

DIMENSIONES Y RELACIONES ALOMÉTRICAS EN LAS ESPECIES LEÑOSAS DE UN HAYEDO ASTURIANO

P O R

M.^a ISABEL ÁLVAREZ-ASENSIO* y JUAN PUIGDEFÁBREGAS-TOMÁS**

1. INTRODUCCIÓN

La estimación de la fitomasa y producción primaria neta de rodales o parcelas de bosque suele realizarse a partir de conjuntos de regresiones. El presente trabajo pretende exponer los métodos utilizados para establecer el sistema de ecuaciones predictivas en un hayedo asturiano y presentar los parámetros de esas ecuaciones de manera que puedan utilizarse en bosques similares. Al mismo tiempo, pretende interpretar algunos coeficientes de regresión en términos alométricos, para comprender mejor la arquitectura de las especies que integran el hayedo.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

A. Descripción de la zona de estudio

El material estudiado procede del hayedo denominado Los Cerezales, cuyas coordenadas geográficas UTM son 30 TTN 658800. Situado entre 650 y 750 m S/M, presenta una orientación N con pendiente general del 40 %. Se incluye en la subregión fitoclimática Centroeuropea con tendencia a Atlántica Centroeuropea de ALLUÉ-ANDRADE. El suelo muestra gran semejanza a la Tierra Parda Mesotrófica descrita por GUERRA *et AL* (1968) y su composición florística permite incluirlo en la asociación *Saxifrago hirsutae-Fagetum* (Tüx. - Ober., 1958) Br. - Bl., 1967.

* Departamento de Ecología. Universidad de Oviedo.

** Centro pirenaico de Biología experimental. Jaca.

Se analizaron las especies leñosas que integran la práctica totalidad del vuelo y subvuelo: *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Crataegus monogyna* y *Corylus avellana*. La metodología para la estimación de fitomasas y producción neta a partir del análisis de dimensiones de los vástagos ha sido ampliamente descrita por diversos autores (MOELLER, 1945, 1947; OVINGTON y MADGWICK, 1959; WHITTAKER y WOODWELL, 1968; WHITTAKER *et Al.* 1974). En este trabajo, hemos tenido que introducir algunas modificaciones para adaptarla a nuestras limitaciones de instrumental y de personal.

B. Operaciones realizadas en el campo

Los vástagos muestra fueron seleccionados de manera que cubrieran lo mejor posible el intervalo de tamaños presentes en el rodal y, una vez apeados se medía en cada uno de ellos el diámetro normal (DN), la longitud total (H) y la altura sobre el nivel del suelo de la inserción en el fuste de la rama viva más baja (Hv). De cada rama del ejemplar apeado se tomaba, el perímetro basal, la longitud total y la distancia al suelo de su punto de inserción.

Se cortaron de cada vástago muestra cinco ramas, correspondientes a sendos sectores de la copa. Finalmente, se tomaron discos muestra en el fuste, de unos 10 cm. de grosor a intervalos variables, y la porción apical correspondiente al crecimiento del último quinquenio. Durante la época opuesta a la que se apearon los árboles, se realizó un segundo muestreo de ramas, también cinco por vástago, sobre ejemplares que se dejaron en pie y parecidos a los primeros respecto al diámetro normal. Posteriormente, se cortaron 28 ramas muestra adicionales de *I. aquifolium* que, junto con las anteriores, se utilizaron para estimar la fitomasa global de las copas de esta especie.

Por último, durante el período estival, se cortaron al azar en el rodal, 100 tallos annotinos con hojas de las especies caducifolias y de los cuatro últimos años para el acebo. En éste, obtuvimos además cinco ramas completas correspondientes a cada uno de los niveles en que se dividió la copa.

El subvuelo (vástagos con diámetro normal inferior a 4 cm.) se muestreó en 20 subparcelas de 10 x 10 m. distribuidas al azar en la parcela base de 1 Ha. En cada subparcela se midieron los diámetros basales de los vástagos de cada especie, recolectándose la totalidad de tallos annótinos con sus hojas. Además, se apearon 15 ejemplares con diferentes tamaños para cada especie y, una vez medidos el perímetro basal y la longitud, fueron transportados al laboratorio.

Las características generales de los vástagos apeados del vuelo y subvuelo, figuran respectivamente en la tabla I.

C. Operaciones realizadas en el laboratorio.

En los discos del fuste, se midió el espesor, el diámetro con y sin corteza, el crecimiento radial del último quinquenio y se realizó el recuento de los anillos de crecimiento, en ambas caras.

En las ramas muestra, una vez determinada la edad, se separaba la fracción leñosa viva de los tallos annótinis, hojas, flores, frutos o yemas y porción leñosa muerta. La separación de tallos y hojas se realizó en los tallos annótinis con hojas recolectados al efecto, midiendo además el diámetro basal de los mismos. Una submuestra de limbos foliares fue utilizada para estimar "de visu" el porcentaje consumido por los fitófagos. El material procedente del subvuelo, se trató en el laboratorio de igual forma que las ramas muestra. Finalmente se procedió a la obtención del peso seco a 105° C de cada una de las fracciones separadas.

D. Cálculos realizados.

1. *Superficie y volumen.* En los fustes se obtuvieron sumando los valores de las estimaciones parciales realizadas en sucesivas trozas o fracciones entre dos discos consecutivos, utilizando las expresiones: $S = \pi \cdot Dm \cdot h$; y $V = Dm^2 \cdot h \cdot \pi / 4$, donde S y V son la superficie y el volumen de cada troza o disco, h su longitud o grosor y Dm el promedio entre los diámetros de los discos extremos, con corteza, sin corteza y restando el incremento del último quinquenio. La porción leñosa apical, fue tratada como un cono, de manera que $S = \pi \cdot D \cdot h$ y $V = (1/3) \cdot \pi \cdot (D^2 / 4) \cdot h$; siendo D el diámetro basal de dicha fracción. De esta manera se determinaron volúmenes y superficies con y sin corteza, así como el incremento de volumen durante el último quinquenio.

La superficie de los limbos foliares (una sola cara) se estimó utilizando el método gravimétrico de MARSHALL (1968), dibujando las siluetas en papel; de esta manera fue posible determinar la superficie foliar de cada rama muestra. Asimismo, se calculó para cada rama el índice de superficie específica (I.S.E.) o relación entre la superficie y el peso de los limbos foliares.

El cálculo de la superficie correspondiente a la fracción leñosa de las ramas y de los vástagos del subvuelo se realizó mediante el método propuesto por WHITTAKER y WOODWELL (1967).

$$S = \pi \cdot d_b \cdot L_s \sum_{x=1}^{x=g} (2t)^{(x-1)}$$

donde d_b es el diámetro basal, L_s la longitud media de los segmentos de cada generación ($L_s = L/g$), L es la longitud total y g el número de generaciones de segmentos ($g = \log n / \log 2$) n el número de tallos annótimos y t un factor de ahusamiento que expresa la razón media entre los segmentos de una generación y la siguiente, $t = (d_t^2 / d_b^2)^{(g-1)/2}$ y d_t es el diámetro medio de los tallos annótimos.

2. *Peso seco.* El correspondiente a la madera y corteza de fustes fue determinado multiplicando los volúmenes respectivos por sus densidades, calculadas para cada especie, como la media aritmética de las obtenidas en los discos. Para las ramas, los pesos secos de la fracción leñosa viva y muerta, tallos annótimos con yemas y tallos annótimos con hojas fueron estimados mediante regresiones lineales o logarítmicas, utilizando como predictor el diámetro basal de la rama o el producto del cuadrado de éste por la longitud (Tabla II).

El peso seco de tallos annótimos, yemas y hojas se determinó a partir de la proporción de estas fracciones respecto al total de tallos con yemas o con hojas, tomando valores distintos para cada sector de la copa si el análisis de varianza revelaba cambios según la posición en la misma. Sólo tuvo lugar este fenómeno en el caso de *F. sylvatica*.

El peso seco de las ramas o fracciones de éstas, que encontrándose muertas permanecían aun unidas al fuste, se determinó mediante las regresiones utilizadas para estimar el peso seco leñoso de las ramas vivas (tabla II), aplicando una reducción del 50 % para compensar de alguna manera, la pérdida de materia orgánica ocurrida desde su muerte.

3. *Producción neta.* La de la madera del fuste se estimó multiplicando su incremento de volumen anual medio, correspondiente al último quinquenio, por la densidad. La de la corteza se calculó mediante el producto de su peso seco por el cociente, Producción/Peso seco, de madera.

La producción invertida en la madera y corteza de las ramas, se determinó a través de la relación $\Delta Wb = B \cdot Wb^a$, donde ΔWb y Wb son la producción y el peso seco de la porción leñosa de la rama, a la edad y B la tasa de crecimiento, determinada por regresión como parámetro de la ecuación $\log Wb = A + B \log a$.

La producción neta del material foliar se calculó añadiendo al peso seco de las hojas, el consumido por los fitófagos. En el caso del acebo, se sumó además el incremento anual del peso correspondiente a las hojas de más de un año. Este último valor se deter-

minó a partir de curvas de crecimiento construidas con una muestra de hojas de distintas edades. La producción de tallos annótinis, yemas, flores y frutos se consideró equivalente a su peso seco. Los dos últimos, si escaseaban o estaban ausentes en las ramas muestra, se estimaron a partir del material recolectado en el desfronde (ÁLVAREZ y PUIGDEFÁBREGAS, 1982).

Los resultados generales obtenidos para los vástagos apeados del vuelo y subvuelo, figuran respectivamente en la tabla I.

3. ESTIMACIONES A NIVEL DE RODAL

Las superficies, volúmenes, pesos secos y producciones invertidas en las diferentes estructuras del bosque fueron estimadas a partir de regresiones, lineales o logarítmicas, ensayando diversas variables independientes. En cada caso, se seleccionaron los tipos de regresión y predictor que, además de presentar el mínimo error de estimación, mantuvieran la significación estadística del coeficiente de correlación.

Predictores utilizados

1. *Diámetros.* El diámetro es el parámetro más ampliamente utilizado en este tipo de estudios dada la fácil precisión y facilidad de su medida. Fue empleado el diámetro basal (Db) en las ramas y en los vástagos procedentes del subvuelo y el diámetro normal (DN) (medido a 1,30 m sobre el nivel del suelo) en los ejemplares del vuelo, siempre en regresiones logarítmicas. Se manifestaron estas variables como los estimadores más adecuados del peso seco en la fracción leñosa y tallos annótinis con hojas de las ramas pertenecientes a *I. aquifolium*, superficie de corteza y producción epigea de los vástagos integrantes del subvuelo en *F. sylvatica* así como la superficie foliar, peso seco de pequeñas fracciones y producción en los ejemplares arbóreos de acebo (tabla III).

2. *Las expresiones de volumen Db^3 y $Db^2 \times L$* (L representa la longitud de las ramas o vástagos del subvuelo según el caso), empleadas ya por WHITTAKER (1965), se manifestaron como los predictores más adecuados de las variables relacionadas con el peso seco y la producción invertida en las ramas y vástagos del subvuelo (tabla III).

3. *Superficie cónica* ($SC = \pi \cdot H \cdot DN / 2$) es una variable habitualmente utilizada en investigaciones forestales, debido a la sencillez de su cálculo, mostrándose como el predictor más adecuado a la hora de estimar la superficie de los fustes en las especies leñosas consideradas.

4. *Volumen parabólico* ($VP = 0,5 \cdot \pi \cdot H \cdot DN^2 / 4$) utilizado por WHITTAKER y WOODWELL (1968), suele representar una sobreestimación del volumen real de los vástagos jóvenes, aunque para fines ecológicos parece ser un buen estimador del volumen de fustes en ejemplares adultos. De hecho, los resultados más satisfactorios se han obtenido al utilizar esta variable como predictora de las propiedades relacionadas con las magnitudes cúbicas de las especies leñosas y de la producción en el caso de *F. sylvatica*.

5. *Incremento de volumen estimado* ($EVI = 0,5 \cdot \pi \cdot H(r^2 - c^2)$) donde $c = r - i$, i es el incremento anual de madera en cinco años al nivel del DN. Esta variable, se ha ensayado como predictora de los valores de producción, por considerarla como la más ligada al crecimiento diamétrico. Sin embargo, debido a la relativa imprecisión con que se miden la altura y sobre todo el incremento radial, conviene limitar su uso a los casos en que otros predictores no resulten satisfactorios. Así sucede en el presente estudio, en donde el EVI tan sólo se manifiesta como un predictor adecuado del peso seco y la producción epigea en *Cr. monogyna*.

6. *La edad*. Se ha utilizado como predictor del peso seco en las ramas muestra para determinar las tasas de crecimiento de la fracción leñosa $Wb = A \cdot a^B$. Los valores encontrados para esa intensidad de crecimiento leñoso en ramas oscilan entre 2 y 3, intervalo semejante al encontrado por otros autores (WHITTAKER *et AL.* 1963; STAAF, H., 1974; WEAVER, G. T., 1976).

Fiabilidad de las estimaciones.

Se expresa de tres formas diferentes; *SE* o raíz cuadrada de la varianza residual; el error relativo e expresado como SE/\bar{y} (donde \bar{y} es la media de la variable dependiente) en el caso de las regresiones lineales y expresado como e^{SE} en el caso de las regresiones logarítmicas. Debe tenerse en cuenta que de esta última forma el error no es aditivo, sino multiplicativo.

Puede observarse que para el fuste los errores suelen ser inferiores al 20 % (tabla III) salvo el caso excepcional de la producción invertida en la madera del acebo que alcanza el 90 %. Para las dimensiones de la copa, no suelen sobrepasar el 40 % en el vuelo y pueden alcanzar el 80 % en el subvuelo. Si consideramos el peso epigeo, vemos que se estima con errores del 20-25 % en el vuelo y hasta del 35 % en el subvuelo, mientras que la producción neta epigea, puede alcanzar el 50 y 35 % en el vuelo y subvuelo respectivamente. Algunas dimensiones de *Cr. monogyna* y *C. avellana* presentan errores tan elevados que han debido estimarse mediante proporciones a partir de los valores epigeos correspondientes.

4. RELACIONES ALOMÉTRICAS

Si restringimos el concepto general de alometría al caso en que la relación entre los crecimientos relativos de las distintas partes de los seres vivos permanece constante, nos encontramos ante la alometría simple, cuya cuantificación se realiza según la ecuación $y = a \cdot x^b$, donde b es el coeficiente de alometría, y x e y las variables independiente y dependiente respectivamente.

Se dice que existe isometría cuando el coeficiente de alometría es igual a la unidad, es decir, cuando el crecimiento relativo de ambas variables es idéntico. Por el contrario, si el crecimiento relativo de la variable y es mayor o menor que el de x , hablamos de alometría positiva o negativa respectivamente. Estos criterios sólo son válidos si ambas variables presentan dimensiones de igual magnitud, ya que si x es una expresión lineal e y cuadrada o cúbica, el criterio de isometría será cuando b sea igual a 2 o 3 respectivamente.

El diámetro de fustes o de ramas es una base adecuada de referencia para los estudios alométricos en vegetales leñosos. Por un lado, es fácil de medir y se halla relacionado con procesos fisiológicos importantes, como el transporte de materiales. Por otro, permite deducir las relaciones alométricas entre las demás fracciones de la planta sin más que comparar los coeficientes que con él presentan esas fracciones. A continuación se examinará el comportamiento alométrico de las distintas partes del vegetal con el diámetro, en base a los coeficientes de regresión calculados anteriormente los cuales, en el caso de las regresiones logarítmicas, coinciden con los de alometría (tabla IV).

Las superficies suelen presentar alometría negativa (b menor que 2). Los valores más bajos corresponden al fuste, donde no superan 1,5 y los más altos al del armazón leñoso de la copa, donde pueden hacerse positivos, acercándose a 2,5, como ocurre para el haya en el subvuelo y el acebo en el vuelo. La superficie foliar presenta coeficientes muy bajos para el haya (1,1) y muy altos para el acebo (3,3).

El peso seco, por ser proporcional al volumen, puede considerarse como una magnitud cúbica, por lo que el criterio de isometría respecto al diámetro será $b = 3$. Desde esta perspectiva, el peso seco epigeo tiende a mostrar alometrías negativas, con coeficientes entre 2 y 2,5 para el vuelo y algo superiores en el subvuelo. El mismo fenómeno se observa en el caso del fuste. Sin embargo, el peso del armazón leñoso de la copa es más isométrico, sobre todo en el caso del haya, tanto respecto al diámetro del fuste como al de las ramas. El peso seco de hojas, por el contrario, presenta alometrías negativas, con coeficientes de orden de 2 o incluso infe-

riores (haya), siendo algo más elevados en el subvuelo que en el vuelo.

La producción neta acumulada en las diferentes fracciones presenta siempre alometrías negativas (b menor que 3) y, tanto la total epigea como las parciales, exhiben coeficientes inferiores a los correspondientes pesos secos.

La interpretación de los anteriores resultados debe tener en cuenta que la proporción de material foliar respecto al peso epigeo disminuye conforme progresa la edad del árbol. En efecto, al presentar las hojas una disposición preferentemente periférica, cualquier incremento de éstas requiere un crecimiento mayor de su porte leñoso. En último término, el peso de material foliar no podrá superar al que pueda ser sostenido por el almacén de las ramas sin que la respiración exceda la fotosíntesis.

Estas consideraciones explican las alometrías negativas de las hojas y la relativa isometría del almacén leñoso de la copa. Entre las especies estudiadas, encontramos que *F. sylvatica* es la que presenta coeficientes más bajos para el peso foliar (disposición de hojas muy periférica o concentradas en el ápice de la copa), mientras que el acebo exhibe coeficientes de alometría superiores a 2, indicando una penetración más profunda del material foliar en el interior de la copa.

Las alometrías generalmente negativas de las dimensiones del fuste pueden explicarse por fenómenos mecánicos. La resistencia que asegura el sostén del árbol es proporcional a la sección normal del fuste y su coeficiente de alometría respecto al diámetro se aproximará a 2. Si el peso epigeo o el del fuste fueran isométricos con el diámetro ($b = 3$), la desproporción entre peso y resistencia se acentuaría con el crecimiento del árbol ya que la razón entre ambos coeficientes sería de $3/2$ y el riesgo de rotura aumentaría de no aparecer estructuras especiales para incrementar la resistencia. En consecuencia, podemos esperar que tanto el peso epigeo como el del fuste presenten coeficientes de alometría próximos a 2. Los valores algo superiores que se detectan en el subvuelo se deben quizás, a los menores esfuerzos que en él deben resistir las plantas, más protegidas del viento.

Por semejantes razones, la longitud del fuste presenta también alometría negativa respecto al diámetro. El valor medio de los coeficientes para el conjunto de las especies estudiadas es de 0,46 en el vuelo y 0,64 en el subvuelo, relativamente próximos al de 0,66 predicho por McMAHON (1975) utilizando modelos elásticos.

5. CONCLUSIONES

Las dimensiones de los árboles y arbustos del hayedo asturiano pueden estimarse mediante un sistema de regresiones. Los errores son mayores en el subvuelo que en el vuelo, para las copas que para los fustes y para la producción neta que para los pesos secos.

Los diámetros son los mejores predictores de la superficie foliar del haya y el acebo, siendo muy útil para estimar los valores de producción en esta última especie. La superficie cónica se manifiesta como un excelente predictor de la del fuste. El volumen parabólico de los valores de producción en el haya y los de peso seco en esta especie y en el acebo. El incremento estimado de volumen tan sólo ha sido utilizado par el cálculo del peso y producción epigeos en *Cr. monogyna*.

Los coeficientes de alometría entre las partes del vegetal se hallan gobernados por factores que controlan la geometría del árbol. Unos, metabólicos, relacionados con el balance fotosíntesis/respiración, tienden a producir alometrías negativas del material foliar respecto al diámetro. Otros, mecánicos, asociados a la resistencia del fuste, tienden también a dar alometrías negativas para todas las dimensiones de éste frente al diámetro.

6. SUMMARY

In forests, the fitomass an the net production estimates are usually made by regression equations. This work intends to expose the methodology used to establish them and interpret the regression coefficients in allometric terms, for a better comprehension of the woody structure of an Asturian beech forest.

To this end, some exemplar samples of *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Crataegus monogyna* and *Corylus avellana* have been cut down in order to determine surface, volume, dry weight and production values for fractions and the whole shoots. These parameters were used to establish linear ($x = a + b x$) and logarithmic ($\log_n x = \log_n a + b \log_n y$) regression equations in order to predict the above ground values of the forest. The estimators used for these variables were; for trees: DBH, parabolic volume (VP) conic surface (SC) and the estimated volume increment (EVI); and for shrubs: basal diameter (Db), its cubic value (Db^3) and the expression $Db^2 \times L$, (L is the length).

From the allometric coefficients analysis it follows that different parts of woody plants are governed by factors controlling tree geometry. The metabolic ones (related with the photosynthesis/respiration rate) tend to produce negatives allometries of foliage material against diameter. The mechanical ones (related with stem resistance) give negative allometries to the stem dimensions against DBH.

Agradecimiento: Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a los Sres. Modesto Prieto Álvarez y José Tuñón Mallada, por la ayuda prestada en la recolección de los ejemplares apeados.

El presente trabajo ha sido realizado, en parte, con la ayuda de una Beca del Plan de Formación de Personal Investigador, concedida por el Ministerio de Educación y Ciencia.

7. PUBLICACIONES CITADAS

- ALLUÉ-ANDRADE, J. L., 1966: *Subregiones Fitoclimáticas de España*. Ministerio de Agricultura. Dirección General de Montes, Caza y Pesca fluvial. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Madrid.
- ÁLVAREZ-ASENSIO, I. y PUIGDEFÁBREGAS-TOMÁS, J., 1982: Composición y evolución anual del desfronde en un hayedo asturiano. *Studia Oecologica* (en curso de publicación).
- GUERRA, A. et Al., 1968: *Mapa de Suelos de España. Escala 1/1.000.000 Península y Baleares. Descripción de las asociaciones y tipos principales de suelos*. Instituto de Edafología y Agrobiología "José María Albareda", C.S.I.C. Madrid.
- MARSHALL, R., 1968: Methods of leaf area measurement of large and small samples. *Photosynthetica*, 2 (1): 41-47.
- McMAHON, T. A., 1975: The mechanical design of trees. *Scientific American*, 233: 92-102.
- MOELLER, C. M., 1945: Untersuchungen Ueber Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. *Forst. Forsvoes. Damm.* 145: 1-287.
- MOELLER, C. M., 1947: The effect of thinning, age and site on foliage increment and loss of dry matter. *J. For.* 45: 393-404.
- OVINGTON, J. D. y MADWICK, H. A. I., 1959: Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots pine. *Forest Science*, 5: 344-355.
- STAAF, H., 1974: A comparison of some methods for the estimation of branch production of deciduous trees. *Meddelanden franavdelingen for ekologisk Botanik Lunds Universitet*, 2 (2): 1-16. Lunds.
- WEAVER, G. T., 1976: A comparison of models for estimating production of oak and hickory branches. En. *Oslo Biomass Studies; Iufro. XVI^o International Congress of Iufro, 22-junio-1976*: 233-250.
- WHITTAKER, R. H., 1965: Branch dimensions and estimation of branch production. *Ecology*, 46: 365-370.

HAYEDO ASTURIANO: ALOMETRIA

- WHITTAKER, *et Al.*, 1963: Net production relations of three tree species at Oak Ridge, Tennessee. *Ecology*, **44**: 806-810.
- WHITTAKER, R. H. y WOODWELL, G. M., 1967: Surface area relations of woody plants and forests communities. *Amer. J. Bot.*, **54** (8): 931-939.
- WHITTAKER, R. H. y WOODWELL, G. M., 1968: Dimension and production relations of tree and shrubs in the Brookhaven forests. New York. *Ecology*, **56** (1): 1-25.
- WHITTAKER *et Al.*, 1974: The Hubbard Brook ecosystem study. Forest biomass and production. *Ecol. Monogr.*, **44**: 233-252.

Tabla I

Valores medios de distintos parámetros pertenecientes a: A) ramas, B) vástagos apeados del subvuelo y C) del vuelo.

	<i>F. sylvatica</i>	<i>I. aquifolium</i>	<i>Cr. monogyna</i>	<i>C. avellana</i>
Diámetro tallos annót. (cm)	0,148	0,254	0,143	0,150
Núm. de generaciones (g)	9,50 + 0,37	6,17 + 0,48	10,61 + 0,54	8,11 + 0,63
Factor de ahusamiento (t)	0,69 + 0,010	0,66 + 0,014	0,75 + 0,013	0,67 + 0,234
x-Peso seco tallados/tallo (gr)	0,0233	0,1160	0,0021	0,0312
I.S.E. (cm ² /gr)	243,01	71,27	106,30	101,23
	<i>F. sylvatica</i>	<i>I. aquifolium</i>	<i>Cr. monogyna</i>	<i>C. avellana</i>
Edad (años)	16,50	10,20	12,80	9,29
Diámetro (cm)	2,95	2,28	2,84	2,76
Longitud (m)	3,13	2,24	2,74	4,38
Núm. individuos apeados	15	15	15	14
PESO SECO (gr)				
Hojas	33,41	59,49	23,98	38,32
Frac. leñosa muerta	12,57	1,83	17,23	3,25
Epigeo	592,79	300,34	588,45	668,31
PRODUCCION (gr/año)				
Hojas	33,62	22,94	23,98	38,45
Epigea	157,22	57,94	83,42	170,30
SUPERFICIE (cm²)				
Fración leñosa	24.061,40	3.278,36	23.704,29	21.164,19
Limbo foliares	11.726,69	4.464,27	6.090,81	6.621,97
Diámetro tallos annótinos (cm)	0,155	0,147	0,150	0,132
Núm. de generaciones (g)	9,225	5,940	9,619	8,751
Factor de ahusamiento (t)	0,699	0,579	0,712	0,676
	<i>F. sylvatica</i>	<i>I. aquifolium</i>	<i>Cr. monogyna</i>	<i>C. avellana</i>
Edad (años)	51,70	61,40	49,20	40,50
Diámetro normal (cm)	29,22	12,57	12,47	11,61
Longitud (m)	21,67	9,11	8,56	9,40
Prof. copa (H-Hv) (m)	18,79	7,66	6,96	7,96
Núm. individuos apeados	7	5	4	4
SUPERFICIE (cm²)				
Corteza fuste	111.300,71	21.934,40	21.244,50	22.088,25
Limbo foliares	3.613.084,00	1.660.894,20	722.681,25	96.736,00
Frac. leñosa ramas	2.671.277,90	305.473,20	1.474.714,25	269.840,75
Cónica	116.381,86	21.438,20	17.386,25	18.162,50
VOLUMENES (cm³)				
Fuste	6.797.079,86	59.626,20	58.061,00	54.265,75
Parabólico	1.158.680,57	91.884,60	61.641,25	60.477,75
Incremento anual	73.208,86	7.647,60	5.032,00	4.524,00
EVI (cm ³ /año)	26.465,00	2.366,60	1.607,00	1.566,50
PESO SECO (gr)				
Frac. leñosa viva	724.734,29	65.646,80	150.057,75	45.614,25
Hojas	14.628,00	5.234,20	7.455,25	990,00
Frac. leñosa muerta	17,71	14,40	40,25	266,75
Epigeo	698.173,71	71.337,60	157.892,75	47.127,25
PRODUCCION (gr/año)				
Fración leñosa	42.374,00	5.086,40	3.497,25	2.880,50
Hojas	14.627,86	2.884,20	8.316,25	1.144,25
Epigea	59.032,57	8.412,80	12.153,00	4.280,75

Tabla I I
 Parámetros de las regresiones utilizadas en las distintas estimaciones realizadas para las ramas

Especie	Tipo regresión	Variable dependiente	Variable independiente	A	B	r	Error	n
<i>F. sylvatica</i>	Logarítmica	$\Delta Wb/Wb$	Wb	0,03	-0,27	-0,87	1,30	70
<i>I. aquifolium</i>	"	"	"	-0,22	-0,33	-0,82	1,38	54
<i>Cr. monogyna</i>	"	"	"	0,37	-0,40	-0,85	1,38	39
<i>C. avellana</i>	"	"	"	0,12	-0,28	-0,77	1,44	20
<i>F. sylvatica</i>	Lineal	Peso seco frac. leñ.	$Db^2 \times L$	-139,35	22,16	0,96	0,33	68
<i>I. aquifolium</i>	Logarítmica	"	Db	3,23	2,73	0,93	1,62	83
<i>Cr. monogyna</i>	Lineal	"	$Db^2 \times L$	49,37	25,76	0,83	0,59	40
<i>C. avellana</i>	"	"	$Db^2 \times L$	29,10	17,09	0,99	0,23	20
<i>F. sylvatica</i>	Lineal	Peso tallos y hojas	$Db^2 \times L$	104,85	1,16	0,73	0,50	35
<i>I. aquifolium</i>	Logarítmica	"	Db	2,51	2,23	0,92	1,54	83
<i>Cr. monogyna</i>	Lineal	"	$Db^2 \times L$	18,75	1,81	0,56	0,78	20
<i>F. sylvatica</i>	Lineal	Peso tallos y yemas	$Db^2 \times L$	15,56	0,13	0,80	0,65	33
<i>Cr. monogyna</i>	"	"	"	1,40	0,06	0,64	0,53	20
<i>C. avellana</i>	"	"	"	25,41	0,59	0,68	0,66	20

Tabla III

Parámetros de las regresiones utilizadas en las distintas estimaciones realizadas sobre (A) vástagos del vuelo; (B) del subvuelo y (C) tasas de crecimiento de la fracción leñosa de las ramas, cuya variable independiente es la edad de dichas ramas.

A	Especie	Tipo regresión	Variable dependiente	Variabl. independ.	A	B	r	error	n
	<u>F. sylvatica</u>	Logarítmica	Superf. limbos foliar.	DN	11'29	1'11	0'95	1'30	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	5'19	3'28	0'997	1'13	5
	<u>Cr. monogyna</u>	"	" " " "	SC	-12'02	2'55	0'85	2'43	4
	<u>F. sylvatica</u>	Logarítmica	Superf. corteza fuste	SC	4'42	0'90	0'93	1'53	7
	<u>I. aquifolium</u>	Lineal	" " " "	"	2552'08	0'90	0'997	0'04	5
	<u>Cr. monogyna</u>	Lineal	" " " "	"	6895'33	0'58	0'96	0'13	4
	<u>C. avellana</u>	"	" " " "	"	409'21	1'19	0'96	0'16	4
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Superf. leñosa ramas	VP	615254'50	2'35	0'94	0'32	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	-25717'09	4'43	0'999	0'05	5
	<u>F. sylvatica</u>	Logarítmica	Volumen del fuste	VP	0'77	0'91	0'998	1'09	7
	<u>I. aquifolium</u>	Lineal	" " " "	"	1053'69	0'63	0'999	0'02	5
	<u>Cr. monogyna</u>	"	" " " "	"	-7612'98	1'06	0'99	0'13	4
	<u>C. avellana</u>	Logarítmica	" " " "	SC	-5'22	1'63	0'99	1'18	4
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Volumen madera fuste	VP	8838'25	0'58	0'99	0'12	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	1437'57	0'59	0'999	0'04	5
	<u>Cr. monogyna</u>	"	" " " "	"	-5082'63	0'92	0'99	0'09	4
	<u>C. avellana</u>	Logarítmica	" " " "	SC	-5'48	1'65	0'99	1'22	4
	<u>F. sylvatica</u>	Logarítmica	Peso seco del fuste	VP	-1'33	0'85	0'94	1'78	7
	<u>I. aquifolium</u>	Lineal	" " " "	"	1776'29	0'44	0'999	0'03	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco leñoso ramas	VP	-2542'44	0'15	0'93	0'43	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	-2443'78	0'28	0'99	0'15	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco hojas	VP	5131'25	0'01	0'95	0'24	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	353'94	0'05	0'99	0'09	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco tallos annot.	VP	298'76	0'0004	0'95	0'21	7
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DN	0'22	2'16	0'997	1'12	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco yemas	VP	521'33	0'0007	0'95	0'21	7
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco epigeo	VP	21658'74	0'58	0'99	0'12	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	-283'65	0'78	0'998	0'07	5
	<u>Cr. monogyna</u>	Logarítmica	" " " "	EVI	-2'55	1'91	0'99	1'22	4
	<u>C. avellana</u>	Lineal	" " " "	VP	-3214'05	0'83	0'97	0'24	4
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Produc. madera fuste	VP	-2974'01	0'02	0'95	0'38	7
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DN	3'46	1'60	0'85	1'90	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Produc. corteza fuste	VP	276'08	0'001	0'91	0'42	7
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " " "	"	47'62	0'0007	0'95	0'21	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Produc. leñosa ramas	VP	2303'33	0'01	0'92	0'39	7
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DN	2'83	1'84	0'998	1'07	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Producción foliar	VP	5131'25	0'01	0'95	0'24	7
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DN	2'10	2'16	0'997	1'12	5
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Producción epigea	VP	5556'73	0'05	0'99	0'14	7
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DN	3'90	1'91	0'98	1'25	5
	<u>Cr. monogyna</u>	"	" " " "	EVI	-1'06	1'39	0'94	1'50	4
	<u>C. avellana</u>	Lineal	" " " "	VP	2034'60	0'04	0'88	0'24	4

B	Especie	Tipo regresión	Variable dependiente	Variabl. independ.	A	B	r	error	n
	<u>F. sylvatica</u>	Logarítmica	Superf. frac. leñosa	Db	7'21	2'44	0'93	1'83	15
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " "	DB ² x L	5'91	0'80	0'95	1'29	15
	<u>Cr. monogyna</u>	Lineal	" " "	"	-2135'38	1005'97	0'93	0'40	15
	<u>C. avellana</u>	"	" " "	"	3184'96	450'93	0'98	0'20	12
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco frac. leño.	DB ³	-64'22	16'30	0'93	0'36	15
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DB ² x L	2'83	0'96	0'97	1'24	15
	<u>Cr. monogyna</u>	"	" " " "	"	3'00	0'99	0'95	1'30	17
	<u>C. avellana</u>	"	" " " "	"	2'54	1'06	0'95	1'33	13
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Peso seco epigeo	DB ³	80'67	17'01	0'93	0'35	15
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DB ² x L	3'15	0'95	0'98	1'19	15
	<u>Cr. monogyna</u>	"	" " " "	"	3'01	1'03	0'97	1'25	15
	<u>C. avellana</u>	"	" " " "	"	2'63	1'05	0'97	1'27	12
	<u>F. sylvatica</u>	Lineal	Producción.Frac.Leñosa	DB ²	-6'22	10'16	0'93	0'28	10
	<u>I. aquifolium</u>	Logarítmica	" " " "	DB ² x L	2'39	0'46	0'89	1'26	15
	<u>Cr. monogyna</u>	Lineal	" " " "	"	19'25	1'49	0'91	0'28	15
	<u>C. avellana</u>	"	" " " "	"	12'59	2'90	0'98	0'20	12
	<u>F. sylvatica</u>	Logarítmica	Producción epigéa	Db	2'77	1'96	0'98	1'35	10
	<u>I. aquifolium</u>	"	" " "	DB ² x L	2'52	0'57	0'94	1'23	15
	<u>Cr. monogyna</u>	Lineal	" " "	"	15'23	2'65	0'95	0'26	15
	<u>C. avellana</u>	"	" " "	"	20'59	3'75	0'95	0'17	12

C	Especie	Variable dependiente	B	A	r	error	n
	<u>F. sylvatica</u>	Peso seco frac.leñosa	2'79	-1'18	0'87	2'33	75
	<u>I. aquifolium</u>	" " " "	2'18	-0'54	0'81	2'38	54
	<u>Cr. monogyna</u>	" " " "	1'79	1'15	0'85	1'97	39
	<u>C. avellana</u>	" " " "	2'14	0'73	0'77	2'73	20

	<u>F. sylvatica</u>	<u>I. aquifolium</u>	<u>Cr. monogyna</u>	<u>C. avellana</u>
Diámetro tallos anót.(cm)	0'148	0'254	0'143	0'150
Nº de generaciones (g)	9'504 ± 0'37	6'174 ± 0'48	10'61 ± 0'54	8'114 ± 0'63
Factor de ahusamiento (t)	0'694 ± 0'010	0'664 ± 0'014	0'754 ± 0'013	0'674 ± 0'234
\bar{x} -Peso seco tallos/Tallo (gr)	0'0233	0'1160	0'0021	0'0312
I.S.E. (cm ² /gr)	243'01	71'27	106'30	101'23

Tabla IV

Parámetros de las regresiones logarítmicas utilizadas en la interpretación de las relaciones alométricas en (A) ramas muestra, (B) vástagos del subvuelo y (C) vástagos del vuelo. Las variables independientes utilizadas fueron, en los dos primeros casos, el diámetro basal (Db) y en el tercero el diámetro normal (DN).

A		Especie	Variable dependiente	B	A	r	error	n	Variable dependiente	B	A	r	error	n
		<i>F. sylvatica</i>	Longitud (m)	1'03	0'02	0'91	1'03	68	Peso frác. leñosa(gr)	3'25	2'56	0'95	0'58	70
		<i>I.aquifolium</i>	" "	1'05	-0'04	0'86	1'03	81	" " " "	2'82	3'18	0'92	0'64	50
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	0'61	0'24	0'63	1'05	40	" " " "	2'24	3'80	0'76	0'84	40
		<i>C. avellana</i>	" "	1'41	-0'41	0'92	1'06	40	" " " "	3'61	2'26	0'97	0'36	20
		<i>F. sylvatica</i>	Superf. leñosa ramas	2'33	7'18	0'89	0'64	68	Peso seco hojas (gr)	1'65	2'85	0'87	0'41	35
		<i>I.aquifolium</i>	" "	2'75	6'16	0'94	0'50	49	" " " "	2'02	2'59	0'92	0'45	50
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	1'72	8'63	0'60	1'01	40	" " " "	2'17	1'69	0'78	0'74	20
		<i>C. avellana</i>	" "	2'41	6'67	0'85	0'63	20	" " " "	1'27	2'04	0'54	0'86	20
B		Especie	Variable dependiente	B	A	r	error	n	Variable dependiente	B	A	r	error	n
		<i>F. sylvatica</i>	Longitud (m)	1'03	-0'05	0'90	1'34	20	Peso seco epigeo (gr)	2'72	3'26	0'97	1'51	15
		<i>I.aquifolium</i>	" "	0'29	0'60	0'69	1'13	15	" " " "	2'18	3'73	0'97	1'24	15
		<i>C. avellana</i>	" "	0'70	0'75	0'74	1'22	14	" " " "	2'73	3'51	0'95	1'35	12
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	-	-	-	-	-	" " " "	2'68	3'35	0'94	1'35	15
		<i>F. sylvatica</i>	Superf. leñosa (cm ²)	2'44	7'21	0'93	1'83	15	Produc.frac.leñosa($\frac{gr}{año}$)	2'06	2'31	0'97	1'46	10
		<i>I.aquifolium</i>	" "	1'78	6'43	0'92	1'38	15	" " " "	1'02	2'69	0'86	1'29	15
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	1'93	7'75	0'67	1'96	15	" " " "	1'58	2'32	0'81	1'43	15
		<i>C. avellana</i>	" "	2'63	7'10	0'93	1'38	12	" " " "	2'02	2'84	0'88	1'43	12
		<i>F. sylvatica</i>	Peso seco leñoso(gr)	2'91	2'95	0'97	1'55	15	Producción hojas($\frac{gr}{año}$)	1'58	1'80	0'92	1'55	15
		<i>I.aquifolium</i>	" "	2'44	3'15	0'94	1'42	15	" " " "	2'11	0'84	0'94	1'35	15
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	2'67	3'28	0'94	1'33	17	" " " "	1'89	0'84	0'62	2'12	15
		<i>C. avellana</i>	" "	2'76	3'40	0'93	1'40	13	" " " "	2'50	0'88	0'84	1'69	12
		<i>F. sylvatica</i>	Peso seco hojas (gr)	1'58	1'80	0'92	1'55	15	Producción epigea($\frac{gr}{año}$)	1'96	2'77	0'98	1'35	10
		<i>I.aquifolium</i>	" "	2'34	2'08	0'95	1'35	15	" " " "	1'29	2'89	0'91	1'27	15
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	1'89	0'84	0'62	2'12	15	" " " "	1'67	2'55	0'80	1'49	15
		<i>C. avellana</i>	" "	2'58	0'78	0'84	1'74	12	" " " "	2'08	2'88	0'94	1'27	12
C.		Especie	Variable dependiente	B	A	r	error	n	Variable dependiente	B	A	r	error	n
		<i>F. sylvatica</i>	Longitud (m)	0'58	1'15	0'88	1'26	7	Peso seco hojas(gr)	1'10	5'83	0'96	1'26	7
		<i>I.aquifolium</i>	" "	0'39	1'21	0'93	1'11	5	" " " "	2'16	2'69	0'997	1'12	5
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	-	-	-	-	-	" " " "	2'88	0'94	0'73	3'16	4
		<i>C. avellana</i>	" "	0'42	1'21	0'86	1'14	4	" " " "	-	-	-	-	-
		<i>F. sylvatica</i>	Superficie fuste(cm ²)	1'47	6'56	0'98	1'27	7	Peso seco epigeo (gr)	2'32	5'28	0'99	1'18	7
		<i>I.aquifolium</i>	" "	1'08	7'14	0'98	1'14	5	" " " "	2'13	5'36	0'99	1'23	5
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	1'23	6'68	0'90	1'29	4	" " " "	3'31	2'96	0'85	2'37	4
		<i>C. avellana</i>	" "	1'33	6'71	0'93	1'30	4	" " " "	2'07	5'55	0'97	1'29	4
		<i>F. sylvatica</i>	Superficie ramas(cm ²)	1'50	9'80	0'96	1'38	7	Producción fustes($\frac{gr}{año}$)	2'00	3'12	0'96	1'51	7
		<i>I.aquifolium</i>	" "	2'62	5'66	0'997	1'12	5	" " " "	1'59	3'55	0'86	1'86	5
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	-	-	-	-	-	" " " "	2'46	1'05	0'89	1'69	4
		<i>C. avellana</i>	" "	-	-	-	-	-	" " " "	1'54	3'05	0'97	1'21	4
		<i>F. sylvatica</i>	Superf.limbos hojas(cm ²)	1'11	11'29	0'95	1'29	7	Producción ramas($\frac{gr}{año}$)	2'20	1'87	0'96	1'65	7
		<i>I.aquifolium</i>	" "	3'28	5'19	0'998	1'13	5	" " " "	1'84	2'83	0'998	1'07	5
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	2'88	5'51	0'73	3'16	4	" " " "	-1'11	10'07	0'97	1'13	4
		<i>C. avellana</i>	" "	-	-	-	-	-	" " " "	1'03	4'98	0'85	1'38	4
		<i>F. sylvatica</i>	Peso seco fustes (gr)	2'33	4'89	0'99	1'32	7	Producción hojas($\frac{gr}{año}$)	1'10	5'83	0'96	1'26	7
		<i>I.aquifolium</i>	" "	1'93	5'43	0'99	1'22	5	" " " "	2'16	2'10	0'997	1'12	5
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	2'41	4'32	0'97	1'26	4	" " " "	2'91	0'95	0'93	3'19	4
		<i>C. avellana</i>	" "	2'29	4'59	0'97	1'32	4	" " " "	-	-	-	-	-
		<i>F. sylvatica</i>	Peso seco ramas (gr)	3'00	1'37	0'96	1'96	7	Producción epigea($\frac{gr}{año}$)	1'62	5'31	0'97	1'34	7
		<i>I.aquifolium</i>	" "	2'66	2'72	0'99	1'29	5	" " " "	1'91	3'90	0'98	1'25	5
		<i>Cr. monogyna</i>	" "	3'74	1'08	0'75	4'03	4	" " " "	2'18	3'53	0'73	1'53	4
		<i>C. avellana</i>	" "	2'05	4'32	0'94	1'44	4	" " " "	0'66	6'73	0'74	1'35	4