	1.144	20.415
Zocas y raíces gruesas ¹	4.998	356	5.354
<i>Total aéreo y subterráneo</i>	24.269	1.500	25.769
Materia orgánica muerta en pie	1.990	20	2.010

¹ Diámetro mayor de 5 mm.

En cuanto a la distribución de la biomasa aérea cabe destacar la importancia del subvuelo con casi un 6 %, la escasa proporción de fustes, un 72 % y sobre todo de madera, apenas un 64 %. En los bosques maduros, el subvuelo suele ser despreciable y los fustes representan más de un 80 % del peso total aéreo.

La proporción de biomasa en madera y corteza de las ramas respecto a la del fuste depende bastante de la composición específica del bosque, pero suele ser elevada en bosques jóvenes, 40 % en *Pinus sylvestris* de 20 años (14), o sometidos a un fuerte control ambiental, 40-80 % en *Pinus pumila* a 2.500 m. s/M (28), descendiendo a valores de 10-15 % o incluso inferiores en bosques maduros (14, 24). La proporción encontrada por nosotros, 25,3 %, bas-

tante elevada, se relaciona con el carácter abierto del pinar, con huecos frecuentes.

La biomasa foliar de los pinares oscila entre 400 y 1.400 g/m² (9) con observaciones frecuentes entre 600 y 1.000 g/m² (22, 14, 18). Sin embargo, estos valores parecen elevarse mucho en alta montaña, SHIDEI (28), encontró biomásas superiores a 2.200 g/m² en *Pinus pumila* a 2.500 m s/M y parece probable que este efecto altitudinal deba atribuirse a un descenso del punto de compensación de las hojas provocado por la disminución de temperatura.

El pinar de San Juan, presenta una biomasa foliar de 1.346 g/m², situándose cerca del extremo superior del intervalo de valores antes mencionado.

La cantidad de hojas soportada por unidad de peso de ramas (madera y corteza) aumenta con las proporciones del fuste. Salvo en bosques jóvenes, la mayor parte de las observaciones oscilan entre 0,5 y 1 gramo de hojas por gramo de madera y corteza en ramas (2, 14, 11, 12, 21, 24, 26, 28). En nuestro bosque hemos encontrado un valor muy bajo, 0,35 g/g, que revela la importancia del sostén o almacén de las copas.

No hemos considerado la madera muerta en pie como integrante de la biomasa, pero es indudable que constituye un elemento estructural de primer orden. El valor encontrado por nosotros, 2.010 g/m², se acerca al 10 % de la biomasa aérea. Una parte importante, 1.460 g/m² corresponden a ramas y el resto a fustes. Las medidas cuantitativas de madera muerta en pie son muy escasas, en bosques relativamente maduros suele oscilar entre 500 y 1.000 g/m² (14) aunque la magnitud de esta categoría depende sobre todo de la producción y de los factores ambientales que regulan su retorno al suelo.

Producción neta. — Revisando la información disponible en el Pacífico oriental (9) KIRA y SHIDEI (9), indican que las observaciones de producción aérea neta en pinares, oscilan en un intervalo muy amplio de 500 a 3.000 g/m²/año, con una frecuencia máxima entre 900 y 1.200 g/m²/año.

Actualmente parece aceptarse de modo general, que la producción primaria neta anual aumenta al progresar la sucesión, para alcanzar un máximo en un estadio intermedio y descender luego, estabilizándose en un valor consistente con el balance respiración-fotosíntesis y con el flujo de los ciclos materiales que predominan en el ecosistema maduro. En pinares de *Pinus sylvestris*, diversos autores (14, 19) han señalado máximos de producción neta aérea entre 1.700 y 2.200 g/m²/año, cuando el vuelo alcanza los 30-50 años de edad. WHITTAKER (32), en los Apalaches y tratándose de

bosques maduros, encuentra valores de producción neta aérea convergentes entre 900 y 1.200 g/m²/año, los valores superiores a 1.500 g/m²/año coinciden con bosques claramente inestables o sucesionales. El valor observado en San Juan de la Peña, relativamente elevado, 1.756 g/m²/año, puede interpretarse también en este sentido, el bosque abierto, con huecos frecuentes, mantendría un carácter inestable o «juvenil». Otorgando a la biomasa subterránea una tasa de renovación semejante a la que presenta la parte aérea, tendríamos una producción primaria neta total de 2.219 g/m²/año, excluyendo las raíces menores de 5 mm. de diámetro (tabla 3).

TABLA 3
PRODUCCIÓN NETA (g/m²/año)

	Vuelo	Subvuelo	Total
Madera fuste	389	43	432
Corteza fuste	41	7	48
Ramas (madera y corteza)	517	64	581
Tallos annotinos	85	10	95
Flores y frutos	85	20	105
Hojas	415	80	495
<i>Total aéreo</i>	1.532	224	1.756
Zoca y raíces gruesas ¹	397	66	463
<i>Total aéreo y subterráneo</i>	1.929	290	2.219

¹ Suponiendo la misma tasa de renovación que la observada en la biomasa aérea. Raíces mayores de 5 mm. de diámetro.

La tabla 4 muestra la distribución de la producción anual en hojas, fustes y ramas, utilizando datos obtenidos en bosques de coníferas por diversos autores. Puede observarse que la variabilidad es mínima para las hojas. Por lo que respecta a la producción de fustes (480 g/m²/año) y hojas (495 g/m²/año) el pinar de San Juan no difiere mucho de las medias de la tabla. No así la producción de madera y corteza en las ramas, que con 581 g/m²/año, supera los valores observados en otros bosques y representa el 134 % de la producción de madera en el fuste cuando las proporciones más frecuentes oscilan entre 42 y 137 % en el caso de arbustos (32) y entre el 28 y 90 % cuando se trata de árboles (32).

La tasa relativa de crecimiento de madera y corteza en ramas suele ser superior a la del fuste. El valor encontrado por nosotros, 15,5 % se sitúa en el extremo superior de las observaciones frecuentes que oscilan entre el 10 y el 16 %. Como ya hemos comenta-

TABLE 4
DISTRIBUCIÓN DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA EN BOSQUES DE CONÍFERAS
(g/m²/año)

Especie	Referencia	Edad	Fuste	Ramas	Hojas
<i>Pinus sylvestris</i>	(14)	20	363	230	360
<i>Pinus pumila</i>	(28)	22	318	153	704
»	(28)	22	278	133	792
»	(28)	26	710	400	342
<i>Abies sachalinensis</i>	(26)	26	710	400	342
<i>Thujaopsis dolabrata</i>	(27)	27	674	144	358
<i>Picea excelsa</i>	(24)	39	854	85	482
<i>Pinus pumila</i>	(28)	40	133	102	552
»	(28)	45	364	310	676
<i>Picea excelsa</i>	(24)	45	445	201	224
»	(24)	46	572	260	473
»	(24)	46	575	243	458
»	(24)	47	799	238	359
»	(24)	47	799	238	359
<i>Pinus sylvestris</i>	(14)	55	497	51	434
<i>Picea excelsa</i>	(12)	56	469	221	490
»	(2)	—	300	188	374
»	(2)	—	466	221	361
»	(11)	80	276	170	414
»	(12)	85	324	179	525
Media			468	196	465
Coef. variación. ...			42,2%	42,3%	30,8%

do al tratar de los métodos, la producción de ramas se estima con base en un factor de crecimiento o exponente B de la ecuación $B_r = A(\text{edad})^B$, siendo B_r el peso seco de madera y corteza de la rama. La tabla 5 presenta los valores de B obtenidos por regresión así como los coeficientes de correlación para distintas especies y ecosistemas. Los factores de crecimiento suelen ser inferiores a 2 en los arbustos y oscilan entre 2 y 3 en los árboles, los coeficientes de correlación pueden ser muy bajos en los primeros debido a la mayor heterogeneidad de vigor en las poblaciones de ramas. Los factores de crecimiento observados en San Juan son muy elevados, tanto en árboles como en arbustos y mayores que los registrados en El Boalar de Jaca, pinar relativamente abierto pero con orientación norte.

La producción de flores y frutos alcanza 105 g/m²/año, cifra respetable y que corresponde en su mayor parte a las inflorescencias masculinas de *Pinus sylvestris*. Esta cantidad representa un 6 % de la producción neta aérea, valor próximo a los obtenidos en otros bosques de esta especie 6,2 % en El Boalar de Jaca (no publicado), 6,3 % (14).

TABLE 5
FACTORES DE CRECIMIENTO EN RAMAS

	Referencia	B ¹	r ²
ÁRBOLES			
<i>Pinus sylvestris</i>	San Juan de la Peña*	3,17	0,827
»	El Boalar de Jaca**	2,43	0,899
<i>Quercus sp.</i> (quejigo) ...	El Boalar de Jaca**	2,65	0,763
<i>Pinus echinata</i>	(35)	2,41	
<i>Quercus alba</i>	(35)	2,92	
»	(34)	2,87	0,905
<i>Liriodendron tulipifera</i> .	(35)	3,08	
<i>Pinus rigida</i>	(34)	2,39	0,784
<i>Quercus coccinea</i>	(34)	2,82	0,841
ARBUSTOS			
<i>Ilex aquifolium</i>	San Juan de la Peña*	3,14	0,875
<i>Quercus ilicifolia</i>	(34)	1,97	0,753
<i>Gaylussacia baccata</i> ...	(34)	1,82	0,677
<i>Vaccinium vacilans</i>	(34)	1,20	0,348

1 Exponente B de la ecuación $B_r = A(\text{edad})^B$, donde B_r es el peso seco de madera y corteza de la rama.

2 Coeficiente de correlación de la regresión con que se estimaron los parámetros de la ecuación anterior.

* Valores obtenidos en el bosque a que se refiere el presente estudio.

** Resultados no publicados.

Por último cabe resaltar que, gracias a su tasa de renovación elevada, el subvuelo aporta un 13 % de la producción primaria cuando apenas alcanza el 6 % de la biomasa vegetal.

Desfronde. — El peso seco de materia orgánica que retornó al suelo desde octubre de 1971 a octubre de 1972 asciende a 491,3 g/m² y su distribución anual presenta un ritmo estacional muy marcado (1), en otoño, tiene lugar la caída del 75 % de las acículas. El máximo secundario estival corresponde a las hojas de acebo y flores de pino (1). Otro máximo, menos importante en enero y febrero se debe a la caída de ramillas que se rompen fácilmente con el hielo y el roce entre las copas.

Las hojas representan el 58 % del desfronde total (tabla 6). KIRA y SHIDEI (9) indican que en bosques maduros esa proporción descendería al 50 %. Sin embargo otras revisiones (5, 18) muestran que la mayoría de las observaciones disponibles no han tenido en cuenta la caída de fustes ni el desramado. RODIN (18), indica que la deshojadura propiamente dicha, es decir las hojas, flores, fru-

tos, ramillas, yemas y escamas oscila entre el 50 y el 70 % del desfronde total. En nuestro caso esa proporción se eleva al 94 %; el bosque, lejos todavía del estado estacionario, experimenta una acumulación de biomasa en estructuras de sostén y, por tanto, un débil retorno de esas estructuras al suelo.

La caída de acículas y de hojas de acebo representan el 48 % y el 55 % respectivamente de la producción neta en esas categorías. Los muestreos realizados indican que el peso medio por acícula caída en los colectores es inferior en un 30 % al que presentan las acículas en la copa. Por otra parte, el consumo de material foliar por parte de fitófagos es bajo, 0,28 % para el pino y 6,35 % para el acebo. Estas consideraciones permiten suponer que, en el año estudiado, la salida del compartimento «hojas» por deshoje, consumo y pérdidas de peso varias, representa aproximadamente un 80 % de la entrada por producción. Como el 20 % restante puede atribuirse a errores de muestreo y a la variabilidad interanual en la producción de hojas (3), parece razonable considerar la biomasa foliar en situación prácticamente estacionaria.

TABLA 6
DESFRONDE

	Desfronde (g/m ² /año)	% de la producción anual neta en la categoría
Acículas de pino	201,3	48,5
Hojas subvuelo	44,1	55,1
Flores y frutos	36,0	34,3
Ramas finas, corteza, yemas y varios	113,1	19,8
	133,7	
Ramas gruesas	20,5	
Fustes	4,2	0,9
Total	419,3	23,9

La caída de flores y frutos representa un 34 % de la producción de los mismos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que de los 105 g/m²/año producidos, casi 5 g/m²/año corresponden a frutos de acebo, consumidos prácticamente en su totalidad, sobre todo por mirlos, 15,4 g/m²/año corresponden a flores de acebo, no identificadas como tales en la deshojadura colectada y la producción de conos puede estimarse en 7,2 g/m²/año, mientras la caída se ha

valorado en 9,2 g/m²/año, cifras bastante semejantes. La diferencia entre la producción y la caída hay que atribuirla sobre todo a las inflorescencias masculinas de pino. El peso medio por flor en el árbol es de 7 mg, mientras las colectadas con la deshojadura en el mes de junio pesan 1,7 mg. Ese 76 % de pérdida en peso debe atribuirse en su mayor parte a la liberación del polen. La producción de flores de pino se estima en 78,4 g/m² y la caída en el mismo año 26,8 g/m², la diferencia representa pues un 67 % de la producción. Como ese porcentaje es bastante similar a la pérdida de peso de las flores, antes mencionada, podemos pensar que las estimaciones de producción y caída son consistentes y que la producción anual de polen oscila entre 50 y 60 g/m² (un 70 % de las flores producidas).

La caída de ramas y fustes representa apenas un 20 y un 1 % de sus respectivas producciones anuales. Entre las estructuras vivas de sostén y el mantillo se intercala otra categoría. La madera muerta en pie, que en el tiempo de su permanencia sobre el árbol, experimenta una predescomposición. No sabemos que haya sido valorada cuantitativamente esta pérdida de peso, pero los datos recopilados en bosques maduros por (18) indican que el desramado apenas alcanza el 70 % de la producción de madera y corteza, lo que nos induce a suponer que la magnitud de esa predescomposición es importante.

La biomasa foliar alcanza un nivel estacionario antes que las estructuras de sostén (14) y éstas, sobre todo en bosques de elevada productividad, lo hacen antes que la madera muerta en pie, cuyo equilibrio no se consigue hasta que la mortalidad de fustes y ramas alcanza valores relativamente estables.

En nuestro caso la diferencia entre la producción y la caída de estructuras de sostén, sugiere que el bloque fustes, ramas y madera muerta en pie, se halla todavía lejos del nivel estacionario, experimentando una acumulación de materia orgánica.

Superficie y tasa de asimilación foliar. — El índice foliar es bastante alto, 11,95 (tabla 7) y probablemente hay que situarlo próximo al extremo superior de los valores observados en bosques de coníferas 6-11,7 (30), 7,8-12,8 (29), 10-15 (22), especialmente tratándose de pinares, donde suele oscilar entre 8 y 10 (6,14).

El cociente entre el peso y la superficie de las hojas puede constituir un indicio de xeromorfia en los sistemas fotosintéticos, siendo más elevado en ambientes secos. El bosque estudiado, a pesar de su orientación al sur, presenta valores relativamente bajos, 10,96 mg/cm² en el estrato arbóreo. Esto hace pensar que las nieblas y condensaciones de ascenso, frecuentes en la parte alta del

TABLA 7

SUPERFICIES Y TASA DE ASIMILACIÓN FOLIAR NETA

	Vuelo	Subvuelo	Total
Índice foliar (m ² /m ²) (a)	10,47	1,48	11,95
Superficie corteza fuste y ramas (m ² /m ²) (b)	5,76	0,55	6,31
a/b	1,82	2,69	1,69
Producción anual aérea neta/ /biomasa foliar (g/g)	1,33	1,13	1,30
Producción anual aérea neta/ /índice foliar (g/g m ²)	146	151	147
Producción anual madera fuste/ /biomasa foliar (g/g)	0,339	0,217	0,320
(Peso seco/superficie) hojas (mg/cm ²) ...	10,96	6,69 ²	—

2 Incluyendo ambas caras del limbo.

macizo de San Juan, dan lugar a una cierta benignidad climática. Valores inferiores se han detectado en las umbrías prepirenaicas expuestas a los vientos del NW (entre 8 y 9 mg/cm² en El Boalar de Jaca (*Pinus sylvestris*), resultados no publicados), en ambientes húmedos de los Apalaches (7,06 mg/cm² en *Pinus echinata*, (35)), y en las islas Británicas (9,5 mg/cm² en *Pinus sylvestris* y 9,01 mg/cm² en *Pinus nigra* (14)), pero superiores en la costa atlántica de U. S. A. (11,33 mg/cm² en *Pinus rigida* (34)) y muy superiores en Rusia continental (21 mg/cm² en *Pinus sylvestris* (30)).

El cociente entre las superficies foliares y las de corteza en fuste y ramas, aunque las observaciones son muy escasas, parece oscilar entre 1,7 y 3 en bosques no excesivamente maduros ((33) y resultados no publicados en El Boalar de Jaca). En San Juan hemos encontrado un valor global de 1,89, algo superior en el subvuelo, 2,69. Esta relación, a través del balance respiración-fotosíntesis, debe ser uno de los factores que limitan el tamaño de los árboles (33) aunque no existen todavía datos suficientes para describir cuantitativamente sus efectos.

El cociente entre la producción anual neta y el peso o superficie del sistema fotosintético constituye la llamada tasa de asimilación neta de las hojas (NAR) y es un buen índice para comparar el potencial productivo de ecosistemas forestales.

NAR: Suele ser menor en coníferas que en caducifolios (tabla 8). Estos últimos deben reponer todo su sistema fotosintético en un tiempo relativamente corto.

Los valores de NAR observados en San Juan de la Peña son bastante elevados si se comparan con la tabla 8, 1,33 g/g para el

TABLA 8

TASAS DE ASIMILACIÓN FOLIAR NETA EN VARIOS TIPOS DE BOSQUES
(g/g referidos a la producción neta aérea)

Hoja perenne	Referencia	NAR
<i>Pinus rigida</i>	(34)	1,10
<i>Pinus echinata</i>	(35)	2,32
<i>Pinus densiflora</i>	(21)	2,26
<i>Pinus sylvestris</i>	(14)	1,02
»	(14)	1,40
<i>Pinus pumila</i>	(28)	0,52
»	(28)	0,48
»	(28)	0,46
»	(28)	0,62
<i>Picea excelsa</i>	(24)	0,64
»	(11)	0,97
»	(12)	0,57
»	(12)	0,66
»	(2)	0,43
»	(2)	0,68
»	(19)	0,40
»	(19)	0,48
»	(19)	0,71
<i>Abies sachalinensis</i>	(26)	0,89
<i>Abies veitchii</i>	(22)	0,76
	media	0,87
	coef. variación	63,3 %

Hoja caduca		
<i>Quercus coccinea</i>	(34)	2,23
<i>Quercus alba</i>	(34)	2,24
<i>Liriodendron tulipifera</i>	(35)	4,52
<i>Betula verrucosa</i>	(15)	2,91
<i>Betula maximowicziana</i>	(25)	2,92
<i>Fagus crenata</i>	(23)	2,43
<i>Fagus silvatica</i>	(19)	3,77
»	(19)	3,40
»	(19)	3,91
	media	3,15
	coef. variación	25,6 %

estrato arbóreo y poco menos, 1,13 g/g para el subvuelo, referidos sólo a la producción aérea. Como al medir la superficie foliar del acebo, se consideró sólo una cara del limbo y en las acículas de pino se incluyó todo el perímetro, las tasas de asimilación de ambos estratos referidas a la superficie foliar, son difícilmente comparables. Sin embargo la cifra obtenida por nosotros en el subvuelo, 151 g/m² de hoja es bastante baja comparada con los datos obtenidos por PETERKEN (16), en matorrales de acebo sin cubierta arbórea y que oscilan entre 170 y 230 g/m². La cubierta de pinos parece pues provocar una ligera depresión en la tasa de asimilación foliar del subvuelo. Incluyendo la producción estimada de raíces, los valores de NAR para el vuelo y subvuelo se convierten en 1,76 g/g y 1,46 g/g respectivamente.

Cabe destacar que la producción de madera en el fuste por unidad de biomasa foliar es muy baja, 0,32 g/g, cuando los valores obtenidos por otros autores tienden a situarse entre 0,5 y 0,6 g/g (21, 24, 26, 27, 34). Este hecho debe relacionarse con la importancia, antes mencionada, del crecimiento de las ramas frente al del fuste.

CONCLUSIONES

El bosque de San Juan, a pesar de su carácter perennifolio, presenta una estacionalidad muy marcada en la caída de hojas (75 % ocurre en otoño). Por otra parte, la caída de polen parece cuantitativamente muy importante, unos 50 g/m²/año, concentrados en una época precisa, primavera tardía. Sería interesante estudiar si el polen tiene algún papel desencadenante en la reanudación primaveral de la descomposición en el mantillo.

El pinar estudiado en San Juan de la Peña, con una edad relativamente avanzada, 80 años, parece encontrarse todavía cerca del pico de producción neta observada en otros bosques a los 40-50 años, con una tasa de renovación de la biomasa muy elevada, 8,6 %, cuando en bosques de coníferas de parecidas dimensiones no rebasa el 6 % (4, 18, 19, 24, 32).

A pesar de los huecos frecuentes en el vuelo, presenta un índice foliar elevado y la biomasa de hojas parece haber alcanzado un nivel estacionario. La fracción de la producción anual neta invertida a corto plazo (hojas, flores, frutos), entre 500 y 600 g/m²/año, es del mismo orden que en otros ecosistemas terrestres en parecidas condiciones ambientales (8).

Sin embargo, las estructuras de sostén se hallan lejos de un nivel estacionario y están acumulando biomasa. El almacén de la

copa presenta una tasa de renovación casi 6 veces superior a la del fuste, cuando los resultados obtenidos por otros autores en bosques de coníferas no superan las 4 veces (2, 11, 14, 26, 27, 28).

Los productores primarios de un bosque pueden considerarse divididos en una serie de subsistemas acoplados (hojas, ramas, fustes) con tasas de renovación sucesivamente menores (tabla 9) persistencia creciente y sujetos a menores fluctuaciones temporales. La población de hojas, del mismo orden de magnitud que en otros tipos de ecosistemas terrestres, se halla inserta en estructuras que «consumen» su exceso de producción y regulan de diversas maneras el proceso fotosintético y el ciclo material (estratificación, reservas, transporte, etc.). Los datos obtenidos en el bosque de San Juan sugieren que los sistemas forestales con vuelo discontinuo y distribución espacial de las copas contagiosa, presentan fuertes tasas de asimilación foliar y pueden conseguir niveles de producción muy elevados que dirigen, en proporción considerable, hacia poblaciones de ramas con muy elevada tasa de renovación. De este modo, parecen mantener un carácter «juvenil» y prolongar en una meseta el pico de producción observado en bosques cerrados, cuando éstos alcanzan una edad intermedia.

TABLA 9

TASAS DE RENOVACIÓN DE LA BIOMASA
(Producción primaria neta anual/biomasa, en %)

	Vuelo	Subvuelo	Total
Hojas	36,15	40,40	36,78
Ramas	17,18	21,83	17,59
Fustes	2,94	8,24	3,15
Total	7,95	19,58	8,60

RESUMEN

El pinar con acebo estudiado en San Juan de la Peña, con una biomasa aérea de 20.415 g/m² y 1.346 g/m² de hojas, presenta una producción primaria neta aérea de 1.756 g/m²/año, de la cual un 28 % corresponde a hojas, un 39 % a ramas, un 27 % a fustes y un 6 % a flores y frutos.

El desfronde total se ha estimado en 419,3 g/m²/año., del cual un 59 % corresponde a hojas, un 35 % a ramillas y componentes menores y un 6 % a fustes y ramas gruesas. A pesar de su carácter perennifolio, el bosque muestra una acusada estacionalidad en el desfronde, cayendo en otoño un 75 % del mismo.

Se trata de un bosque natural, con árboles de unos 80 años de edad. La comparación entre producción y desfronde para cada categoría sugiere

que las estructuras más dinámicas (flores, frutos, hojas) se encuentran próximas a un estado estacionario, mientras que los fustes y ramas se hallan acumulando biomasa.

Los valores observados para la producción, tasa de asimilación foliar neta, índice foliar y tasa de crecimiento de las ramas, son bastante elevados en comparación con datos publicados de bosques de coníferas. Ello sugiere que las masas con huecos frecuentes y distribución contagiosa de las copas, como la de San Juan, pueden prolongar en una meseta el pico de producción observado en bosques de edades intermedias. Gran parte de esa producción se dirige a las ramas, pero la masa, en conjunto, conserva un carácter «juvenil», con una elevada tasa de renovación de la biomasa, a pesar de la edad de sus individuos.

SUMMARY

The pine-holly forest studied in San Juan de la Peña, with an above ground biomass of 20,415 g/m² and 1,346 g/m² of leaves, has a net above ground primary production of 1,756 g/m²/year, of which, 28 % corresponds to leaves, 39 % to branches, 27 % to stems and 6 % to reproductive organs.

Total litter fall is estimated in 419.3 g/m²/year, of which, 59 % corresponds to leaves, 35 % to twigs and minor components and 6 % to stems and large branches. In spite of the evergreen character of the forest, litter fall shows a marked seasonality, 75 % of it falling in autumn.

The forest is a natural one, with trees of about 80 years. The comparison between production and litter fall for each category, suggest that the more dynamic structures (flowers, fruits, leaves) are nearly in a steady state, whereas stem and branches seem to be accumulating biomass.

Values observed for production, net assimilation rate of leaves, leaf area index and growth rate of branches, are rather high if compared to published data from other coniferous forests, suggesting that stands with holes in the canopy and a clumped crown distribution, as that of San Juan, may prolonge in a plateau the production peak observed in forests at an intermediate age. A large fraction of this high production is directed to branches, but the stand, as a whole, preserves a «juvenile» character, with a high biomass turnover, in spite of the age of his individuals.

PUBLICACIONES CITADAS

1. ALVERA, B., 1973. — Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: Pinar con acebo de San Juan de la Peña: 1) Producción de hojarasca. *Pirineos*, 109: 17-29, Jaca.
2. ARVISTO, E., 1970. — Content, supply and net primary production of biochemical constituents in the phytomass of spruce stands on brown forest soils. *Estonian contributions to the IBP 1*. Acad. Sc. Estonian SSR: 10-49, Tartu.
3. BASKERVILLE, G. L., 1962. — Production in forests. *Dpt. Forestry, Canada MD-322-62*. 83 pp. (mimeogr.).
4. BRAY, J. R., 1964. — Primary consumption in three forest canopies. *Ecology*, 45 (1): 165-67.
5. BRAY, J. R., GORHAM, E., 1964. — Litter production in forests of the world. *Advances in ecological research*, 2: 101-159.

6. CARLISLE, A., BROWN, A. H. F., 1968. — Biological flora of the British Isles: *Pinus sylvestris*. *J. Ecol.* 56: 269-307.
7. GÖTSCHKE, D., 1972. — Verteilung von feiwurzeln und Mykorrhizen im Bodenprofil eines Buchen und Fichtenbestandes im Solling. *Mitt. Bodenforsch. Anst. Forst und Holzwirtschaft. Reinbeck bei Hamburg*, 102 pp.
8. JORDAN, C. F., 1971. — Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.* 59 (1): 127-43.
9. KIRA, T., SHIDEI, T., 1967. — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecol.* 17 (2): 70-87.
10. KITREDGE, J., 1944. — Estimation of the amount of foliage of trees and stands. *J. Forestry* 42: 905-12.
11. KOLLI, R., 1971. — Phytomass and net primary production in a spruce forest. *Estonian contributions to IBP. 2. Acad. Sc. Estonian SSR*: 11-19. Tartu.
12. KOLLI, R., KAHRİK, R., 1971. — Phytomass and net primary production in the forest of the *Fragaria-Hepatica* type. *Transactions of Estonian Agric. Acad.* 65: 69-91. Tartu.
13. MOUNFORD, M. D., BUNCE, R. G. H., 1973. — Regression sampling with allometrically related variables, with particular reference to production studies. *Forestry*, 46 (2): 203-12.
14. OVINGTON, J. D., 1957. — Dry-matter production by *Pinus sylvestris* L. *Annals of Botany, N. S.*, 21 (82): 287-314.
15. OVINGTON, J. D. and MADGWICK, H. A. I., 1959. — The growth and composition of natural stands of birch. 1. Dry matter production. *Plant and Soil* 10: 271-83.
16. PETERKEN, G. F., NEWBOULD, P. J., 1966. — Dry matter production by *Ilex aquifolium* L. in the New Forest. *J. Ecol.* 54: 143-50.
17. PUIGDEFÁBREGAS, J., (1973). — Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. Serie A: Pinar con acebo de San Juan de la Peña: 3) Descripción de la parcela en estudio y estructura de la vegetación leñosa. *Pirineos* 110 (en prensa).
18. RODIN, L. E., BAZILEVICH, N. I., 1967. — *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd 288 pp. London.
19. RUNGE, M., 1973. — Der biologische Energieumsatz in Land-Ökosystemen unter Einfluss des Menschen. *Ökosystem-forschung* herausg. H. Ellenberg: 123-40. Springer Verlag.
20. SATCHELL, J. E., LINDLEY, D. K., HIBBERD, J. K., 1971. — Computation of confidence limits for estimates of net primary production. *Systems analysis in northern coniferous forests IBP workshop. Bull. Ecol. Res. Committee* núm. 14: 68-75. Swedish Natural Science Research Council.
21. SATOO, T., 1968. — Primary production relations in woodlands of *Pinus densiflora*. *Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*, New York. Univ. Maine press: 52-80.
22. SATOO, T., 1969. — Primary production relations of coniferous forests in Japan. *Symposium on the Productivity of the Forest Ecosystems of the world*, Brussels: 191-205. UNESCO.
23. SATOO, T., 1970. — A synthesis of studies by harvest method: Primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan. *Analysis of temperate forest ecosystems. ed. D. E. Reichle. Ecological Studies*, 1: 55-73. Springer Verlag.
24. SATOO, T., 1971. — Primary production relations in plantations of Norway spruce in Japan: Materials for the studies of growth in stands. 8. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 65: 125-42.

25. SATOO, T., 1974. — Primary production relations in a natural forest of *Betula maximowicziana* in Hokkaido: materials for the studies of growth in forest stands. 9. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 66: 109-17.
26. SATOO, T., 1974. — Primary production relations in a young plantation of *Abies sachalinensis* in Hokkaido: materials for the studies of growth in forest stands. 11. *Bull. Tokyo Univ. Forests*, 66: 127-37.
27. SATOO, T., NEGISI, K., YAGI, K., 1974. — Primary production relations in plantations of *Thujaopsis dolabrata* in the Noto peninsula: Materials for the studies of growth in forest stands. 12. *Bull. Tokyo Univ. Forests*. 66: 139-51.
28. SHIDEI, T., 1963. — Productivity of Haimatsu (*Pinus pumila*) community growing in alpine zone of Tateyama range. *J. Japanese Forestry Society*, 45 (6): 169-173.
29. SHIDEI, T., 1971. — On the productivity of subarctic coniferous forest ecosystems in the Japanese islands. *Systems analysis in northern coniferous forest IBP workshop. Bull. Ecol. Res. Committee* núm. 14: 44-49. Swedish Natural Science Research Council.
30. SUKATCHEV, V., DYLLIS, N., 1964. — *Fundamentals of forest biogeocoenology*. Oliver and Boyd, 672 pp.
31. WHITTAKER, R. H., 1965. — Branch dimensions and estimation of branch productions. *Ecology*, 46 (3): 365-70.
32. WHITTAKER, R. H., 1966. — Forest dimensions and production in the Great Smoky mountains. *Ecology*, 47 (1): 103-21.
33. WHITTAKER, R. H., WOODWELL, G. M., 1967. — Surface area relations of woody plants and forest communities. *Am. J. Bot.* 54 (8): 931-39.
34. WHITTAKER, R. H., WOODWELL, G. M., 1968. — Dimensions and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *J. Ecol.* 56: 1-25.
35. WHITTAKER, R. H., COHEN, R. H. N., OLSON, J. S., 1963. — Net production relation of three tree species at Oak Ridge, Tennessee. *Ecology*, 44 (4): 806-10.