

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

ESTRUCTURA Y CRECIMIENTO DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA EN SELVAS DE LA COSTA DE OAXACA

VERÓNICA ORTEGA BARANDA

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2016

La presente tesis titulada: Estructura y crecimiento de la vegetación arbórea en selvas de la Costa de Oaxaca, realizada por la alumna: Verónica Ortega Baranda, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS
FORESTALES

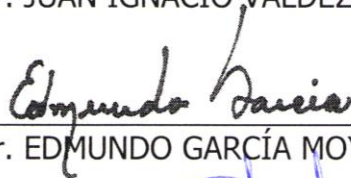
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. JUAN IGNACIO VALDEZ HERNÁNDEZ

ASESOR



Dr. EDMUNDO GARCÍA MOYA

ASESOR



Dr. MARCOS JIMÉNEZ CASAS

ASESOR



Dr. FILEMÓN MANZANO MÉNDEZ

ASESOR



Dr. DANTE ARTURO RODRÍGUEZ TREJO

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Febrero 2016

ESTRUCTURA Y CRECIMIENTO DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA EN SELVAS DE LA COSTA DE OAXACA

Verónica Ortega Baranda, Dra.

Colegio de Postgraduados, 2016

RESUMEN

La estructura riqueza y diversidad de la vegetación arbórea fue evaluada en tres relieves: planicie, premontaña y montaña baja, para clases de tamaño, fustales, latizales y brinzales. Las especies con mayor índices de valor de importancia y forestal fueron: *Bravaisia integerrima* (Fustales) y *Pithecellobium dulce* (latizales, brinzales) en planicie; *Faramea occidentalis* (fustales, latizales, brinzales) en premontaña; *Cecropia obtusifolia*, *Swartzia cubensis* (fustales), *Cupania dentata* (latizales) y *Nectandra globosa* (brinzales) en montaña baja. La riqueza de especies mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre relieves y tamaños, y la diversidad fue mayor en montaña baja que en premontaña y planicie. De las especies con interés comercial y conservación en premontaña, se describió la arquitectura y los atributos dasométricos en fustales, latizales y brinzales para: *Manilkara zapota* correspondiéndoles el modelo arquitectónico Aubréville, *Brosimum alicastum* modelo Troll y *Calophyllum brasiliense* modelo Attims. Fue evaluado su incremento en diámetro con la instalación de bandas dendrométricas en diferentes categorías diamétricas, forma e incidencia de luz en la copa. *M. zapota* tuvo un incremento en diámetro de 0.10 a 0.95 cm año⁻¹, 0.28 a 0.54 cm año⁻¹ y 0.22 a 0.49 cm año⁻¹; *B. alicastrum* alcanzó 0.11 a 0.36 cm año⁻¹, 0.17 a 0.21 cm año⁻¹ y 0.10 a 0.27 cm año⁻¹ y *C. brasiliense* obtuvo 0.25 a 0.63 cm año⁻¹, 0.35 a 0.60 cm año⁻¹ y 0.33 a 58 cm año⁻¹, en categoría diamétrica, forma e incidencia de luz en la copa, respectivamente. Los análisis de varianza mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre categorías diamétricas, forma e incidencia de luz en la copa.

Palabras clave: arquitectura arbórea, categoría diamétrica, diversidad de especies, forma e incidencia de luz en la copa, índices estructurales.

STRUCTURE AND TREE VEGETATION GROWTH FORESTS IN OAXACA COAST

Verónica Ortega Baranda, Dra.

Colegio de Postgraduados, 2016

ABSTRACT

The structure and diversity of woody vegetation was evaluated in three reliefs: plain and low mountain and premontane for size class, poles, saplings and seedlings. Those with high levels of importance and value of forest were *Bravaisia integerrima* (poles) and *Pithecellobium dulce* (saplings, seedlings) in plain; *Faramea occidentalis* (poles, saplings, seedlings) in premontane; *Cecropia obtusifolia*, *Swartzia cubensis* (poles), *Cupania dentata* (saplings) and *Nectandra globosa* (saplings) in low mountain. Species richness showed significant differences ($p < 0.05$) between relief and sizes, and the diversity was higher in premontane low mountain and plain. Species of commercial interest and conservation premontane dasometric architecture and attributes described in poles, saplings and seedlings for: *Manilkara zapota* corresponding Aubréville architectural model, model *Brosimum alicastum* Troll and *Calophyllum brasiliense* Attims model. Likewise growth was evaluated in diameter by installing dendrometer bands in different diameter categories, shape and lighting glass. *M. zapota* obtained 0.10 to 0.95 cm year⁻¹, from 0.28 to 0.54 cm year⁻¹ and 0.22 to 0.49 cm year⁻¹; *B. alicastrum* reached from 0.11 to 0.36 cm year⁻¹, from 0.17 to 0.21 cm year⁻¹ and 0.10 to 0.27 cm year⁻¹ and *C. brasiliense* obtained 0.25 to 0.63 cm year⁻¹, from 0.35 to 0.60 cm year⁻¹ and 0.33 to 58 cm year⁻¹, diameter class, form and lighting cup respectively. The analysis of variance showed highly significant differences ($p < 0.001$) diameter categories, shape and incidence of light the tree crown.

Keywords: diameter class, shape and incidence of light the tree crown, species diversity, structural indices, tree architecture.

AGRADECIMIENTOS

- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para los estudios de postgrado; al Programa Forestal del Colegio de Postgraduados (COLPOS) Campus Montecillo.
- Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández, impulsor de la mejor experiencia de mi vida en el conocimiento de las selvas.
- Dr. Edmundo García Moya, por todos aquellos consejos y revisiones tan pertinentes. Es un placer conocerlo.
- Dr. Dante Arturo Rodríguez Trejo, por los años de aprendizaje y ser parte importante en mi formación. Gracias por estar conmigo.
- Dr. Marcos Jiménez Casas, por aquellos consejos positivos y alenadores, gracias por tu invaluable amistad.
- Dr. Filemón Manzano Méndez, por el apoyo brindado en la revisión de esta tesis.
- Dra. Angélica Romero Manzanares y al Dr. Mario Luna Cavazos, magníficas personas e investigadores, gracias por todas las observaciones.
- Al grupo Ecosta Yutu Cuii, por las facilidades otorgadas, al Sr. Martín Bautista Gutiérrez y Sr. Antonio Carrillo Mata por permitir la toma de datos en sus predios.
- Al Sr. Constantino Figueroa Medina y Sra. Cleotilde Figueroa Medina por el apoyo incondicional en campo, su hospitalidad y su invaluable amistad.
- Al L.P.T Francisco Valdez por la realización de imágenes de localización geográfica y por su incondicional apoyo en todo momento, Dr. Elizandro Pineda por la asesoría y consejos para

este trabajo, al biólogo Eloy Ramírez Santos por la realización de las ilustraciones científicas y a mi incondicional amigo, M.C Leonardo Beltrán siempre por su apoyo, Gracias Leo.

DEDICATORIAS

A mi madre y hermano

Y a todos aquellos que amo y que siempre están conmigo

CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS.....	Página
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	xiii
REFERENCIAS.....	1
	7

CAPÍTULO I. ESTRUCTURA Y RIQUEZA DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA EN TRES RELIEVES DE LA COSTA DE OAXACA.....

1.1. Resumen.....	11
1.2. Introducción.....	12
1.3. Objetivos.....	13
1.4. Materiales y métodos.....	13
1.4.1. Muestreo y medición de variables.....	13
1.4.2. Atributos dasométricos.....	15
1.4.3. Índices estructurales.....	15
1.4.4. Diversidad de especies.....	15
1.4.5. Repartición y semejanza de especies.....	16
1.5. Resultados.....	16
1.5.1. Composición florística.....	16
1.5.2. Atributos dasométricos.....	19
1.5.3. Índices estructurales.....	20
1.5.4. Riqueza y Diversidad de especies.....	24
1.5.4.1. Riqueza.....	24
1.5.4.2. Diversidad.....	24
1.5.5. Repartición y semejanza de especies.....	24
1.5.5.1. Repartición.....	24
1.5.5.2. Semejanza.....	25
1.6. Discusión.....	26
1.6.1. Composición florística.....	26
1.6.2. Atributos dasométricos.....	26
1.6.3. Índices estructurales.....	28
1.6.4. Riqueza, Diversidad y Semejanza de especies.....	29
1.7. Conclusiones.....	30
1.8. Referencias.....	31

CAPÍTULO II. ARQUITECTURA Y MORFOMETRÍA DE TRES ESPECIES ARBÓREAS EN UNA SELVA MEDIANA DE LA COSTA DE OAXACA

	Página
2.1. Resumen.....	40
2.2. Introducción.....	41
2.3. Objetivos.....	43

2.4.	Materiales y métodos.....	43
2.4.1.	Selección de individuos arbóreos.....	43
2.4.2.	Atributos dasométricos.....	44
2.4.3.	Arquitectura arbórea.....	44
2.5.	Resultados.....	45
2.5.1.	Arquitectura y atributos dasométricos.....	45
2.5.1.1.	<i>Manilkara zapota</i>	45
2.5.1.2.	<i>Brosimum alicastum</i>	49
2.5.2.3.	<i>Calophyllum brasiliense</i>	51
2.6.	Discusión.....	54
2.7.	Conclusiones.....	58
2.8.	Referencias.....	59

CAPÍTULO III. CRECIMIENTO EN DIÁMETRO DE TRES ESPECIES ARBÓREAS EN UNA SELVA MEDIANA DE LA COSTA DE OAXACA Página

3.1.	Resumen.....	65
3.2.	Introducción.....	66
3.3.	Objetivos.....	67
3.4.	Materiales y métodos.....	67
3.4.1.	Selección de individuos arbóreos y colocación de bandas dendrométricas.....	67
3.4.2.	Análisis estadístico.....	68
3.5.	Resultados.....	69
3.5.1.	<i>Manilkara zapota</i>	69
3.5.1.1.	Categorías diamétricas.....	69
3.5.1.2.	Forma e Incidencia de luz en la copa.....	72
3.5.2.	<i>Brosimum alicastrum</i>	78
3.5.2.1.	Categorías diamétricas.....	78
3.5.2.2.	Forma e Incidencia de luz en la copa.....	81
3.5.3.	<i>Calophyllum brasiliense</i>	87
3.5.3.1.	Categorías diamétricas.....	87
3.5.3.2.	Forma e Incidencia de luz en la copa.....	90
3.6.	Discusión.....	96
3.6.1.	Categorías diamétricas.....	96
3.6.2.	Forma e Inicencia de luz en la copa.....	98
3.7.	Conclusiones.....	100
3.8.	Referencias.....	101

DISCUSIÓN GENERAL.....	107
CONCLUSIONES GENERALES.....	111
REFERENCIAS.....	112

ÍNDICE DE CUADROS

		Páginas
Cuadro 1.1.	Especies de fustales con mayores índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF) por relieve.....	21
Cuadro 1.2.	Especies de latizales con mayores índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF) por relieve.....	22
Cuadro 1.3.	Especies de brinzales con mayores índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF) por relieve.....	23
Cuadro 1.4.	Riqueza, diversidad, repartición y varianza de la vegetación arbórea por tamaño y relieve.....	25
Cuadro 1.5.	Coefficientes de semejanza florística (Sorensen: <i>IS</i>) por relieves y tamaños.....	25
Cuadro 2.1.	Cuadros medios del análisis de varianza para atributos dasométricos de <i>Manilkara zapota</i>	46
Cuadro 2.2.	Valores promedio de atributos dasométricos para <i>Manilkara zapota</i>	48
Cuadro 2.3.	Cuadros medios del análisis de varianza para atributos dasométricos de <i>Brosimum alicastrum</i>	49
Cuadro 2.4.	Valores promedio de atributos dasométricos para <i>Brosimum alicastrum</i>	51
Cuadro 2.5.	Cuadros medios del análisis de varianza de atributos dasométricos para <i>Calophyllum brasiliense</i>	52
Cuadro 2.6.	Valores promedio de atributos dasométricos para <i>Calophyllum brasiliense</i>	54
Cuadro 3.1.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Manilkara zapota</i> por categoría diamétrica.....	69
Cuadro 3.2.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica registrado durante 12 bimestres de <i>Manilkara zapota</i>	71
Cuadro 3.3.	Valores medios del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica de <i>Manilkara zapota</i>	72
Cuadro 3.4.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Manilkara zapota</i> por forma de copa.....	72
Cuadro 3.5.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por forma de copa de <i>Manilkara zapota</i>	74
Cuadro 3.6.	Valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa de <i>Manilkara zapota</i>	75
Cuadro 3.7.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Manilkara zapota</i> por incidencia de luz en la copa.....	75
Cuadro 3.8.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de <i>Manilkara zapota</i>	77
Cuadro 3.9.	Valores medios del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de <i>Manilkara zapota</i>	78

Cuadro 3.10.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Brosimum alicastrum</i> por categoría diamétrica.....	78
Cuadro 3.11.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica registrado durante 12 bimestres en árboles de <i>Brosimum alicastrum</i>	80
Cuadro 3.12.	Valores medios del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica de <i>Brosimum alicastrum</i>	80
Cuadro 3.13.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Brosimum alicastrum</i> por forma de copa.....	81
Cuadro 3.14.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por forma de copa de <i>Brosimum alicastrum</i>	83
Cuadro 3.15.	Valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa de <i>Brosimum alicastrum</i>	84
Cuadro 3.16.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Brosimum alicastrum</i> por incidencia de luz en la copa.....	84
Cuadro 3.17.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de <i>Brosimum alicastrum</i>	86
Cuadro 3.18.	Valores medios de crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de <i>Brosimum alicastrum</i>	87
Cuadro 3.19.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Calophyllum brasiliense</i> por categoría diamétrica.....	87
Cuadro 3.20.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica registrado durante 12 bimestres de <i>Calophyllum brasiliense</i>	89
Cuadro 3.21.	Valores medios del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica de <i>Calophyllum brasiliense</i>	89
Cuadro 3.22.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de forma de copa de <i>Calophyllum brasiliense</i>	90
Cuadro 3.23.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por forma de copa de <i>Calophyllum brasiliense</i>	92
Cuadro 3.24.	Valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa de <i>Calophyllum brasiliense</i>	93
Cuadro 3.25.	Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de <i>Calophyllum brasiliense</i> por incidencia de luz en la copa.....	95
Cuadro 3.26.	Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de <i>Calophyllum brasiliense</i>	96
Cuadro 3.27.	Valores medios del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de <i>Calophyllum brasiliense</i>	96

ÍNDICE DE FIGURAS

		Páginas
Figura 1.1.	Curvas de especies-área por relieves (A) y especies-área por tamaños (B).	18
Figura 1.2.	Estratificación vertical de fustales para los relieves: planicie, premontaña y montaña baja.....	19
Figura 1.3.	Distribución diamétrica por tamaños (< 10 cm = brinzales y latizales; > 10 cm = fustales) y relieves (planicie, premntaña y montaña baja).....	20
Figura 2.1.	Diagrama del patrón de crecimiento para <i>Manilkara zapota</i> conforme al modelo arquitectónico Aubréville: A) fustal, B) latizal y C) brinzal con crecimiento monopódico; D) ramificación simpodial, plagiotrópica, órdenes de ramificación y ángulos.....	47
Figura 2.2.	Diagrama del patrón de crecimiento para <i>Brosimum alicastum</i> correspondiente al modelo arquitectónico Troll: A) fustal, B) latizal y C) brinzal con crecimiento simpodico; D) ramificación simpodial, plagiotrópica, órdenes de ramificación y ángulos. E) hojas simples alterna.....	50
Figura 2.3.	Diagrama del patrón de crecimiento para <i>Calophyllum brasiliense</i> con base en el modelo arquitectónico Attim: A) fustal, B) latizal y C) brinzal, crecimiento ortotrópico; D) ramificación monopoidal, plagiotrópica, órdenes de ramificación y ángulos. E) hojas simples opuestas.....	53
Figura 3.1.	Crecimiento promedio acumulado en diámetro de <i>Manikara zapota</i> por categoría diamétrica: a) 5 cm, b) 10 cm, c) 15 cm, d) 20 cm, e) 25 cm y f) 30 cm. La ecuación corresponde a la curva promedio en cada categoría.....	70
Figura 3.2.	Crecimiento promedio acumulado en diámetro de <i>Manikara zapota</i> por categoría diamétrica.....	71
Figura 3.3.	Crecimiento acumulado en diámetro de forma de copa: a) 1 (n= 6) y b) 2 (n= 10) para <i>Manilkara zapota</i> . La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).....	73
Figura 3.4.	Crecimiento promedio acumulado de diámetro por forma de copa de <i>Manilkara zapota</i>	74
Figura 3.5.	Crecimiento acumulado en diámetro de <i>Manilkara zapota</i> con incidencia de luz en la copa: a) 1 (n= 3) y b) 2 (n= 13) y c) 3 (n= 2). La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).....	76
Figura 3.6.	Crecimiento promedio acumulado para <i>Manilkara zapota</i> por inidencia de la luz en la copa.....	77
Figura 3.7.	Crecimiento acumulado en diámetro para <i>Brosimum alicastrum</i> por categoría diamétrica: a) 5 cm, b) 10 cm, c) 15 cm, d) 20 cm, e) 25 cm	

	y f) 30 cm. La ecuación corresponde a la curva promedio en cada categoría. $P \leq 0.01$	79
Figura 3.8.	Crecimiento acumulado en diámetro para <i>Brosimum alicastrum</i> por categoría diamétrica.....	81
Figura 3.9.	Crecimiento acumulado en diámetro de forma de copa: a) 1 (n= 14), b) 2 (n= 3) y 3 (n= 1) de <i>Brosimum alicastrum</i> . La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).....	82
Figura 3.10.	Crecimiento promedio acumulado en diámetro de por forma de copa de <i>Brosimum alicastrum</i>	83
Figura 3.11.	Crecimiento acumulado en diámetro de <i>Brosimum alicastrum</i> con incidencia de luz en la copa: a) 1 (n= 4); b) 2 (n= 5) y c) 3 (n= 9). La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).....	85
Figura 3.12.	Crecimiento promedio acumulado de <i>Brosimum alicastrum</i> con incidencia de luz en la copa.....	86
Figura 3.13	Crecimiento acumulado en diámetro de <i>Calophyllum brasiliense</i> por categoría diamétrica: a) 5 cm, b) 10 cm, c) 15 cm, d) 20 cm, e) 25 cm y f) 30 cm. La ecuación corresponde a la curva promedio en cada categoría.....	88
Figura 3.14.	Crecimiento acumulado en diámetro de <i>Calophyllum brasiliense</i> por categoría diamétrica.....	90
Figura 3.15.	Crecimiento acumulado en diámetro de forma de copa: a) 1 (n= 10), b) 2 (n= 6) y 3 (n= 2) de <i>Calophyllum brasiliense</i> . La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).....	91
Figura 3.16.	Crecimiento promedio acumulado por forma de copa de <i>Calophyllum brasiliense</i>	92
Figura 3.17.	Crecimiento acumulado en diámetro de <i>Calophyllum brasiliense</i> con incidencia de luz en la copa: a) 1 (n=9), b) 2 (n=5) y c) 3 (n=4). La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).....	94
Figura 3.18.	Crecimiento promedio acumulado en diámetro de <i>Calophyllum brasiliense</i> con incidencia de luz en la copa.....	95

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las selvas tropicales son ecosistemas con una alta diversidad de formas de vida, en las que sobresalen las especies arbóreas en sus diferentes etapas de crecimiento, los cuales son eficientes en la transformación de la energía solar en biomasa; además constan de un alta complejidad en cuanto a su arquitectura (Godínez y López, 2002; Maldonado y Maldonado, 2010).

La búsqueda de las causales que originan y mantienen la diversidad de especies tropicales ha motivado el interés por su estudio desde hace más de un siglo (Hubbell, 2001). Sin embargo el estudio de la vegetación arbórea en selvas tropicales en México limitado, aunado a un escaso conocimiento cuantitativo sobre ésta y la disponible proviene de unas cuantas localidades o regiones relativamente bien conocidas pero distintas entre sí (Gallardo *et al.*, 2005).

La estructura y diversidad de la distribución de las especies arbóreas de las selvas de la Costa se desconocen al igual que la arquitectura y el incremento en diámetro de especies forestales de interés comercial y de conservación para las comunidades o ejidos de esta región. Muchas de estas selvas se ven fragmentadas en pequeñas superficies por el cambio continuo de la tierra para actividades agrícolas y pecuarias, como es el caso del municipio de Tututepec ubicado en la región Costa de Oaxaca.

La investigación se llevó al cabo en las planicies y montañas costeras del Pacífico del municipio de Villa de Tututepec de Melchor Ocampo, Oaxaca. Limita al norte con la Sierra Madre del Sur, y al sur, con el Océano Pacífico entre las coordenadas: 16° 02' 43" N, 97° 38' 48" O; 16° 11' 18" N, 97° 29' 17" O y 16° 05' 58" N, 97° 24' 04" O (Figura 1). El régimen de la tenencia de la tierra corresponde a pequeña propiedad y comunidad.

La zona está cubierta por rocas metamórficas del Cretácico e intrusivas graníticas (Ortiz *et al.*, 2004). El relieve corresponde a: montañas altas ($2, 500 < H \leq 3, 750$ m), montañas medias ($1, 300 < H \leq 2, 500$ m), montañas bajas ($800 < H \leq 1, 300$ m), premontañas ($400 < H \leq 800$ m), elevaciones o lomeríos ($200 < H \leq 400$ m) y planicies ($220 \text{ m} \leq H$) (Hernández *et al.*, 2009).

Se identificaron tres relieves: planicie (0-13 m snm), premontaña (690-726 m snm) y montaña baja (810-846 m snm), en los cuales se encontró vegetación arbórea con poca intervención humana y donde los dueños o poseedores permitieron realizar la investigación. Para planicie la perturbación se da por el paso de ganado bovino hacia predios colindantes, premontaña no ha tenido perturbación por un periodo de 30 años cuando se aprovechaba el corozo (*Attalea cohune* Mart.), y planicie es un área con un sistema agroforestal rusticano de café (*Coffea canephora* Pierre).

El clima es cálido subhúmedo (Aw_0, Aw_1) con una precipitación media anual de 1, 365 mm, temperatura media máxima de 33.1 °C y mínima de 21.4 °C (Serrano *et al.*, 2005). Las áreas se encuentran entre los ríos: Verde, Manialtepec y Río Grande; los dos últimos abastecen a las lagunas de Chacahua-Pastoría y Manialtepec (INEGI, 2012). Los suelos predominantes son: Acrisol, Cambisol, Feozem, Gleysol, Regosol (Krasilnikov *et al.*, 2007 y Sánchez-Bernal *et al.*, 2012).

La Planicie se considera como una selva mediana subcaducifolia, ubicada en una zona baja con saturación constante de agua y como característica fisonómica con la presencia de “contrafuertes” de la especie dominante *Bravaisia integerrima* (Spreng.) Standl. (Pennington y Sarukhán, 2005). Premontaña y montaña baja son consideradas como selvas medianas subperennifolias, esta última esta combinada con plantación de *Coffea canephora* P. (café robusta). Las especies que prevalecen son *Brosimum alicastrum* Sw. *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, *Callophyllum brasiliense* Cambess, *Poulsenia armata* (Miq.) Standl. , *Acosmium panamense* (Benth.) Yakovlev,

Chrysophyllum mexicanum Brandegee ex Standl., *Swietenia macrophylla* King, *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch., *Zuelania guidonia* (Sw.) Britton & Millsp., *Astronium graveolens* Jacq., *Simira salvadorensis* Standl., *Vatairea lundellii* (Standl.) Killip ex Record, *Myroxylon balsamum* (L.) Harms, *Platymiscium yucatanum* Standl. , *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma, *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand, *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. y *Bucida buceras* L.

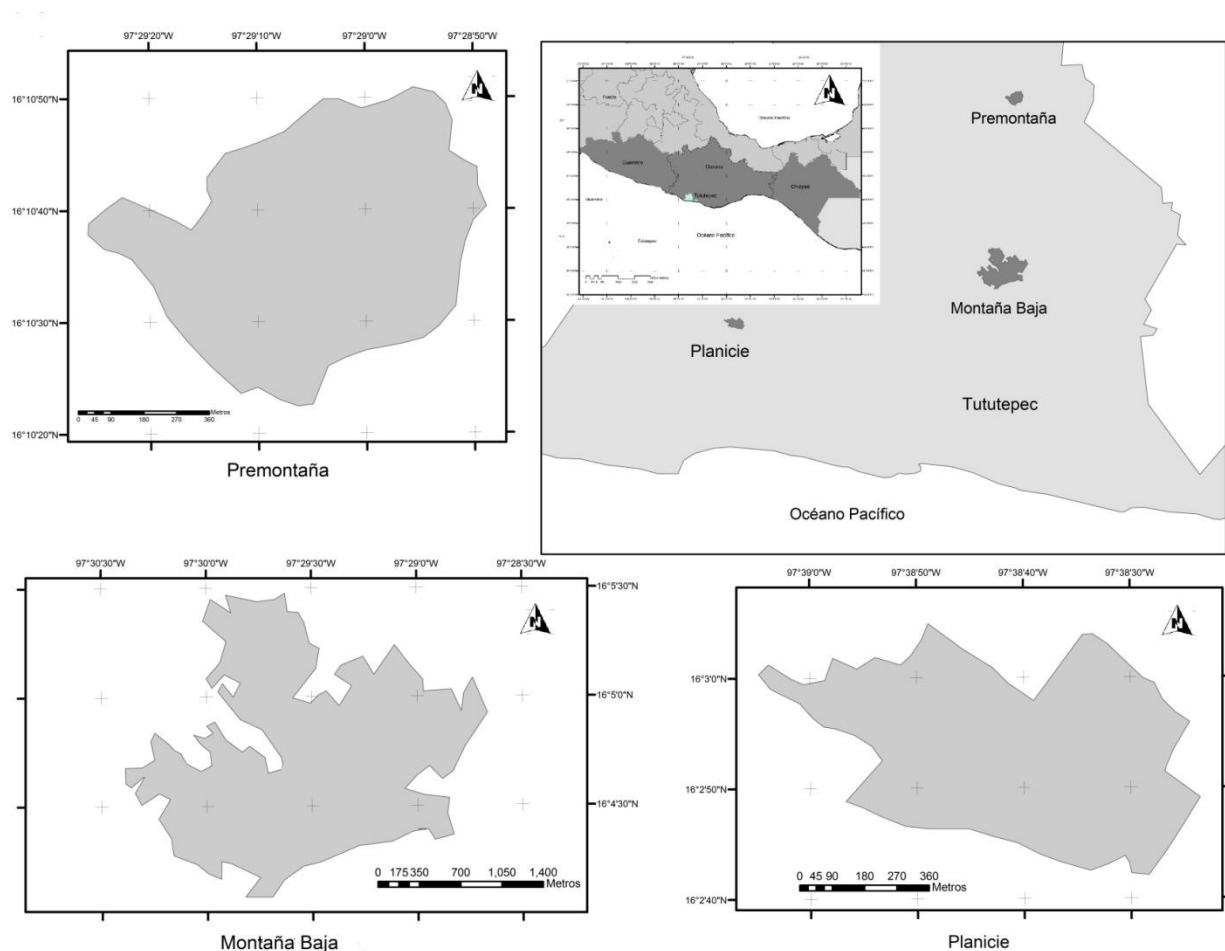


Figura 1. Localización de las áreas de estudio: planicie, premontaña y montaña baja, municipio de Villa de Tututepec de Melchor Ocampo, Oaxaca.

Las especies de interés comercial y de conservación para este estudio fueron: *Manilkara zapota* (Sapotaceae), árboles perennifolios de altura hasta los 45 m y diámetro normal hasta 1.5 m, copa

irregular, corteza fisurada de color café oscuro y crema rosado con abundante exudado lechoso; ramas lenticeladas, con cicatrices de hojas caídas; hojas dispuestas en espiral, pecioladas, aglomeradas en las puntas de las ramas, simples, elípticas a oblongas, margen entero, ápice obtuso o agudo, base aguda, haz verde oscuro y brillante, envés verde pálido, nervación inconspicua; flores blanquicinas, solitarias, axilares, actinomorfas, hermafroditas, en ocasiones aglomeradas en las puntas de las ramas, florece de junio a octubre; el fruto es una baya de 5 a 10 cm de diámetro, la cascara es áspera de color café con endocarpio carnoso y dulce (Pennington y Sarukhán, 2005 y Newman, 2008).

Brosimum alicastrum (Moraceae) especie arbórea de tronco recto o inclinado y sinuoso, cilíndrico, con contrafuertes, altura hasta 35 m o más y diámetro normal hasta de un metro, copa irregular a piramidal, densa; la corteza muestra escamas grandes, áspera, lenticelas redondeadas, con fisuras abundantes en forma de cuña, color gris plomizo, con producción de látex blanco o amarillo; ramas plagiotropicas; las hojas alternas, simples, elípticas a oblongas, acuminadas a agudas, ápice caudado, base aguda, obtusa, truncada, margen entero, nervaduras laterales en pares, presentan una nervadura submarginal muy distintiva a lo largo de los bordes y coriáceas; flores unisexuales subsésiles tanto masculinas (reunidas en amentos globosos) y femeninas (cabezuelas oblongas y ovals); fruto una baya de 1.5 a 2 cm de diámetro de color amarillo o anaranjado en la madurez (Carvajal, 2007; Pérez y Barajas-Morales, 2011).

Calophyllum brasiliense (Calophyllaceae), árbol con fuste recto que alcanza alturas de 20-45 m y diámetros hasta 1.8 m, de tronco cilíndrico y recto con ramas; la copa es redondeada y densa; corteza de color pardo morena a café, laminada, fisurada; exudado lechoso amarillo o marrón (capa externa) y rosado (capa interna); hojas coriáceas, simples, opuestas, decusadas, elíptico-oblongas, venas secundarias numerosas y paralelas, haz verde oscuro brillante; inflorescencia en panículas

axilares, flores pequeñas blancas y aromáticas; fruto en forma de baya globulares, verde-amarillos a marrones de 1.0 a 3.0 cm (Martínez, 1970; Killeen *et al.*, 1993).

M. zapota, *B. alicastrum*. y *C. brasiliense*, son especies utilizadas para la producción de vigas, durmientes, parquet, construcciones rurales, pisos, ebanistería, chapa decorativa, mangos de herramientas agrícolas, carpintería (Weaver, 1990; Aderaldo, 2002; Flores, 2002 y Muñoz, 2011), para obtención de forrajes y en agroforestería (Martínez, 1937; Cordero y Boshier, 2003; Orantes *et al.*, 2012).

M. zapota es utilizada para el aprovechamiento de látex (García *et al.*, 2013); *B. alicastrum* considerada como especie multipropósito (Peters y Pardo-Tejeda 1982; Meiners *et al.* 2009) y *C. brasiliense* utilizada en el área químico-farmacológica-médica por sus propiedades biológicas (antibacterial, antifúngica, antiespasmódica, analgésica, antiúlceras, antineoplásica y antiviral) (Maráz *et al.*, 1997; García-Zebadúa *et al.*, 2011); con categoría de amenazada por la NOM-059 (SEMARNAT, 2010).

Los objetivos de la presente investigación:

- Describir la composición, estratificación vertical y distribución diamétrica de la vegetación arbórea en tres relieves de la costa de Oaxaca.
- Determinar los índices estructurales y de diversidad arbórea por tamaño de los individuos en los tres relieves.
- Describir la arquitectura y analizar la morfometría entre clases de tamaño para *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense*.

- Estimar las tasas de incremento anual en diámetro de *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense*, por categoría diamétrica, forma de copa y intercepción de luz solar por la copa.

El cumplimiento de los objetivos de este trabajo implicó dividirlo en tres capítulos. I) Estructura y diversidad de la vegetación arbórea en tres relieves (planicie, premontaña y montaña baja), en donde se establecieron al azar, tres unidades de muestreo de (1, 000 m²) en cada relieve, para registrar altura total, cobertura de copa y diámetro normal (DN) en tres tamaños arbóreos: fustales, latizales y brinzales, determinando la estratificación vertical, distribución diamétrica y cálculo de los índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF); evaluando la diversidad por el índice de abundancia proporcional (Shannon-Wiener: H') y el coeficiente de semejanza florística (Sorensen: IS). II) Arquitectura y morfometría con su modelo arquitectónico y sus diferencias en sus atributos dasométricos en tres clases de tamaño (brinzal, latizal y fustal) para *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense*. III) Crecimiento en diámetro promedio anual, para categorías diamétricas, forma e incidencia de luz en las copas de *M. zapota*, *B. alicastrum* y *C. brasiliense*, con el uso de bandas dendrométrica. Los capítulos II y III se realizarón en el relieve de premontaña.

REFERENCIAS

- Aderaldo B.G.F. 2002. Caracterización de plantas de chicozapote *Manilkara zapota* (L.) P. van Royen) de la colección del CATIE, mediante el uso del análisis multivariado. Revista. *Brasileña de Fruticultura*. Jaboticabal-SP 24(3): 727-730.
- Carvajal S. 2007. Flora del Bajío y de regiones adyacentes "Moraceae". Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco 147: 1-59.
- Cordero J. y Boshier D. (eds.) 2003. Árboles de Centroamérica: Un manual para extensionistas. Turrialba, CR, OFI/CATIE. 1079 p.
- Flores M.E. 2002. *Calophyllum brasiliense* Cambess. En. Vozzo, J.A. Eds. Tropical tree seed manual. Washington DC: USDA Forest Service, Agriculture Handbook 721. 353-356 pp.
- Gallardo C. A., J. A. Meave E. A. G. Pérez. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 76: 19-35.
- García M.J., González V.R. y Yaxcal P.E. 2013. Levantamiento y evaluación de la línea base para el monitoreo de los efectos del cambio climático en la fenología reproductiva de especies vegetales de importancia ecológica en la Reserva de Biosfera Maya. Proyecto FD 26-2011. Centro de Estudios Conservacionistas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Guatemala. 35 p.

- García-Zebadúa J.C., Reyes-Chilpa R., Huerta-Reyes M., Castillo-Arellano J.I., Santillán- Gómez W. 2011. Manejo Agroecológico de Árboles Frutales y Forestales. Fondos de la Unión Europea, CESTA. 40 p.
- Godínez I. O.; L. M. López. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 73(02): 283-314.
- Hernández S.J.R., Ortiz P.M.A. y Figueroa M.E.M. 2009. Análisis morfoestructural del estado de Oaxaca, México: un enfoque de clasificación tipológica del relieve. *Investigaciones Geográficas* 68: 7-24.
- Hubbell S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2012. Sistema para la consulta del anuario de Oaxaca. <ceiegoaxaca.gob.mx/home/> (consultado 22 abril 2014).
- Killeen J.T., García E.E., Beck G.S. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia Missouri Botanical Garden. La Paz, Bolivia. 958 p.
- Krasilnikov P., García-Calderón N.E., Fuentes-Romero E. 2007. Pedogenesis and slope processes in subtropical mountain areas, Sierra Sur de Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24(3): 469-486.
- Maldonado S. E. y Maldonado M. F. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia, Trópico húmedo*. 26(3): 235-245.

- Maráz L., Oppawsky T., Oppelt A., Pickl S., Schmid J. y Stein R. 1997. Descripción de siete especies forestales nativas del bosque húmedo tropical en el Sur de Costa Rica. Eschborn. 86 p.
- Martínez M. 1937. Guía para el curso de botánica. Ediciones Botas. México, D.F. 227 p.
- Martínez M. 1970. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 1220 p.
- Meiners M., Sánchez G.C., De Blois S. 2009. El ramón: fruto de nuestra cultura y raíz para la conservación. CONABIO. *Biodiversitas* 87: 7-10.
- Muñoz F.H.J., Sáenz R.J.T., Rueda S.A. 2011. Especies Promisorias de Clima Tropical para Plantaciones Forestales Comerciales en Michoacán. Libro Técnico Núm. 11. SAGARPA-INIFAP-CIRPAC-Campo Experimental Uruapan. Uruapan, Michoacán, México. 202 p.
- Newman M.F. 2008. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Sapotaceae. Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México. 57: 1-20.
- Orantes G.C., Caballero R.A. y Velázquez M.A.M. 2012. Aprovechamiento del árbol nativo *Brosimum alicastrum* Swartz (Moraceae) en la Selva Zoque Chiapas, México. *Lacandonia* 6(1): 71-82.
- Ortiz P.M.A., Hernández J.R.S., Figueroa J.M.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García M.J.A., Ordoñez J. y Briones M. S. Eds. Biodiversidad de Oaxaca, pp. 43-54, Instituto de Biología UNAM, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México, D. F.
- Pennington T. y Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM, FCE. México. 523 p.

- Pérez J.A.L y Barajas-Morales J. 2011. Árboles de selvas secas de México. Identificación mediante cortezas. Publicaciones especiales 23. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 96 p.
- Peters M.C. y Pardo-Tejeda E. 1982. *Brosimum alicastrum* (Moraceae): Uses and Potential in Mexico. *Economic Botany* 36(2): 166-175.
- Sánchez-Bernal E., Camacho- Escobar M., Rodríguez-León A and Ortega-Escobar M. 2012. Characterization of soils affected by salts in irrigation district 110 “Río Verde”, Oaxaca, Mexico. *African Journal of Agricultural Research* 7(6): 943-957.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México.
- Serrano A.V., Silva-Serna M.M., Cano-García M.A., Medina-García G. y Ruiz-Corral A. 2005. Estadísticas climatológicas básicas del estado de Oaxaca. (Periodo 1961-2003). (Informe Núm. 4). México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Secretaría de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.
- Weaver P.L. 1990. *Calophyllum calaba* L. En: María, Santa Maria. En: Burns, R.M., Honkala, B.H., Eds. *Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agric. Handb.*, pp. 172-178, Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.

CAPÍTULO I

ESTRUCTURA Y RIQUEZA DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA EN TRES RELIEVES DE LA COSTA DE OAXACA

1.1. RESUMEN

La estructura, riqueza y diversidad de la vegetación arbórea en tres relieves de la costa de Oaxaca: planicie, premontaña y montaña baja fueron analizadas. En cada relieve se establecieron, al azar, tres unidades de muestreo (UM) de 50 x 20 m (1 000 m²) para registrar altura total, cobertura de copa y diámetro normal (DN) en tres tamaños: fustales (Ft) (> 2.5 cm), latizales (Lt) (< 2.5 cm de DN pero > 1.5 m de altura) y brinzales (Br) (< 1.5 m pero > 0.3 m de altura). La estructura se caracterizó mediante estratificación vertical, distribución diamétrica y cálculo de los índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF). La riqueza específica (S), se estimó mediante el número total de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. La diversidad se evaluó con el índice de equidad de Shannon-Wiener (H') y el coeficiente de semejanza florística (Sorensen: IS). Las especies con mayor IVI e IVF fueron: *Bravaisia integerrima* (Ft) y *Pithecellobium dulce* (Lt, Br) en planicie, *Faramea occidentalis* (Ft, Lt, Br) en premontaña, *Cecropia obtusifolia* y *Swartzia cubensis* (Ft), *Cupania dentata* (Lt) y *Nectandra globosa* (Br) en montaña baja. La riqueza de especies mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre relieves para fustales y brinzales y entre tamaños para montaña baja. La diversidad fue significativamente ($p < 0.05$) mayor en montaña baja ($H' = 2.52-3.11$) que en premontaña ($H' = 1.57-1.78$) y planicie ($H' = 1.48-2.01$). La semejanza florística fue menor entre planicie y

premontaña para fustales ($IS = 5$) y latizales ($IS = 13$), y entre planicie y montaña baja para brinzales ($IS = 11$).

Palabras clave: brinzales, coeficiente de Sorensen, fustales, índice de Shannon-Wiener, latizales.

1.2. INTRODUCCIÓN

Los estudios de vegetación arbórea en selvas se han enfocado principalmente al conocimiento de su la riqueza y estructura como, por ejemplo, en Brasil (Guilherme *et al.*, 2012), China (Cao y Zhang, 1997), India (Sagar *et al.*, 2003), Tanzania (Lovett, 1999) y Perú-Bolivia (Silman *et al.*, 2005). En México existen trabajos para los estados de Campeche (Dzib-Castillo *et al.*, 2014), Chiapas (López-Toledo *et al.*, 2012; López-Pérez *et al.*, 2014;), Guerrero (Pineda-García *et al.*, 2007), Michoacán (Martínez-Cruz *et al.*, 2013), Oaxaca (Gallardo *et al.*, 2005), Quintana Roo (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014), Tabasco (Zarco-Espinosa *et al.*, 2010; Vázquez-Negrín *et al.*, 2011), Veracruz (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002; Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003) y Yucatán (Gutiérrez-Báez *et al.*, 2012).

Una mejor comprensión de la distribución espacial y heterogeneidad de la vegetación arbórea en selvas requiere, además trabajos como los mencionados, considerar características físicas del entorno como las geomorfológicas (Hamilton *et al.*, 2007), el relieve (Duran *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2007) y las edáficas (Newbery *et al.*, 1996; Clark *et al.*, 1998; Ruso *et al.*, 2005). En particular, se han elaborado estudios relacionados con la variación de la estructura y riqueza arbórea en respuesta al relieve, por ejemplo en selvas de Camerú, África (Chuyong *et al.*, 2011), Malasia

(Colin y Proctor, 1997), Brasil (Silva *et al.*, 2008), Ecuador (Valencia *et al.*, 2004), Belice (Brewer *et al.*, 2003), Puerto Rico (Scatena y Lugo, 1995) y México (Galicia *et al.*, 2008) y.

En la costa de Oaxaca, México, se cuenta con listados florísticos (Salas-Morales *et al.*, 2003, 2007), evaluación arbórea y arbustiva a escalas de paisaje (Gordon *et al.*, 2004) descripciones de la biodiversidad en función del entorno físico (Rodarte, 1997) y sus implicaciones en conservación (Meave *et al.*, 2012) para selvas estacionalmente secas. Pero no se tiene información de la estructura y riqueza arbórea en selvas de la región.

1.3. OBJETIVOS

- Describir la composición, estratificación vertical y distribución diamétrica de la vegetación arbórea en tres relieves de la costa de Oaxaca.
- Determinar los índices estructurales y de riqueza arbórea por tamaño de los individuos en tres relieves de la costa de Oaxaca.

Se plantearon las siguientes hipótesis: a) las especies arbóreas con los más altos valores de importancia estructural son las mismas en los tres tamaños dentro de cada relieve; b) la diversidad de las especies arbóreas son iguales entre tamaños para un mismo relieve.

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1. Muestreo y medición de variables

El área de estudio mostró tres relieves (*sensu* Ortiz *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2009): planicie (0-13 msnm), premontaña (690-726 m snm) y montaña baja (810-846 m snm), en los cuales se encontró vegetación arbórea con poca intervención humana y donde los dueños o poseedores permitieron realizar la investigación. Para cada relieve se localizaron, de forma aleatoria, tres unidades de muestreo (UM) de 20 x 50 m (1 000 m²) (Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003). Las UM fueron divididas en 10 subunidades de 10 x 10 m (100 m²), en las cuales se ubicaron aleatoriamente dos cuadros de 4 x 4 m (16 m²) y cinco cuadros de 1 x 1 m (1 m²) (Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014).

En las subunidades de 100 m² se censaron todos los fustales, individuos con diámetro normal (DN, a 1.3 m del suelo) mayor a 2.5 cm; en los cuadros de 16 m² se registraron los latizales, individuos con DN menor a 2.5 cm y altura mayor a 1.5 m; en los cuadros de 1 m² se midieron los brinzales, individuos con alturas de 30 cm a 1.5 m (Interian-Ku *et al.*, 2009). En fustales y latizales se registró el DN, altura total, diámetro mayor y menor de la copa, mientras que en brinzales altura total y diámetro.

Las especies arbóreas, recolectadas por triplicado, se prensaron, secaron e identificaron taxonómicamente, depositándolas en el Herbario-Hortorio (CHAPA) del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, México.

1.4.2. Atributos dasométricos

Los estratos verticales se identificaron para cada relieve mediante puntos de inflexión en las curvas generadas entre el número de individuos fustales y su altura total (López-Toledo *et al.*, 2012). La distribución diamétrica se obtuvo para cada relieve con histogramas de frecuencia organizados por categoría diamétrica (cat) de 10 cm de amplitud para fustales: 2.5-12.5 (cat 10), 12.6-22.5 (cat 20) y, así sucesivamente hasta 92.6-102.5 (cat 100) (Zarco-Espinosa *et al.*, 2010); y menor de 2.5 cm. (cat < 10) para brinzales y latizales.

1.4.3. Índices estructurales

El Índice de valor de importancia [IVI = dominancia relativa (Domr) + densidad relativa (Dr) + frecuencia relativa (Fr)] que es un indicador que revela la importancia ecológica relativa de cada especie en una comunidad vegetal (Mostacedo y Fredericksen, 2000) y el valor forestal [IVF = diámetro normal relativo (DNr) + altura relativa (Ar) + cobertura relativa (Cr)] que evalúa la estructura bidimensional de la vegetación arbórea, considerando el estrato inferior en el plano horizontal (DN), los estratos inferior y superior en el plano vertical (altura) y el estrato superior en el plano horizontal (cobertura) (Corella *et al.*, 2001 y Zarco-Espinosa *et al.*, 2010) fueron estimados.

1.4.4. Diversidad de especies

El índice de Shannon-Wiener: $H' = -\sum P_i \ln(P_i)$ fue estimado; donde P_i es la proporción de individuos en la especie i ; este índice determina el grado de incertidumbre asociada a la selección

aleatoria de una especie en la UM o comunidad (Pla, 2006). Se aplicó el método de “t”, modificado por Hutchenson (Magurran, 2004), para determinar la existencia de diferencias significativas ($p < 0.05$) en la diversidad de especies entre relieves (planicie, premontaña y montaña baja) por cada tamaño (fustales, latizales y brinzales) y entre tamaños por cada relieve.

1.4.5. Repartición y semejanza de especies

La repartición indica el grado de igualdad en la distribución de a abundancia de las especies (Smith y Smith, 2001). Fue calculada como $E = H'/\ln(S)$, donde H' es el índice de Shannon-Wiener, y S el número total de especies. Para determinar la existencia de diferencias significativas (Tukey, $p < 0.05$) entre relieves por tamaño y entre tamaños por relieve, se utilizó el paquete estadístico SAS (SAS, 2004). La semejanza se determinó con el coeficiente de Sorensen: $IS = \left(\frac{2C}{A} + B\right) \times 100$, donde A es el número de especies encontradas en la comunidad A , B el número de especies encontradas en la comunidad B y C es el número de especies comunes en ambas comunidades; este coeficiente se basa en la presencia y ausencia de especies (Krebs, 1985).

1.5. RESULTADOS

1.5.1. Composición florística.

Un total de 79 taxones fueron colectados en los tres relieves; 56 se identificaron hasta especie, 16 a género y siete colectas se desconoce su identidad. De las especies identificadas se tuvieron 35 géneros y 27 familias, sobresaliendo en éstas últimas Fabaceae 12% (cuatro géneros, nueve

especies), Lauraceae 9% (tres géneros, siete especies) y Moraceae 9% (cuatro géneros, cuatro especies).

En planicie se encontraron 19 especies, 18 géneros y 15 familias con predominio de Fabaceae y Bignoniaceae (28%); en premontaña 32 especies, 17 géneros y 15 familias destacan Rubiaceae (23%) y en montaña baja 49 especies, 31 géneros y 23 familias, de las cuales resalta Fabaceae y Lauraceae (23%).

Los fustales incluyeron 57 especies, 43 géneros y 32 familias, donde sobresalen Rubiaceae, Moraceae y Lauraceae (23%); los latizales 48 especies, 37 géneros y 27 familia, entre las que destacaron Fabaceae, Lauraceae y Moraceae (24%); y los brinzales 63 especies, 35 géneros y 27 familias, resaltan Fabaceae, Lauraceae y Moraceae (21%).

En fustales las especies afines para planicie y montaña baja fueron tres, planicie y premontaña una, montaña baja y premontaña cinco especies; en latizales, planicie y montaña baja con tres, dos especies semejantes en planicie y premontaña, montaña baja y premontaña sólo cuatro; para brinzales en planicie con montaña baja tuvo tres especies afines, planicie y premontaña tres y montaña baja y premontaña con seis especies en común.

El número acumulado de especies para brinzales fue mayor tanto en montaña baja como planicie, mientras que el de fustales lo fue en premontaña (Figura 1.1, A); en orden decreciente, el número acumulado de especies para cada tamaño fue montaña baja, premontaña y planicie (Figura 1.1, B).

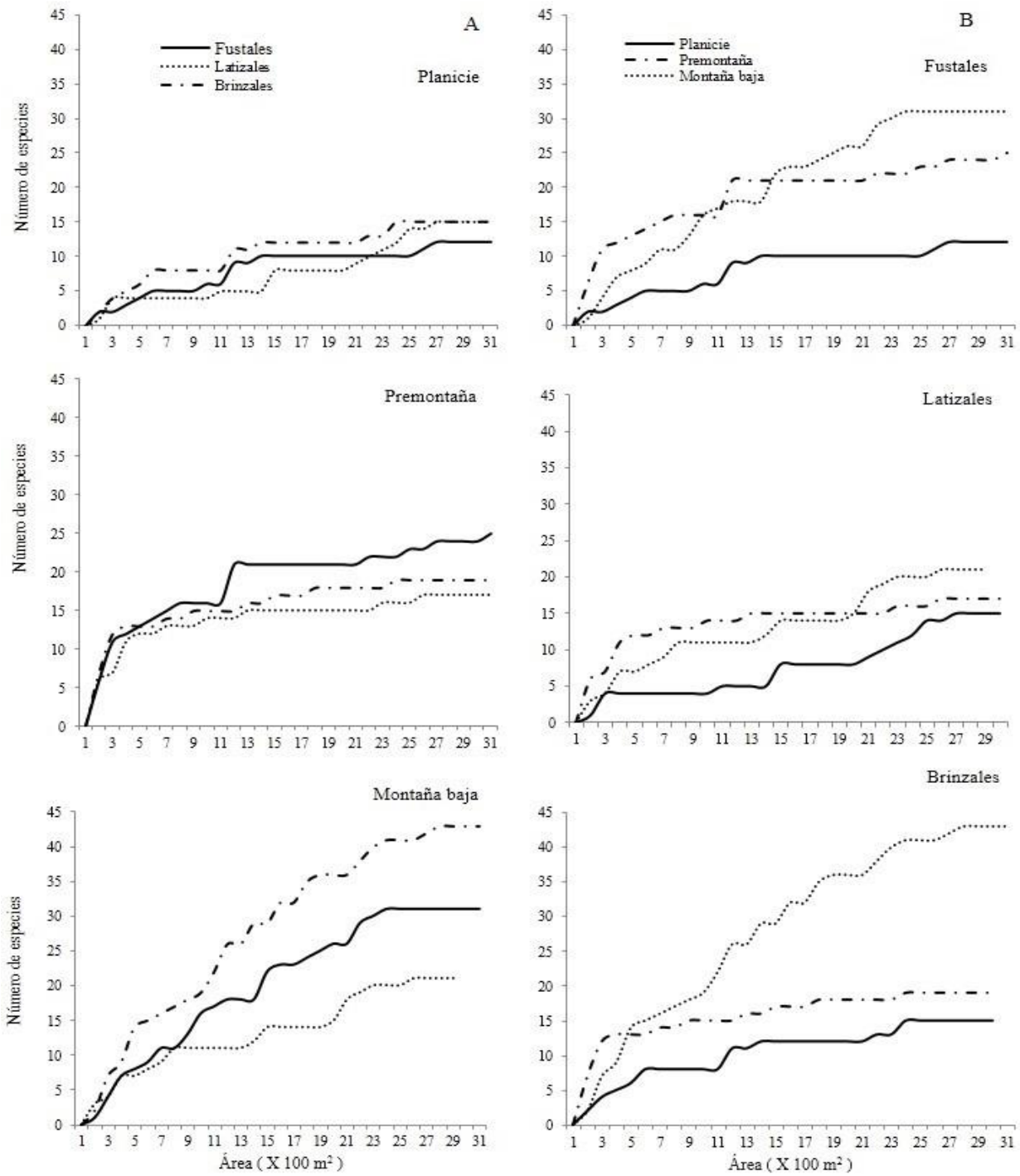


Figura 1.1. Curvas de especies-área por relieves (A) y especies-área por tamaños (B).

1.5.2. Atributos dasométricos

Se identificaron dos estratos verticales: inferior y superior (Figura 1.2). El estrato inferior fue menor a 6.5 m de altura tanto en planicie (38% del total de individuos) como premontaña (42% del total) y menor a 21 m (81% del total) en montaña baja. El estrato superior fue mayor a 6.5 m de altura tanto en planicie (62% del total) como premontaña (58% del total) y mayor a 21 m (19% del total) en montaña baja.

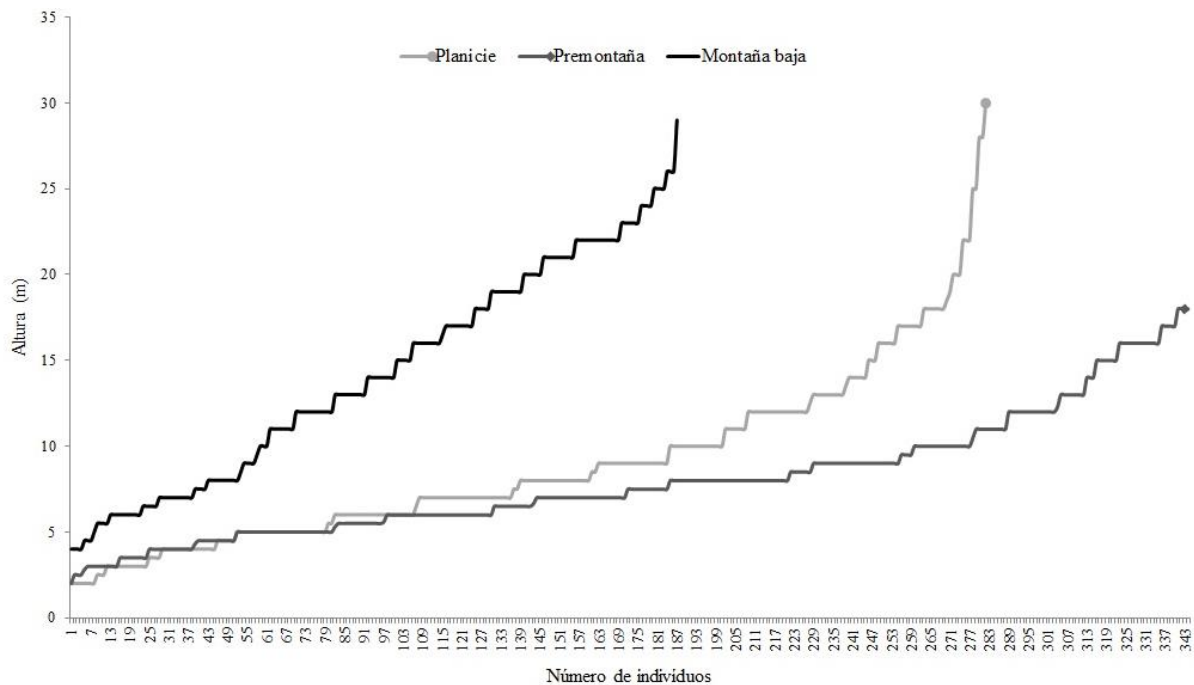


Figura 1.2. Estratificación vertical de fustales para los relieves: planicie, premontaña y montaña baja.

La distribución diamétrica reveló que la mayoría de los individuos se concentraron en las primeras dos categorías: (85%), 27% en planicie, 38% en premontaña y 20% en montaña baja (Figura 1.3).

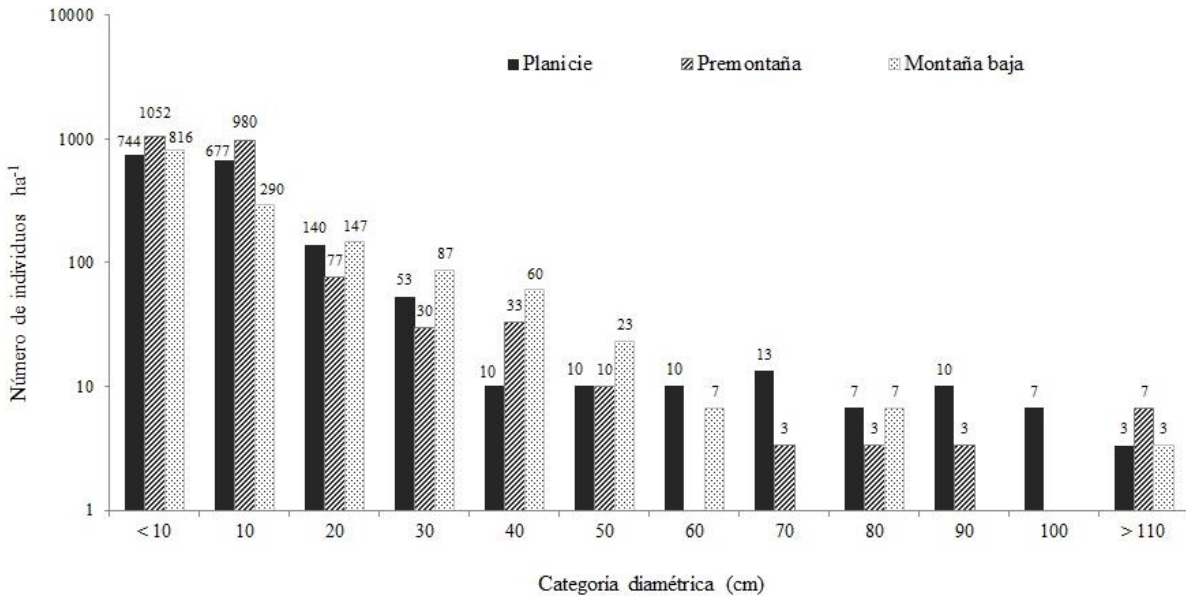


Figura 1.3. Distribución diamétrica por tamaños (< 10 cm = brinzales y latizales; > 10 cm = fustales) y relieves (planicie, premontaña y montaña baja).

1.5.3. Índices estructurales

Las especies fustales con mayores valores de importancia y forestal fueron (Cuadro 1.1): *Bravaisia integrerrima* (Spreng.) Standl. y *Ficus glabrata* Kunth en planicie; *Faramea occidentalis* (L.) A. Rich. y *Brosimum alicastrum* Sw., en premontaña; *Cecropia obtusifolia* Bertol., *Swartzia cubensis* (Britton & P. Wilson) Standl., *Inga pavoniana* G. Don., y *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch., en montaña baja.

Las especies latizales con mayores valores de importancia y forestal fueron (Cuadro 1.2): *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. y *B. integrerrima* en planicie, y *F. occidentalis* y *D. arboreus* en premontaña, *Cupania dentata* DC., *D. arboreus* y *Ocotea helicterifolia* (Meisn.) Hemsl., en montaña baja.

Las especies de brinzales con mayores valores de importancia y forestal fueron (Cuadro 1.3): *P. dulce* y *Nectandra ambigens* (S.F. Blake) en planicie, *F. occidentalis* en premontaña; *Nectandra globosa* (Aubl.) Mez, *Guarea glabra* Vahl, y *C. dentata* en montaña baja.

Cuadro 1.1. Especies de fustales con mayores índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF) por relieve.

Especie	IVI	Especie	IVF
Planicie			
1 <i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	124.55	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	132.60
2 <i>Ficus glabrata</i> Kunth	64.05	<i>Ficus glabrata</i> Kunth	54.62
3 <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	35.84	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	38.30
4 <i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	29.61	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	37.78
5 <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	20.90	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	16.44
7 especies restantes	25.05	7 especies restantes	20.27
Premontaña			
1 <i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	98.05	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	114.06
2 <i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	44.21	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	35.33
3 <i>Ouratea</i> sp.	30.31	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	34.43
4 <i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	29.90	<i>Ouratea</i> sp.	22.95
5 <i>Diospyros</i> sp.	13.57	<i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	12.74
20 especies restantes	83.95	20 especies restantes	80.49
Montaña baja			
1 <i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	60.11	<i>Swartzia cubensis</i> (Britton & P. Wilson) Standl.	60.30
2 <i>Swartzia cubensis</i> (Britton & P. Wilson) Standl.	37.89	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	31.13
3 <i>Inga pavoniana</i> G. Don	22.38	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	22.54
4 <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	18.17	<i>Inga pavoniana</i> G. Don	20.80
5 <i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	14.81	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	19.64
26 especies restantes	146.63	26 especies restantes	145.59

Cuadro 1.2. Especies de latizales con mayores índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF) por relieve.

Especie	IVI	Especie	IVF
Planicie			
1 <i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	76.34	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	85.47
2 <i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	74.80	<i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	72.99
3 <i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	62.77	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	67.97
4 <i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	14.46	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	12.27
5 <i>Ficus glabrata</i> Kunth	10.81	<i>Ficus glabrata</i> Kunth	9.30
7 especies restantes	60.81	10 especies restantes	51.99
Premontaña			
1 <i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich	120.13	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	172.61
2 <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	57.12	<i>Parathesis</i> sp.	21.85
3 <i>Parathesis</i> sp.	19.68	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	14.92
4 <i>Guarea glabra</i> Vahl	15.22	<i>Guarea glabra</i> Vahl	14.34
5 <i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	14.57	<i>Ouratea</i> sp.	13.55
20 especies restantes	73.28	12 especies restantes	62.73
Montaña baja			
1 <i>Cupania dentata</i> DC.	90.75	<i>Cupania dentata</i> DC.	94.17
2 <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	28.75	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	35.82
3 <i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	21.21	<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	22.42
4 <i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	19.51	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	19.27
5 <i>Guarea glabra</i> Vahl	15.78	<i>Celtis monoica</i> Hemsl.	15.21
26 especies restantes	123.99	18 especies restantes	113.10

Cuadro 1.3. Especies de brinzales con mayores índices de valor de importancia (IVI) y forestal (IVF) por relieve.

Especie	IVI	Especie	IVF
Planicie			
1 <i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	94.51	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	100.17
2 <i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	49.51	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	50.79
3 <i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	43.40	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	50.07
4 <i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	28.90	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	24.78
5 <i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	24.33	<i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	24.67
7 especies restantes	59.35	10 especies restantes	49.53
Premontaña			
1 <i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	180.03	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	194.67
2 <i>Ouratea</i> sp.	22.71	<i>Cupania dentata</i> DC.	15.85
3 <i>Diospyros</i> sp.	16.20	<i>Diospyros</i> sp.	15.20
4 <i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	14.31	<i>Guarea glabra</i> Vahl	15.12
5 <i>Guarea glabra</i> Vahl	14.10	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	13.06
20 especies restantes	52.65	14 especies restantes	46.09
Montaña baja			
1 <i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez	76.69	<i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez	48.74
2 <i>Guarea glabra</i> Vahl	33.35	<i>Cupania dentata</i> DC.	38.29
3 <i>Celtis monoica</i> Hemsl	25.97	<i>Guarea glabra</i> Vahl	23.44
4 <i>Cupania dentata</i> DC.	25.01	<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl.	19.42
5 <i>Vitex</i> sp.	15.78	<i>Vitex</i> sp.	19.38
26 especies restantes	123.20	36 especies restantes	150.73

1.5.4. Riqueza y Diversidad de especies

1.5.4.1. Riqueza

La riqueza de especies fustales en premontaña y montaña baja fue significativamente ($p < 0.05$) mayor que la de planicie. La riqueza de especies brinzales en montaña baja fue significativamente ($p < 0.05$) mayor que las de premontaña y planicie. Solo en montaña baja se presentaron diferencias significativas entre los tres tamaños para la riqueza de especies (Cuadro 1.4).

1.5.4.2. Diversidad

La diversidad de especies fue significativamente ($p < 0.05$) mayor en cada tamaño de montaña baja ($H' = 2.52-3.11$) que con sus respectivos tamaños en premontaña ($H' = 1.57-1.78$) y planicie ($H' = 1.48-2.01$). En comparación, la diversidad de especies fue significativamente ($p < 0.05$) menor en fustales de planicie, brinzales de premontaña y latizales de montaña baja que con los otros dos tamaños en el mismo relieve (Cuadro 1.4).

1.5.5. Repartición y semejanza de especies

1.5.5.1. Repartición

La repartición de especies para los tres tamaños mostró, de mayor a menor, el siguiente orden (Cuadro 1.4): montaña baja ($E = 0.83$), planicie ($E = 0.70$) y premontaña ($E = 0.50$). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ($p > 0.05$).

1.5.5.2. Semejanza

Los relieves compartieron como máximo una quinta parte de sus especies arbóreas (Cuadro 1.5): brinzales y latizales entre premontaña y montaña baja ($IS = 20$). En contraste, los menores valores de semejanza florística fueron entre planicie y premontaña para fustales ($IS = 5$) y latizales ($IS = 13$), así como entre planicie y montaña baja para brinzales ($IS = 11$).

Cuadro 1.4. Riqueza, diversidad, repartición y varianza de la vegetación arbórea por tamaño y relieve.

Tamaño	S	H'	R
Planicie			
Fustales	12 ^{ad}	1.48 ^{ad}	0.60 ^{ad}
Latizales	15 ^{ad}	1.95 ^{ae}	0.72 ^{ad}
Brinzales	15 ^{ae}	2.01 ^{ae}	0.74 ^{ad}
	19	2.07	0.70
Premontaña			
Fustales	25 ^{bd}	1.70 ^{bd}	0.53 ^{ad}
Latizales	17 ^{ad}	1.78 ^{ad}	0.63 ^{ad}
Brinzales	19 ^{ad}	1.57 ^{be}	0.53 ^{ad}
	32	1.76	0.50
Montaña baja			
Fustales	31 ^{bd}	3.03 ^{cd}	0.88 ^{ad}
Latizales	23 ^{ae}	2.52 ^{be}	0.80 ^{ad}
Brinzales	41 ^{bf}	3.11 ^{cd}	0.84 ^{ad}
	49	3.24	0.83
General	79	3.26	0.74

S = riqueza de especies; H' = índice de Shannon-Wiener; R = equidad. Medias seguidas de letras diferentes (a, b, c = tamaño entre relieves; d, e, f = relieve entre tamaños) indican diferencias significativas (Tukey, $p < 0.05$).

Cuadro 1.5. Coeficientes de semejanza florística (Sorensen: IS) por relieves y tamaños.

Relieve		Sorensen: IS		
		Fustales	Latizales	Brinzales
Planicie	Montaña baja	14	16	11
Planicie	Premontaña	5	13	18
Montaña baja	Premontaña	18	20	20

1.6. DISCUSIÓN

1.6.1. Composición florística

La familia con mayor número de especies en planicie y montaña baja fue Fabaceae a semejanza con selvas de Campeche (Gutiérrez *et al.*, 2013; Dzib-Castillo *et al.*, 2014) y Chiapas (Soto-Pinto *et al.*, 2001); esta es la familia con mayor representatividad en número de especies arbóreas en el estado de Oaxaca (56.5%), en comparación con el resto del país (43.5%) (Sousa *et al.*, 2004).

Las Rubiaceae y Fabaceae fueron dominantes en premontaña, como ocurre en selvas de Veracruz (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002) y Chiapas (López-Pérez *et al.*, 2014). La familia Rubiaceae es utilizada en Ecuador como indicador de los patrones de diversidad a diferentes escalas en sitios bien drenados similares a los de premontaña en Oaxaca, además de ser fuente importante de alimento de nectarívoros y frugívoros (Mendoza *et al.*, 2004).

1.6.2. Atributos dasométricos

En la estratificación vertical, planicie tuvo la mayor concentración de individuos en el estrato superior a 6.5 m de altura a diferencia de otras selvas donde se agruparon principalmente en alturas menores a 5.5 m (Tabasco, Vázquez-Negrín *et al.*, 2011) y menores a 6.9 m (Campeche, Gutiérrez *et al.*, 2013). Sin embargo, estas selvas concuerdan con las del presente estudio en la presencia de dos estratos verticales.

Esta concentración en el estrato superior puede deberse a que planicie se encuentra bajo condiciones de inundación parte del año, lo que afecta la supervivencia de los individuos con alturas menores (Chuyong *et al.*, 2011) pero favorece la abundancia de especies como *B.*

integerrima, la cual presenta una alta densidad de individuos con alturas mayores a 6.5 m (523 ha⁻¹), debido principalmente a su buena repoblación por rebrotes (Gallardo *et al.*, 2005).

La mayor concentración de individuos en premontaña, fue en el estrato superior a 6.5 m de altura, diferencia de una selva en Veracruz (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002), donde los individuos se agruparon en alturas menores a 10 m. Es posible que esto se deba a que las especies que componen las selvas comparadas tienen diferentes habilidades para competir, por ejemplo por luz (Granados y Corner, 2002; Würth *et al.*, 1998). En el área de estudio *F. occidentalis*, *B. alicastrum* y *D. arboreus* dominan en las selvas de premontaña, contrario a lo mencionado por Pennington y Sarukhán (2005) para selvas de la costa del Pacífico donde *Calophyllum brasiliense* Cambess., *Poulsenia armata* (Miq.) Standl y *Acosmium panamense* (Benth.) Yakovlev. son dominantes y presentan tres estratos verticales.

La distribución diamétrica de los fustales en los tres relieves se agruparon en la categoría diamétrica 10, con la tendencia a disminuir hacia las categorías intermedias y superiores, lo que sugiere una distribución de J invertida como en selvas de Tabasco (Vázquez-Negrín *et al.*, 2011), Chiapas (López-Pérez *et al.*, 2014 y Soto-Pinto *et al.*, 2001) y Belice (Brewer *et al.*, 2003). Esta concentración de individuos en las categorías más pequeñas indica la existencia de condiciones que estimulan el establecimiento de la repoblación (Martínez, 1994; López-Toledo *et al.*, 2012; Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014), como se aprecia en la alta densidad de brinzales y latizales en la categoría menor a 10 cm.

1.6.3. Índices estructurales

Se rechaza la hipótesis de que las especies arbóreas con los más altos valores de importancia estructural son las mismas en los tres tamaños dentro de cada relieve, puesto que, con excepción de premontaña donde *F. occidentalis* fue la especie más importante para los tres tamaños, en los otros dos relieves (planicie y montaña baja) las especies más importantes fueron diferentes entre brinzales, latizales y fustales.

Manilkara zapota fue la otra especie que en premontaña tuvo individuos en los tres tamaños y siguió a *F. occidentalis* en importancia estructural, ambas son especies tolerantes a la sombra (Francis, 2004) y pueden compartir el estado serial (Sánchez *et al.*, 2007; Jiménez *et al.*, 2010); la primera es componente del estrato superior en selvas medianas de Veracruz (Cruz-Rodríguez y López-Mata, 2010). No obstante que *B. alicastrum* y *G. glabra* se ubicaron entre las primeras cinco especies de mayor importancia estructural en premontaña, la primera careció de individuos latizales y brinzales mientras que la segunda no presentó fustales; estas especies son comúnmente referidas para selvas de Veracruz (Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002) y Chiapas (López-Pérez *et al.*, 2014).

Bravaisia integerrima, registrada como amenazada en la NOM-059 (SEMARNAT, 2010), tuvo altos valores de importancia en los tres tamaños de planicie, semejante a lo referido en selvas del Parque Nacional Huatulco, Oaxaca (Salas-Morales *et al.*, 2007) y del Parque Ecológico de la Chontalpa, Tabasco (Sánchez, 2012). *Nectandra globosa* y *G. glabra* presentaron los más altos valores de importancia estructural en brinzales de montaña baja, confirmando su carácter de tolerancia a la luz previamente referido para otros lugares (Chacón y Fournier, 1987; Soto-Pinto *et al.*, 2001).

1.6.4. Riqueza, Diversidad y Semejanza de especies

Se rechaza la hipótesis de igual riqueza y diversidad de especies arbóreas entre relieves para un mismo tamaño, debido a que, con excepción de la riqueza de especies latizales sin diferencias estadísticamente significativas entre planicie, premontaña y montaña baja, se obtuvieron diferencias significativas para cada tamaño de al menos un relieve contra los otros dos. Lo anterior puede corroborarse en las curvas especies-área elaboradas por tamaños (Figura 1.1) y en la baja semejanza florística obtenida entre relieves (Cuadro 1.5), la cual se ha mencionado para selvas en otros lugares cuando se comparan entre relieves (Condit *et al.*, 2002; Valencia *et al.*, 2004; Chuyong *et al.*, 2011).

Se rechaza la hipótesis de igual riqueza y diversidad de especies arbóreas entre tamaños para un mismo relieve, debido a que, con excepción de la riqueza de especies en premontaña, sin diferencias estadísticamente significativas entre fustales, latizales y brinzales, se encontraron diferencias significativas para cada relieve de al menos un tamaño contra los otros dos. Esto puede confirmarse al observar los valores obtenidos para equidad de especies (Cuadro 1.4): bajos en premontaña, intermedios en planicie y altos en montaña baja. En este último relieve también se encontraron los más altos valores de riqueza y diversidad de especies para los tres tamaños, coincidente con lo consignado en selvas de Puerto Rico (Scatena y Lugo, 1995), Malasia (Colin y Proctor, 1997) y Belice (Brewer *et al.*, 2003) donde la riqueza de especies arbóreas aumentó de las altitudes menores hacia las mayores.

Lo anterior destaca la importancia de considerar el cambio en elevación como un factor que influye en la composición (Lovett *et al.*, 2006) y el establecimiento y crecimiento de las especies (Barnes *et al.*, 1998). Sin embargo, es necesario tomar en cuenta que la heterogeneidad ambiental

generada por perturbaciones naturales y las intervenciones humana también puede afectar la estructura y diversidad arbórea (Sánchez *et al.*, 2007; Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014).

1.7.CONCLUSIONES

Las especies arbóreas con los más altos valores de importancia estructural fueron diferentes en dos relieves para los tres tamaños: en planicie, *B. integerrima* para fustales y *P. dulce* para latizales y brinzales; en montaña baja, *C. obtusifolia* y *S. cubensis* para fustales, *C. dentata* para latizales y *N. globosa* para brinzales. La excepción se presentó en el relieve premontaña, donde *F. occidentalis* fue la especie más importante en los tres tamaños.

La riqueza y diversidad de especies arbóreas fue diferente para cada tamaño entre al menos un relieve contra los otros dos; la excepción fue la riqueza de especies latizales, que fue igual entre planicie, premontaña y montaña baja. Brinzales fue el tamaño que obtuvo los más altos valores de riqueza y diversidad en los tres relieves.

La riqueza y diversidad de especies arbóreas fue diferente dentro de cada relieve entre al menos un tamaño contra los otros dos; la excepción fue la riqueza de especies en premontaña, que fue igual entre fustales, latizales y brinzales. Montaña baja fue el relieve que presentó los más altos valores de riqueza y diversidad en los tres tamaños.

La equidad fue mayor para montaña baja en las tres clases de tamaño compartiendo el 20 % de las especies con premontaña para latizales y brinzales, mientras que premontaña tiene la menor equidad.

1.8.REFERENCIAS

- Barnes B.V., Zak D.R., Denton S.R., Spurr S.H. 1998. *Forest Ecology*. 4th edition. John Wiley & Sons, Inc. New York. 775 p.
- Brewer S.W., Rejmánek M., Webb M.A., Fine P.V.A. 2003. Relationships of phylogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography* 30: 1669-1688.
- Cao M. y Zhang J. 1997. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Biodiversity and Conservation* 6: 995-1006.
- Carreón-Santos R.J. y Valdez-Hernández J.I. 2014. Estructura y diversidad de vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20(1): 119-130.
- Chacón de R.I.M. y Fournier O.L. 1987. Distribución del género *Nectandra* (Lauraceae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35(1): 155-157.
- Chuyong G.B., Kenfack D., Harms K.E., Thomas D.W., Condit R., Comita L.S. 2011. Habitat specificity and diversity of tree species in an African wet tropical forest. *Plant Ecology* 212: 1363-1374.
- Clark D.B., Clark D.A., Read J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Colin A.P. y Proctor J. 1997. Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: Soils, forest structure and floristics. *Journal of Tropical Ecology* 13(2): 221-241.

- Condit R., Pitman N., Leigh G.E. Jr., Chave J., Terborgh J., Foster B.R., Nuñez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau C.H., Losos E., Hubbell P.S. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Corella J.F., Valdez H.J.I., Cetina A.V.M., González C.F.V., Trinidad S.A., Aguirre R.J.R. 2001. Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Revista Ciencia Forestal en México* 26(90): 73-102.
- Cruz-Rodríguez A.J. y López-Mata L. 2010. Cambios ontogénicos en la morfología de plántulas de *Manilkara zapota*: análisis de sus implicaciones ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:81-86.
- Durán E., Meave J.A., Lott E.J., Segura G. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 43-60.
- Dzib-Castillo B., Chanatásig-Vaca C., González-Valdivia N. 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 167-178.
- Francis J.K. 2004. Wildland shrubs of the United States and its Territories: thamnisc descriptions: volume 1. Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-26. San Juan, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, and Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Galicia L., Zarco-Arista A.E., Mendoza-Robles K.I., Palacio-Prieto J.L., García-Romero A. 2008. Land use/cover, landforms and fragmentation patterns in a tropical dry forest in the southern Pacific region of Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography* 29: 137-154.

- Gallardo, C.A.J., Meave, J.A., Pérez, G.A.E. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 19-35.
- Godínez-Ibarra O. y López-Mata. L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de la selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional autónoma de México. *Serie Botánica* 73(2): 283-314.
- Gordon E.J., Hawthorne W.D., Reyes-García A., Sandoval G., Barrance A.J. 2004. Assessing landscapes: a case study of tree and shrub diversity in the seasonally dry tropical forests of Oaxaca, Mexico and southern Honduras. *Biological Conservation* 117: 29-442.
- Granados, J. y Corner C. 2002. Respuesta de las selvas tropicales al incremento de CO₂ en la atmósfera. *Revista Forestal Iberoamericana (IUFRO-RIFAL)* 1(1): 63-70.
- Guilherme G.A.F., Osório F.T., Assis A.M., Torrado V.P., Cerdeira M.P.L. 2012 Soil profile, relief features and their relation to structure and distribution of Brazilian soils Atlantic rain forest trees. *Scientia Agricola* 69 (1): 61-69.
- Gutiérrez-Báez C., Ortiz-Díaz J.J., Flores-Guido J.S., Zamora-Crescencio P. 2012. Diversidad, estructura y composición de las especies leñosas de la selva mediana subcaducifolia del punto de unión territorial (Put) de Yucatán, México. *Polibotánica* 33: 151-174.
- Gutiérrez B.C., Zamora-Crescencio P., Puc-Garrido E.C. 2013. Estructura y composición florística de la selva mediana subperennifolia de Hampolol, Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 15(1): 1-8.

- Hamilton K.S., Kelndorfer J., Lehner B., Tobler M. 2007. Remote sensing of floodplain geomorphology as a surrogate for biodiversity in a tropical river system (Madre de Dios, Peru). *Geomorphology* 89: 23-38.
- Hernández S.J.R., Ortiz P.M.A., Figueroa M.E.M. 2009. Análisis morfoestructural del estado de Oaxaca, México: un enfoque de clasificación tipológica del relieve. *Investigaciones Geográficas* 68: 7-24.
- Interian-Ku V.M., Valdez-Hernández J.I., García-Moya E., Romero-Manzanares A., Borja-de-la-Rosa M.A., Vaquera-Huerta H. 2009. Arquitectura y morfometría de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia del sur de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 17-29.
- Jiménez O.J., Durán G.R., Dupuy R.J.M., González-Iturbe J.A. 2010. En: Durán R. y Méndez M. Eds. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. <cicy.mx/sitios/biodiversidad> (consultado 01 10 2014).
- Krebs J.C. 1985. Ecología, estudio de la distribución y la abundancia. Harla. México, D.F.
- López-Pérez D., Castillo-Acosta O., Zavala-Cruz J., Hernández-Trejo H. 2014. Estructura y composición florística de la vegetación secundaria en tres regiones de la sierra norte de Chiapas, México. *Polibotánica* 37: 1-23.
- López-Toledo J.F., Valdez-Hernández J.I., Pérez-Farrera M.A., Cetina-Alcalá V.M. 2012. Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la reserva de la biósfera la Sepultura, Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(12): 43-56.

- Lovett C.J. 1999. Tanzanian forest tree plot diversity and elevation. *Journal of Tropical Ecology* 15: 689-694.
- Lovett J.C., Marshall A.R., Carr J. 2006. Changes in tropical forest vegetation along an altitudinal gradient in the Udzungwa Mountains National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 44: 478-490.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Martínez-Cruz J., Méndez-Toribio M., Cortés-Flores J., Coba-Pérez P., Cornejo-Tenorio G., Ibarra-Manríquez G. 2013. Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1216-1234.
- Martínez R.M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Meave J.A., Romero-Romero M.A., Salas-Morales S.H., Pérez-García E.A., Gallardo-Cruz J.A. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* 21(1-2): 85-100.
- Mendoza H., Ramírez B., Jiménez L.C. 2004. Rubiaceae de Colombia. Guía ilustrada de géneros. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Mostacedo B. y Fredericksen T.S. 2000. *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal*. El país. Santa Cruz, Bolivia.

- Newbery D.M., Campbell E.J.F., Proctor J.P., Still M.J. 1996. Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia. Species composition and patterns in the understorey. *Vegetatio* 122: 193-220.
- Ortiz P.M.A., Hernández J.R.S., Figueroa J.M.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García M.J.A., Ordoñez J. y Briones M. S. Eds. Biodiversidad de Oaxaca, pp. 43-54, Instituto de Biología UNAM, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México, D. F.
- Pennington T. y Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM, FCE. México.
- Pineda-García F., Arredondo-Amezcu L. Ibarra-Manríquez G. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 129-139.
- Pla L. 2006. Biodiversidad: inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia* 31(8):583-590.
- Rodarte G.R. 1997. Ecosistemas y biodiversidad en la costa Oaxaqueña, acercamiento descriptivo altitudinal. *Revista Ciencia y Mar* 2: 44-48.
- Ruso S.E., David S.J., King D.A., Tan S. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879-889.
- Sagar R., Raghubanshi A.S., Singh J.S. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186: 61-71.

- Salas-Morales S.H., Saynes-Vázquez A., Schibli L. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 27:21-58.
- Salas-Morales S.H., Schibli L., Nava-Zafra A., Saynes-Vázquez A. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): lista florística comentada del parque nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 101-130.
- Sánchez S.O., Islebe A.G., Valdez-Hernández M. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9(2): 17-26.
- Sánchez S.S. 2012. Lista actualizada de las aves del Parque Ecológico de la Chontalpa, Tabasco, México. *Huitzil* 13(2): 173-180.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Scatena, F.N. y Lugo E.A. 1995. Geomorphology, disturbance and the soil and vegetation of two subtropical wet stepland watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology* 13: 199-213.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México.
- Silman M.R., Araujo-Murakami A., Urrego D.H., Bush M.B., Pariamo H. 2005. Estructura de las comunidades de árboles en el límite sur de la Amazonía occidental: Manu y Madidi. *Ecología en Bolivia* 40(3): 443-452.

- Silva W.G., Metzger J.P., Bernacci L.C., Catharino M.E.L., Durigan G., Simões S. 2008. Relief influence on tree species richness in secondary forest fragments of Atlantic Forest, SE, Brazil. *Acta Botánica Brasileña* 22(2): 589-598.
- Silva W.G., Metzger J.P., Simões S., Simonetti C. 2007. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover on the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology* 67(3): 403-411.
- Smith L.R. y Smith M.T. 2001. Ecología. Pearson. Madrid.
- Soto-Pinto L., Romero-Alvarado Y., Caballero-Nieto J., Segura G. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee plantations in Northern Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 49(3-4): 977-987.
- Sousa S.M., Medina R., Andrade M.G., Rico A.M.L. 2004. Leguminosas. En García M.J. A., Ordoñez J. y Briones M.S. Eds. Biodiversidad de Oaxaca, pp. 249-260, Instituto de Biología UNAM, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México, D. F.
- Valencia R., Foster R.B., Villa G., Condit R., Svenning J-C., Hernández C., Romoleroux K., Losos E., Magård E, Balslev H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta O., Valdez-Hernández J.I., Zavala-Cruz J. y Martínez-Sánchez J.L. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica* 32: 41-61.

- Villavicencio-Enríquez L. y Valdez-Hernández J.I. 2003. Análisis de la estructura del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz; México. *Agrociencia* **37**:413-423.
- Würth M.K.R., Winter K. Körner C.H. 1998. In situ responses to elevated CO₂ in tropical forest understory plants. *Functional Ecology* 12: 886-895.
- Zarco-Espinosa V.M., Valdez-Hernández J.I., Ángeles-Pérez G., Castillo-Acosta O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo* 26(1): 1-17.

CAPÍTULO II

ARQUITECTURA Y MORFOMETRÍA DE TRES ESPECIES ARBÓREAS EN UNA SELVA MEDIANA DE LA COSTA DE OAXACA

2.1. RESUMEN

La arquitectura y los atributos dasométricos de *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastum* y *Calophyllum brasiliense* fueron descritos en tres clases de tamaño en una selva mediana de la costa de Oaxaca. La madera de las tres especies es utilizada en construcciones rurales, vigas, durmientes, muebles, entre otros usos. Sin embargo, se aprovecha el látex en *M. zapota*; *B. alicastum* es una especie multipropósitos y *C. brasiliense* es utilizada en el área químico-farmacológica-médica. Se identificaron y clasificaron 47 individuos para las tres especies en tres clases de tamaño (brinzal, latizal y fustal). El modelo arquitectónico Aubréville se ajustó a *M. zapota*, el Troll a *B. alicastrum* y el Attims para *C. brasiliense*. Se tuvieron diferencias estadísticas para los atributo dasométricos en las tres especies. *M. zapota* presentó en brinzales, latizales y fustales diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$) en los ángulos de inserción de ramas de primer y segundo orden. Las características que reconocieron las diferencias entre las clases de tamaño fueron: ángulos de inserción, altura total y diámetro de copa. Los los ángulos de inserción de ramas de primer orden, en las tres clases de tamaño en *B. alicastrum* no tuvieron diferencias significativas (Tukey, $P > 0.05$). Las características que sí las mostraron fueron DN y altura total, al igual que para *C. brasiliense*; sin embargo, la longitud de rama de primer, segundo, tercer y cuarto orden y en los

ángulos inserción de ramas de segundo, tercer y cuarto orden para las tres clases de tamaño no tuvieron diferencias significativas (Tukey, $P > 0.05$).

Palabras clave. arquitectura arbórea, clases de tamaño, morfología, morfometría, reiteración.

2.2. INTRODUCCIÓN

El estudio de la arquitectura arbórea se refiere a la forma del árbol vista en plano bidimensional, como método para analizar y entender los patrones de crecimiento, los cuales están basados en primer lugar por las cualidades genotípicas que definen las características morfológicas de cada especie (Tomlinson, 1987; Archibald y Bond, 2003; Halle, 2010), y en segundo, por la respuesta morfo-funcional a los efectos ambientales que han estado operando durante el crecimiento. La arquitectura arbórea se define por patrones morfológico-estructurales, por lo que se requiere la descripción de los ejes de crecimiento (monopódico vs. simpódico), de la actividad meristemática apical (silepsis=crecimiento continuo o prolepsis = rítmico), posición de las flores (apical, axilar, distal, media, basal, posición hacia arriba o hacia abajo) patrones de ramificación (monopodial, simpodial o por posición, vertical=ortotrópica, horizontal=plagiotrópica, o caída=péndula), filotaxia (dorsiventral, helicoidal), longitud de entrenudos y ángulos de ramificación, éstos determinan la cantidad, distribución y geometría del follaje, que a su vez establece la disposición de la radiación interceptada por el árbol y conlleva a la forma y crecimiento de copa, altura y diámetro (Halle *et al.*, 1978; Poorter *et al.*, 2007; Iida *et al.*, 2011).

Considerando que los factores ambientales influyen en el fenotipo, en muchas de las especies se observa cambio en la forma porque presentan el mecanismo de reiteración como respuesta al

disturbio que ha afectado los ápices vegetativos, y cuyo resultado se muestra como una réplica del modelo arquitectónico original desarrollado de alguna yema axilar. También existe la metamorfosis, un cambio en alguna etapa de crecimiento del árbol que transforma su arquitectura (Tomlinson, 1983; Barthélémy *et al.*, 1989; Tomescu, 2008; Herrera *et al.*, 2011); estos mecanismos son una respuesta al equilibrio entre los procesos de crecimiento endógeno y las restricciones externas ejercidas por el ambiente (Barthélémy y Caraglio, 2007).

El conocimiento arquitectónico se centra en conocer la historia, la vitalidad, la evolución, la taxonomía y la dinámica del bosque (Vester, 2002) para entender en términos funcionales, la importancia en el uso de nutrientes, agua, temperatura, captura de luz e interacción con la actividad meristemática (Fourcaud *et al.*, 2008; Aiba y Nakashizuka, 2009), en la producción y prevención de enfermedades en frutales (Gómez, 2011); para evaluar la transferencia de radiación y simulación de competencia en sistemas agroforestales (De Reffye *et al.*, 1995); en modelos de propagación de incendios forestales (Caraglio *et al.*, 2007); en la silvicultura, para la eficiencia y la producción de madera cuando se trata del aprovechamiento de especies económicamente importantes y para cuestiones de conservación (Arias, 2005; Interián-ku *et al.*, 2009).

Manilkara zapota (L.) P. Royen (chico sapote), *Brosimum alicastrum* Sw. (ramón) y *Calophyllum brasiliense* Cambess. (tiguirillo o palo de maría), son especies maderables utilizadas para la producción de vigas, durmientes, parquet (Weaver, 1990), construcciones rurales, pisos, ebanistería (Aderaldo, 20029), chapa decorativa, mangos de herramientas agrícolas, carpintería (Flores, 2002; Muñoz, 2011), de jóvenes sirven como forrajeras y como adultas son elementos importantes en agroforestería (Martínez, 1937; Cordero y Boshier, 2003; Orantes *et al.*, 2012).

M. zapota también es aprovechada para la extracción de látex (García *et al.*, 2013); *B. alicastrum* califica como especie multipropósito (Peters y Pardo-Tejeda 1982; Meiners *et al.* 2009) y *C.*

brasiliense es ampliamente utilizada en el área químico-farmacológica-médica por sus propiedades analgésica, antibacterial, antifúngica, antiespasmódica, antiúlceras, antineoplásica y antiviral (Maráz *et al.*, 1997; García-Zebadúa *et al.*, 2014); su intenso aprovechamiento la denota con la categoría de especie amenazada, de acuerdo con la NOM-059 (SEMARNAT, 2010).

2.3. OBJETIVOS

Describir la arquitectura arbórea e identificarla con algún modelo arquitectónico y, emplear la morfometría para analizar las cualidades morfológicas por clases de tamaño y entre las especies, *M. zapota*, *B. alicastrum* y *C. brasiliense*.

Las hipótesis planteadas pretenden: a) encontrar diferencias en el modelo arquitectónico entre especies y entre clases de tamaño y b) demostrar que los atributos dasométricos serán semejantes entre clases de tamaño para cada especie.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Selección de individuos arbóreos

La selección se realizó por clases de tamaño, de acuerdo con Carreón-Santos y Valdez-Hernández (2014); la clase brinzal (Br), incluyó individuos con alturas entre 0.30 m del suelo a 1.5 m de altura; latizales (Lt), con diámetro normal (DN, 1.3 m del suelo) menor a 2.5 cm y altura mayor a 1.5 m; en el caso de fudtales (Ft) se midieron individuos jóvenes con DN mayor a 2.5 cm con alturas entre 3.0 a 8.0 m; para *B. alicastrum* los contrafuertes en la base del fuste estuvieron

ausentes y en *M. zapota* el acanalamiento en la parte inferior no se observó. Se consideraron 13 individuos arbóreos para *M. zapota*, 15 de *B. alicastrum* y 19 de *C. brasiliense*.

2.4.2. Atributos dasométricos

Las variables dasométricas para cada clase de tamaño fueron: diámetro normal del fuste (1.30 m), altura total, ángulo de inclinación del fuste con respecto al suelo (para estimar la verticalidad), altura desde el suelo a la primera rama, altura y diámetro de copa, longitud de ramas de primer, segundo, tercer y cuarto orden (numeradas conforme al modelo de desarrollo), longitud de entrenudos, ángulo de inserción de ramas con respecto a la verticalidad del eje principal de primer, segundo, tercer y cuarto orden, longitud de lámina y base de la hoja. (Osada y Takeda, 2003; Herrera *et al.*, 2011).

Con los datos de los 13 individuos para *M. zapota*, 15 de *B. alicastrum* y 19 de *C. brasiliense* se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para cada especie con la finalidad de determinar la existencia de diferencias significativas (Tukey, $p < 0.05$), entre variables dasométricas para cada clase de tamaño utilizando el paquete estadístico SAS (SAS, 2004).

2.4.3. Arquitectura arbórea

Para la identificación del modelo arquitectónico en las tres clases de tamaño se hicieron las siguientes observaciones morfológicas de acuerdo con Interián-Ku *et al.* (2009) y Beltrán-Rodríguez *et al.* (2015): forma de crecimiento del eje principal (como monopódico o simpódico), forma de ramificación basada en el patrón de ordenación, orientación y simetría, ángulo de

inserción, longitud de ramas y longitud de entrenudos, posición de flores y frutos; después de definir el esquema de la estructura arbórea se utilizó la clave ilustrada de los modelos arquitectónicos propuesto por Hallé *et al.* (1978) para árboles tropicales.

2.5. RESULTADOS

2.5.1. Arquitectura y atributos dasométricos

2.5.1.1. Manilkara zapota

El fuste tiene un crecimiento monopódico, ortotrópico; un ángulo de inclinación promedio de 83.5° respecto al suelo, tanto para Ft, Lt y Br (Figuras 2.1, A, B y C); la copa crece en estratos para Ft. La ramificación es de forma simpodial, con orientación plagiotrópica por oposición y de hasta un patrón de tercer orden (Figura 2.1 D), los ángulos de inserción de ramas de primer orden para Br son ascendentes (25°) y para Lt y Ft difusos (45° y 65°) (Cuadro 2.1), el crecimiento rítmico. Las hojas están dispuestas en espiral son elípticas a oblongas, ápice agudo, la base redondeada de margen entero, la nervadura no es distinguible (Figura 2.1 E). Las estructuras reproductivas son solitarias con una posición axilar de simetría actinomorfa; es común que los brinzales presenten daños por insectos en el meristemo apical. El patrón arquitectónico básico es Aubréville.

El análisis de varianza entre clases de tamaño mostró diferencias altamente significativas ($P \leq 0.001$) en los atributos dasométricos de diámetro normal, altura total, altura a la primera rama, altura y diámetro de copa, ángulo de inserción de primer, segundo y tercer orden, longitud de entrenudos de segundo y tercer orden (Cuadro 2.1); y significativas ($P \leq 0.05$) para longitud de rama de tercer orden (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Cuadrados medios del análisis de varianza para atributos dasométricos de *Manikara zapota*.

Fuente de variación	gl	DN	HT	HPR	AIS	HC	DC
Clases de tamaño	2	0.14***	25.55***	4.84***	9.49 _{ns}	8.39***	4.84***
Error	10	0.0009	0.56	0.17	30.80	0.46	0.05
Fuente de variación	gl	LR1O	AR1O	LE1O	LR2O	AR2O	LE2O
Clases de tamaño	2	3.15**	2136.45***	0.005 _{ns}	0.12**	3183.69***	0.08***
Error	10	0.25	99.71	0.007	0.01	109.98	0.004
Fuente de variación	gl	LR3O	AR3O	LE3O	LLH	AH	
Clases de tamaño	2	0.31*	4051.02***	0.04***	0.0006 _{ns}	0.00004 _{ns}	
Error	10	0.06	14.05	0.0008	0.001	0.00009	

gl = grados de libertad; DN = diámetro normal (m); HT = altura total (m); HPR = altura a la primera rama (m); AIS = ángulo de inclinación respecto al suelo; HC = altura de copa (m); DC = diámetro de copa (m); LR1O = longitud de rama de primer orden (m); AR1O = ángulo de inserción de rama de primer orden; LE1O = longitud de entrenudos de rama de primer orden (m); LR2O = longitud de rama de segundo orden (m); AR2O = ángulo de inserción de rama de segundo orden; LE2O = longitud de entrenudos de rama de segundo orden (m); LR3O = longitud de rama de tercer orden (m); AR3O = ángulo de inserción de rama de tercer orden; LE3O = longitud de entrenudos de rama tercer orden (m); LLH = longitud de lámina de hoja (m); AH = ancho de la hoja (m). Diferencias altamente significativas (*** = $P \leq 0.001$ y ** $P \leq 0.01$); diferencias significativas (* = $P \leq 0.05$); ns = sin diferencias significativas ($P > 0.05$).

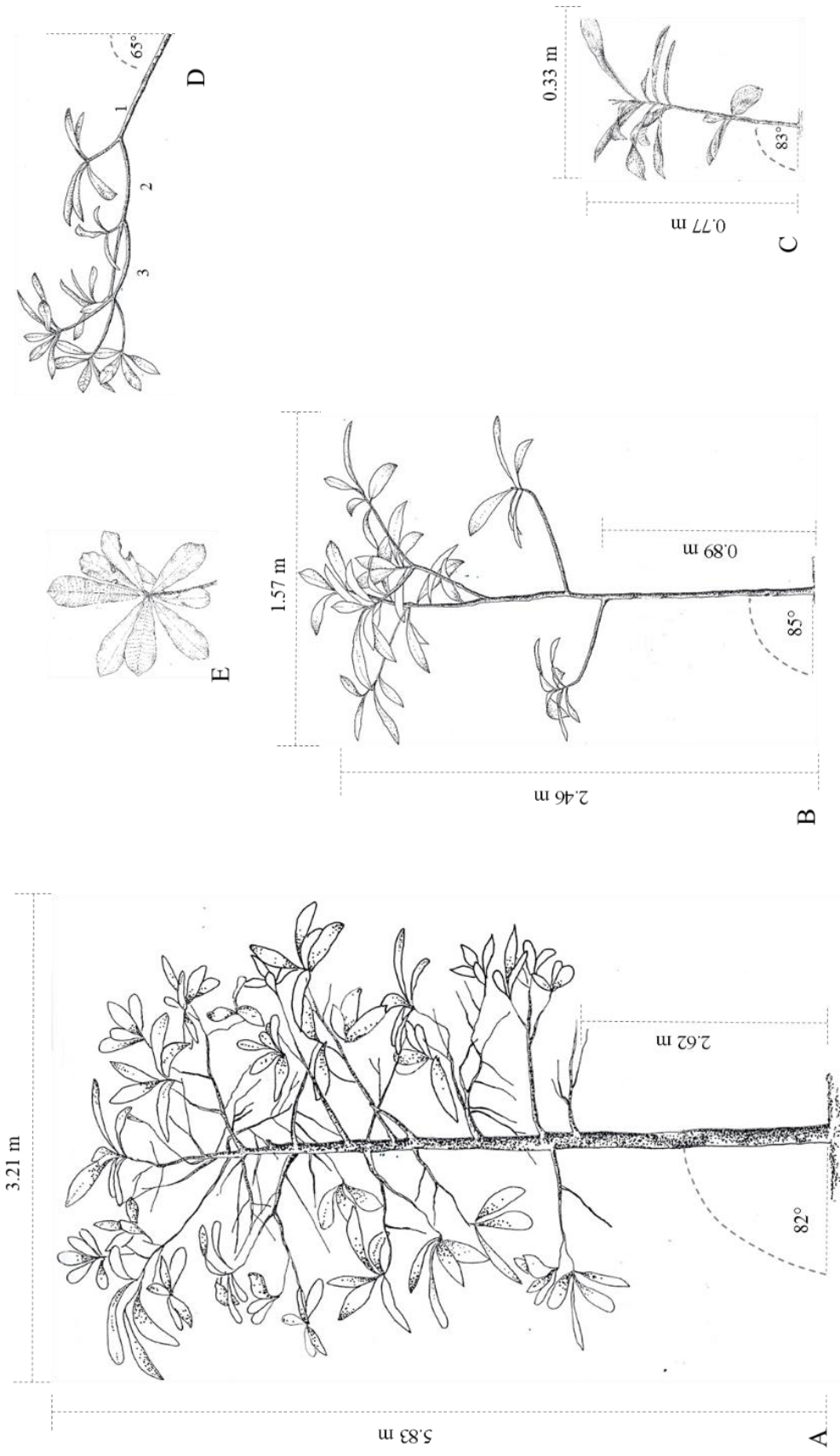


Figura 2.1. Diagrama del patrón de crecimiento para *Manilkara zapota* conforme al modelo arquitectónico Aubréville: A) fustal, B) latizal y C) brinzal con crecimiento monopódico; D) ramificación simpodial, plagiotrópica, órdenes de ramificación y ángulos.

Los mayores valores promedio (Tukey, $P \leq 0.05$) en los atributos dasométricos por clases de tamaño fueron los fustales en DN, altura total, altura a la primera rama, altura y diámetro de copa, longitud a la primera y segunda rama (Cuadro 2.2), en comparación con Br y Lt donde el DN, altura a la primera rama y altura de copa fueron semejantes en sus valores promedios. En los ángulos de inserción de ramas de primer y segundo en Br, Lt y Ft se observaron diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$). Las características que reconocieron las diferencias entre Br, Lt y Ft fueron ángulos de inserción, altura total y diámetro de copa (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Valores promedio de atributos dasométricos para *Manikara zapota*.

Clases de tamaño	N	DN	HT	HPR	AIS	HC	DC
Brinzales	6	0.02a	0.77a	0.44a	83.33a	0.33a	0.42a
Latizales	4	0.07a	2.46b	0.89a	85.25a	1.57a	1.40b
Fustales	3	0.39b	5.83c	2.62b	82.00a	3.21b	2.60c
DMS		0.06	1.46	0.80	10.75	1.31	0.45
Clases de tamaño	N	LR10	AR10	LE10	LR20	AR20	LE20
Brinzales	6	0.53a	20.50a	0.20a	0.12a	12.5a	0.07a
Latizales	4	1.45ab	45.00b	0.27a	0.44ab	61.9b	0.32b
Fustales	3	2.26b	65.33c	0.23a	0.27b	47.15b	0.23b
DMS		0.97	19.35	0.16	0.22	20.328	0.13
Clases de tamaño	N	LR30	AR30	LE30	LLH	AH	
Brinzales	6	s/d	s/d	s/d	0.18a	0.06a	
Latizales	4	0.31a	52.2b	0.17a	0.20a	0.06a	
Fustales	3	0.54a	46.9b	0.17a	0.20a	0.07a	
DMS		0.51	7.265	0.05	0.06	0.01	

N = número de individuos en cada clase; DMS = diferencia mínima significativa; s/d = sin dato; Valores seguidos por letras iguales entre hileras no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P > 0.05$);

2.5.1.2. *Brosimum alicastum*

Especie con características semejantes entre el fuste y ramas; el fuste tiene un crecimiento simpódico, con un ángulo de inclinación promedio de 87.8° respecto al suelo para Ft, Lt y Br y una dirección de crecimiento plagiotrópico (Figura 2.2 A, B y C). La ramificación es de forma simpodial, con orientación plagiotrópica de hasta un patrón de cuarto orden, ángulos de inserción de ramas de primer orden en Br y Ft es ascendente (31° y 37°) y difuso para Lt (55°) (Cuadro 2.4 y Figura 2.2 D), el desarrollo es proléptico. Las hojas son alternas y simples con la presencia de una estipula caducifolia. Las estructuras reproductivas son inflorescencias en forma de cabezuela axilar de simetría actinomorfa (Figura 2.2). El patrón arquitectónico básico es Troll con un mecanismo de reiteración.

El análisis de varianza entre clases de tamaño mostró una alta diferencia significativa ($P \leq 0.001$) para diámetro normal, altura total, altura a la primera rama, altura y diámetro de copa, longitud de entrenudos del primer, segundo y tercer orden, longitud de ramas de segundo y tercer orden, ángulo de inserción de ramas de segundo y tercer orden (Cuadro 2.3) y significativas ($P \leq 0.05$), para el ángulo de inserción de la rama y longitud del entrenudo de cuarto orden (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Cuadrados medios del análisis de varianza para atributos dasométricos de *Brosimum alicastrum*.

Fuente de variación	gl	DN	HT	HPR	AIS	HC	DC	LR10
Clases de tamaño	2	0.15***	19.88***	2.90***	3.41 _{ns}	7.82***	3.91***	2.83**
Error	12	0.001	0.15	0.01	5.59	0.05	0.05	0.31
Fuente de variación	gl	AR10	LE10	LR20	AR20	LE20	LR30	AR30
Clases de tamaño	2	776.86 _{ns}	0.03***	3.24***	5482.55***	0.01***	0.27***	6211.52***
Error	12	667.65	0.001	0.16	111.21	0.0006	0.002	64.14
Fuente de variación	gl	LE30	LR40	AR40	LE40	LLH	AH	
Clases de tamaño	2	0.0058***	0.02**	3186.67*	0.0009*	0.0003 _{ns}	0.0002 _{ns}	
Error	12	0.00006	0.001	526.63	0.0001	0.0003	0.00005	

LR40 = longitud de rama de cuarto orden (m); AR40 = ángulo de inserción de rama de cuarto orden; LE40 = longitud de entrenudos de rama cuarto orden.

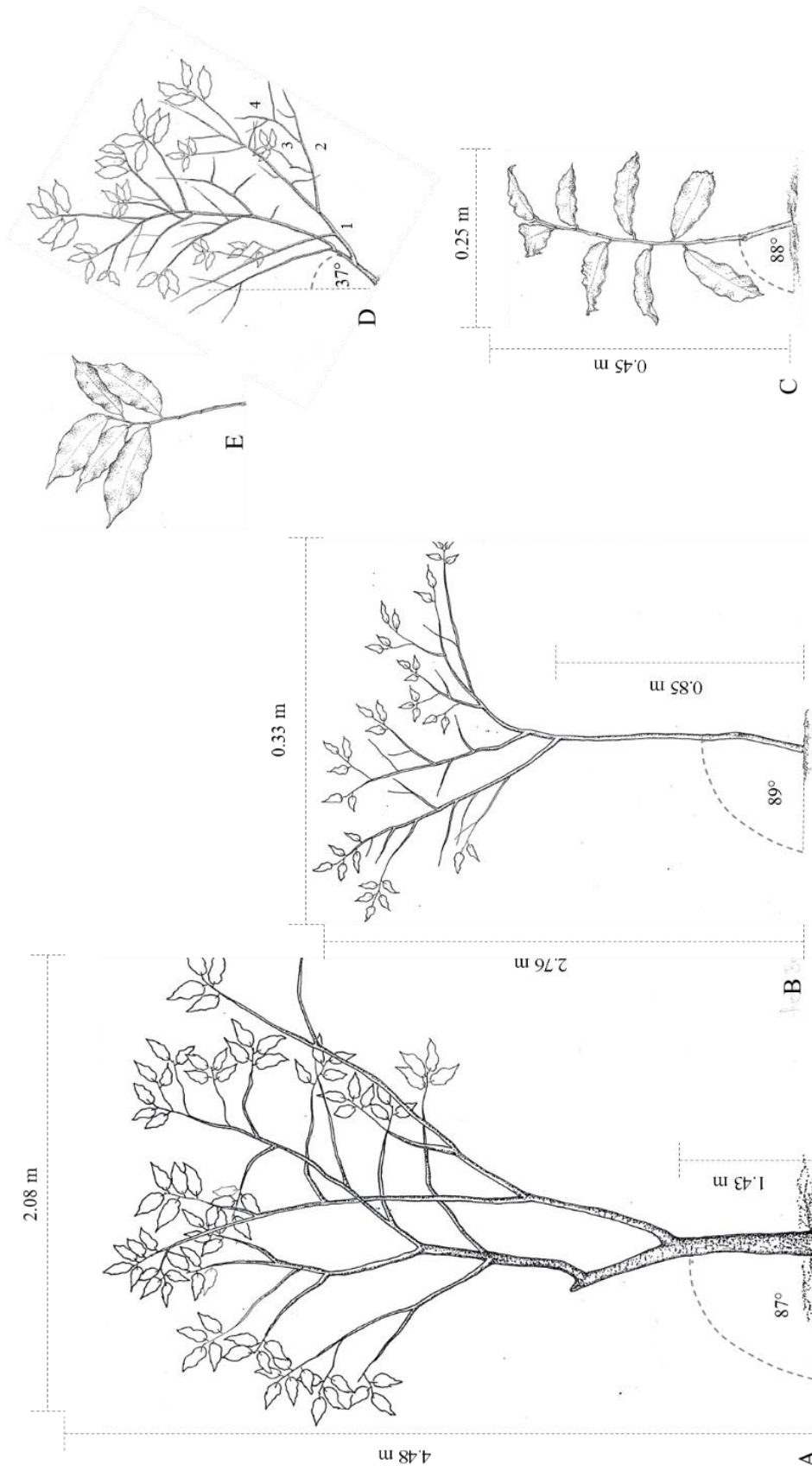


Figura 2.2. Diagrama del patrón de crecimiento para *Brosimum alicastum* correspondiente al modelo arquitectónico Troll: A) fustal, B) latizal y C) brinjal con crecimiento simpodico; D) ramificación simpodial, plagiotrópica, órdenes de ramificación y ángulos. E) hojas simples alternas.

Los atributos dasométricos con mayores valores promedio (Tukey, $P \leq 0.05$) por clases de tamaño fueron los fustales en DN, altura total, altura a la primera rama, altura y diámetro de copa, longitud a la primera, segunda, tercera y cuarta rama (Cuadro 2.4); Br y Lt tuvieron valores promedios semejantes en altura a la primera rama, altura y diámetro de copa y longitud de rama de primer orden. Los ángulos de inserción de ramas de primer orden Br, Lt y Ft no observaron diferencias significativas (Tukey, $P > 0.05$), igualmente para Lt y Ft en los ángulos de inserción de ramas de segundo, tercer y cuarto orden. Las características que reconocieron las diferencias entre Br, Lt y Ft fueron DN y altura total (Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4. Valores promedio de atributos dasométricos para *Brosimum alicastrum*.

Clases de tamaño	N	DN	HT	HPR	AIS	HC	DC	LR10
Brinzales	8	0.0033a	0.45a	0.58a	88.25a	0.37a	0.25a	0.07a
Latizales	4	0.10b	2.76b	0.85a	88.50a	0.27a	0.33a	0.55a
Fustales	3	0.38c	4.48c	1.43b	86.67a	2.89b	2.08b	1.68b
DMS		0.064	0.73	0.58	4.33	0.42	0.79	1.02
Clases de tamaño	N	AR10	LE10	LR20	AR20	LE20	LR30	AR30
Brinzales	8	31.25a	0.01a	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d
Latizales	4	55.26a	0.15b	0.28a	54.82a	0.11a	0.14a	59.19a
Fustales	3	56.67a	0.13b	1.71b	53.33a	0.07a	0.50b	55.56a
DMS		47.37	0.07	0.73	19.33	0.04	0.09	14.68
Clases de tamaño	N	LE30	LR40	AR40	LE40	LLH	AH	
Brinzales	8	s/d	s/d	s/d	s/d	0.13a	0.04a	
Latizales	4	0.06a	0.03a	22.50a	0.01a	0.13a	0.05a	
Fustales	3	0.05b	0.14b	53.25a	0.03a	0.15a	0.05a	
DMS		0.01	0.07	42.07	0.02	0.03	0.01	

2.5.2.3. *Calophyllum brasiliense*

Especie que cuenta con características iguales entre fuste y ramas; el fuste tiene un crecimiento monopódico con un ángulo de inclinación promedio de 88.7° respecto al suelo tanto para Ft, Lt y Br, con crecimiento ortótropo (Figura 2.3 A, B y C), la copa crece en estratos. La ramificación es de forma monopoidal, orientación ortotrópica con un patrón de cuarto orden, los ángulos de inserción de las ramas de primer orden son difusos para Br, Lt y Ft (60° , 70° y 88°) (Cuadro 2.5 y

Figura 2.3D), el desarrollo es en prolepsis. Las hojas tienen numerosas nervaduras perpendiculares próximas unas de otras (Figura 2.3E). Las estructuras reproductivas son inflorescencia en panícula en posición axial o lateral de simetría actinomorfa, presentaron daños por insectos en los meristemas apicales y en hojas en Br y Lt. El patrón arquitectónico reiterativo es Attim.

Las diferencias altamente significativas ($P \leq 0.001$) en el análisis de varianza fueron para el diámetro normal, altura total, altura y diámetro de copa (Cuadro 2.5); y significativas ($P \leq 0.05$) para la longitud de rama de primer orden (Cuadro 2.5).

Cuadro 2.5. Cuadrados medios del análisis de varianza de atributos dasométricos para *Calophyllum brasiliense*.

Fuente de variación	gl	DN	HT	HPR	AIS	HC	DC	LR1O
Clases de tamaño	2	0.31***	20.46***	0.80**	34.77**	13.14***	4.57***	1.02*
Error	16	0.003	0.25	0.07	4.05	0.23	0.14	0.21
Fuente de variación	gl	AR1O	LE1O	LR2O	AR2O	LE2O	LR3O	AR3O
Clases de tamaño	2	946.63 _{ns}	36.47 _{ns}	2.79 _{ns}	90.89 _{ns}	0.01 _{ns}	0.04 _{ns}	142.60 _{ns}
Error	16	289.42	55.46	8.34	140.74	0.003	0.01	380.19
Fuente de variación	gl	LE3O	LR4O	AR4O	LE4O	LLH	AH	
Clases de tamaño	2	0.01 _{ns}	0.008 _{ns}	185.86 _{ns}	0.0007 _{ns}	0.0002 _{ns}	0.22 _{ns}	
Error	16	0.005	0.005	98.08	0.0003	0.0005	0.06	

Los atributos dasométricos mostraron que la clase de tamaño Ft tuvo los mayores valores promedio (Tukey, $P \leq 0.05$) en DN, altura total, altura a la primera rama, altura y diámetro de copa (Cuadro 2.6); Br y Lt tuvieron valores promedios semejantes en DN, altura a la primera rama, diámetro de copa, ángulo de inserción de ramas de primer orden y longitud de rama de tercer orden.

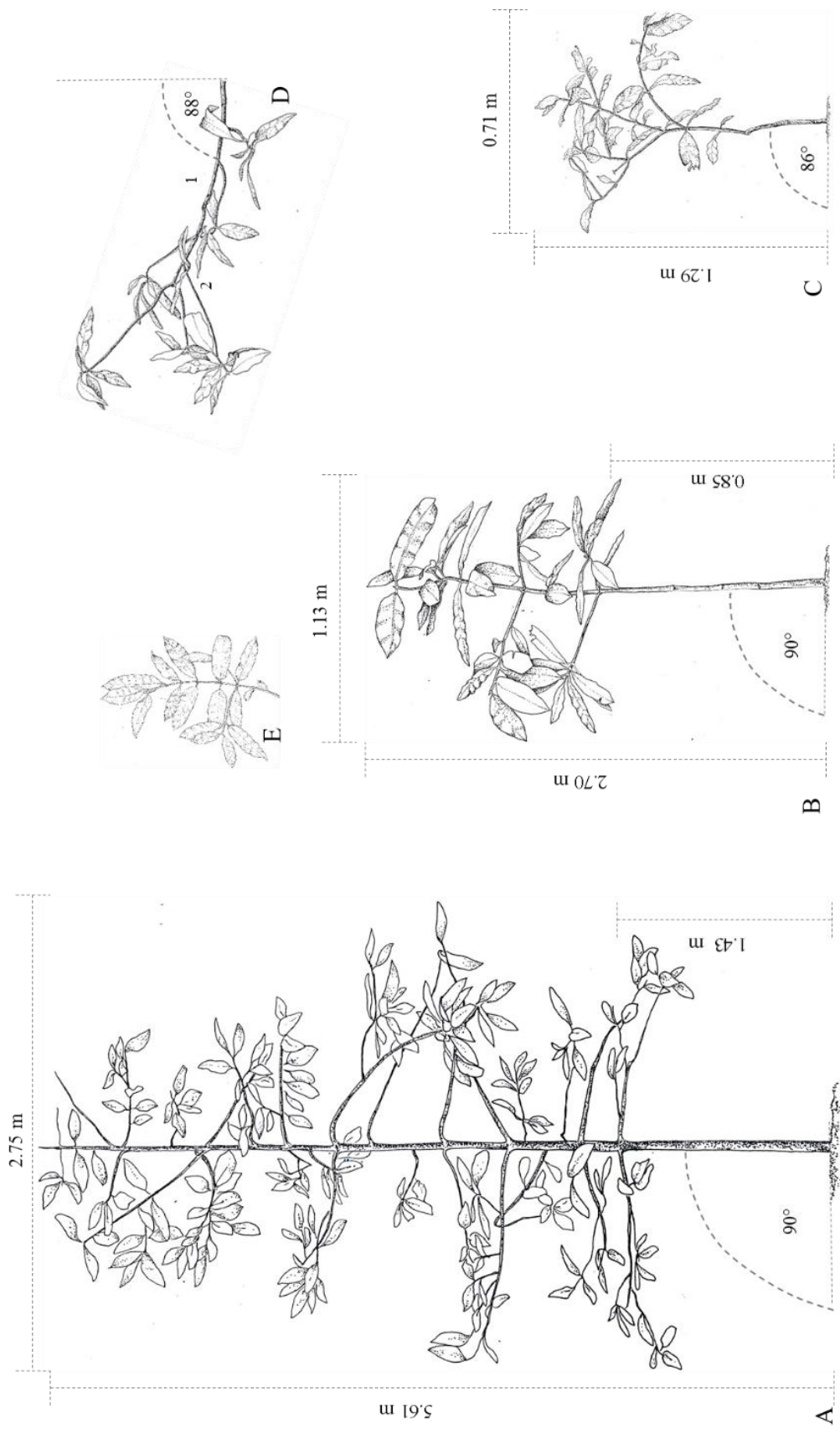


Figura 3. Diagrama del patrón de crecimiento para *Calophyllum brasiliense* con base en el modelo arquitectónico Attim: A) fustal, B) latizal y C) brinjal, crecimiento ortotrópico; D) ramificación monotrópica, plagiotrópica, órdenes de ramificación y ángulos. E) hojas simples opuestas.

En el caso de la longitud de rama de primer, segundo, tercer y cuarto orden y en los ángulos inserción de ramas de segundo, tercer y cuarto orden para Br, Lt y Ft no se observaron diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$). Las características que reconocieron las diferencias entre Br, Lt y Ft fueron altura total y diámetro de copa (Cuadro 2.6).

Cuadro 2.6. Valores promedio de atributos dasométricos para *Calophyllum brasiliense*.

Clases de tamaño	N	DN	HT	HPR	AIS	HC	DC	LR10
Brinzales	8	0.01a	1.29a	0.58a	86.13a	0.72a	0.71a	0.90a
Latizales	8	0.02a	2.70b	0.85a	90.00b	1.86b	1.13a	1.52a
Fustales	3	0.52b	5.61c	1.43b	90.00b	4.18c	2.75b	1.65a
DMS		0.09	0.81	0.44	3.24	0.78	0.60	0.75
Clases de tamaño	N	AR10	LE10	LR20	AR20	LE20	LR30	AR30
Brinzales	8	59.69a	0.14a	1.78a	66.40a	0.08a	0.09a	30.16a
Latizales	8	70.31ab	0.19a	0.72a	63.71a	0.15a	0.15ab	64.13a
Fustales	3	88.89b	0.12a	0.57a	72.83a	0.07a	0.28b	65.56a
DMS		27.37	11.98	4.64	19.09	0.10	0.18	54.35
Clases de tamaño	N	LE30	LR40	AR40	LE40	LLH	AH	
Brinzales	8	0.03a	s/d	s/d	s/d	0.18a	0.06a	
Latizales	8	0.10a	0.07a	24.77a	0.02a	0.18a	0.06a	
Fustales	3	0.04a	0.05a	21.11a	0.01a	0.17a	0.48b	
DMS		0.12	0.11	41.94	0.03	0.03	0.40	

2.6. DISCUSIÓN

Hallé *et al.* (1978), Robinson (1996) y Vester (2002), confirman que el crecimiento del eje principal y la forma de ramificación de *Manilkara zapota* y *Calophyllum brasiliense* se basan en los modelos de diferenciación entre ejes heterogéneos (ortotrópicos y plagiotrópicos) y homogéneos (todos ortotrópicos o combinados), a diferencia de *Brosimum alicastrum* que se basa en un modelo de ejes mixtos de crecimiento primario ortotrópico (proximal) y secundario plagiotrópico (distal).

El modelo arquitectónico de cada una de las tres especies arbóreas fue el mismo para brinzales, latizales y fustales. Sin embargo, éste puede variar sustancialmente su arquitectura como resultado del crecimiento, posiblemente para hacer frente al cambio del medio ambiente (Aiba y Nakashizuka 2008, Beltrán-Rodríguez *et al.*, 2015).

No obstante, la presencia de ataques de insectos en brinzales de *Manilkara zapota* no afectó para que cambiara el modelo Aubreville en las diferentes clases de tamaño, modelo común de la familia Sapotaceae caracterizado por un fuste monopódico ortótropo, con cada ciclo de crecimiento rítmico un nuevo nivel de ramas horizontales, modulares y plagiotrópicas por oposición. En comparación con *Brosimum alicastrum* que se expresa morfológicamente con el modelo Troll, el más común y representativo de la familia Fabaceae, definido por ejes plagiotrópicos, con meristemo de crecimiento horizontal, posterior a la caída de las hojas se vuelven verticales, es un modelo que puede ser el pináculo de la evolución arquitectónica; *Calophyllum brasiliense* representa el modelo Attims relativamente no muy común, diferenciado por un fuste principal ortótropo con crecimiento y ramificación continua y ramas ortótropas (Hallé *et al.*, 1978; Tomlinson, 1983; Vester, 2002 y Hallé, 2010) Las tres especies presentaron reiteración.

Los modelos arquitectónicos de las especies arbóreas se basan sobre la expresión morfológica del crecimiento. Sin embargo, puede haber diferencias cuantitativas y de desarrollo (Boojh y Ramakrishnan, 1982), producto de la diversidad de condiciones de luz generadas por la dinámica del dosel (Fisher y Honda, 1977; Borchert y Tomlinson, 1984).

Con base en lo anterior, el crecimiento cronológico de las ramas en *Manilkara zapota* es de forma siléptico y se observa una mayor longitud de sus entrenudos en comparación con *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense*. Boojh y Ramakrishnan (1982), lo consideran como un mecanismo de extensión de la rama para evitar el sombreado por otros individuos, al igual que los parámetros de los ángulos y longitudes de ramas de brinzales, latizales y fustales, siendo que se presentaron bajo las mismas condiciones de dosel, situación que permite suponer que son producto de su ontogenia más que de respuestas de aclimatación a las variaciones de éste (Cruz-Rodríguez y López Mata, 2010).

Brosimum alicastrum presenta, para las tres clases de tamaño, ángulos ascendentes en las ramas de primer orden respecto al eje principal, semejante a *Caesalpinia gaumeri* Greenm, apuntando hacia una forma de copa angosta que posibilita el crecimiento rápido en altura para alcanzar el dosel superior y luego expandirla (Interián-ku *et al.*, 2009, Osada y Takeda, 2003) que las especies plagiotrópicas presentaron limitaciones arquitectónicas como ramas en diferentes posiciones semejantes a la especie bajo estudio, con la finalidad de aumentar la intercepción de luz.

Calophyllum brasiliense, en este estudio, al igual que lo mencionado por King (1998) mostró que existen diferencias con las ramas ortotrópicas en las diferentes clases de tamaño; estas no son tan verticales y en tres dimensiones como lo señalan Halle *et al.* (1978) lo que probablemente se deba a los bajos niveles de luz y a la plasticidad de las ramas para reducir el auto sombreado y aumentar la fotosíntesis.

El aumento progresivo del ángulo de la rama de primer orden en las tres clases de tamaño en *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense* se puede atribuir a varios mecanismos: a) un ajuste del espacio, b) aumento en el peso de la rama (Fisher y Honda, 1979), c) la flexión causada por la madera de reacción, d) gravimorfismo (Boojh y Ramakrishnan, 1982), e) intercepción de luz y, f) eficiencia en la superficie de la hoja (Borchert y Tomlinson, 1984). Además, el desarrollo de las vías prolepsis en ambas especies, puede ser reiterativa y presentarse mayormente en la periferia de la copa (aumentando el volumen) o en la construcción de una nueva rama o desarrollarse en la base media y final del fuste (Barthélémy *et al.*, 1989).

Los modelos arquitectónicos sin lugar a dudas, se basan en la estructura de los árboles, no en los atributos funcionales como la intercepción de luz. Es por esto que las especies pueden modificar su arquitectura según la disponibilidad de luz y tener una mayor plasticidad

morfológica, lo cual se relaciona con la tolerancia a la sombra (Goulet *et al.*, 2000; Aiba 2009). Tal es el caso de las especies seriales intermedias y avanzadas, en donde los árboles optan por una posición horizontal de la copa para incrementar la captura de luz (Iida *et al.*, 2011).

Las especies seriales intermedias poseen algunos rasgos de las especies seriales avanzadas subtropicales tales como: crecimiento rítmico, desarrollo de las ramas en prolepsis, crecimiento lateral favorable como *Calophyllum brasiliense* y, en algunos casos, bifurcación del fuste acorde a su crecimiento como *Brosimum alicastrum* (Millet *et al.*, 1998 y Meiners *et al.*, 2009). Contrario a especies intolerantes que requieren luz para crecer rápidamente y mantener su posición de predominio en claros, con tallos delgados, copas estrechas y largas con varias capas de hojas para maximizar la intercepción de luz a la alta radiación (Jimenez-Rojas *et al.* 2002 y Aiba y Nakashizuka, 2008).

La intercepción de luz no es la limitante, sino más bien la existencia de otros factores como el ramoneo (Archibald y Bond, 2003), el fuego (Caraglio *et al.*, 2007), las condiciones y el manejo del sitio (Arias, 2005); que pueden afectar el crecimiento vertical u horizontal y cambiar la arquitectura del árbol. En alguna etapa este cambio favorece no sólo la eficiencia del crecimiento del sistema mecánico de sostén, sino también la conservación del suministro de agua en el suelo sombreado, la producción de estructuras reproductivas (Borchert y Tomlinson, 1984), la maximización de producción de frutos (Gómez, 2011), el desarrollo de estrategias de adaptación, el rendimiento maderable (Fisher y Honda, 1977), lo que puede ser utilizado como indicador para la toma de decisiones sobre la aplicación de actividades silvícolas para las especies de estudio.

2.7. CONCLUSIONES

La combinación de los rasgos de los ejes verticales u horizontales, la ramificación continua o rítmica y la floración terminal y lateral, definieron el modelo arquitectónico para las tres especies bajo estudio. En el caso de *Manikara zapota* predominó el modelo Aubréville, Troll en *Brosimum alicastrum* y el modelo Attim *Calophyllum brasiliense*. Los modelos arquitectónicos prevalecieron en las tres clases de tamaño (brinzal, latizal y fustal) para cada una de las especies estudiadas, contrario a lo planteado en la hipótesis “a” donde se esperaba encontrar diferencias en el modelo arquitectónico entre clases de tamaño para cada especie.

Los atributos dasométricos entre clase de tamaño para cada especie, principalmente mostraron diferencias en el diámetro normal, altura total, altura a la primera rama, altura de copa, diámetro de copa, ángulos de inserción de la rama de primer y segundo orden y longitud de rama de primer, segundo y tercer orden.

La arquitectura y la morfometría de los árboles deben de considerarse en la toma de decisiones sobre el manejo silvicultural, tales como: podas, aclareos, calidad de plantaciones, para fines de investigación (crecimiento y rendimiento) o como variables de respuesta en la fertilización de las especies arbóreas.

2.8. REFERENCIAS

- Aderaldo B.G.F. 2002. Caracterización de plantas de chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) P. van Royen) de la colección del CATIE, mediante el uso del análisis multivariado. *Revista. Brasileña de Fruticultura. Jaboticabal-SP* 24(3): 727-730.
- Aiba M. y Nakashizuka T. 2008. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology* 1-9.
- Archibald S. y Bond J. W. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102: 3–14.
- Arias D. 2005. Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. *Kurú: Revista forestal (Costa Rica)* 2(5).
- Barthélémy D., Edelin C. y Hallé F. 1989. Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestieres* 46: 194-198.
- Barthélémy D. y Caraglio Y. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annales of Botany* 99: 375–407.
- Beltrán-Rodríguez L., Romero-Manzanares A., Luna-Cavazos M., Vibrans H., Manzo-Ramos F., Cuevas-Sánchez J. y García-Moya E. 2015. Historia natural y cosecha de corteza de quina amarilla *Hintonia latiflora* (Rubiaceae). *Botanical Sciences* 93 (2): 1-12.
- Boojh R. y Ramakrishnan S.P. 1982. Growth and Architecture of two Altitudinal Populations of *Schima wallichii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B48. 4*: 534-545.

- Borchert R. y Tomlinson B.P. 1984. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *American Journal Botanic* 71(7): 958-969.
- Caraglio Y., Pimont F. y Rigolot E. 2007. *Pinus halepensis* Mill. architectural analyst is for fuel modelling. En Leone V., Lovreglio R. Eds. Proceedings of the international workshop MEDPINE 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems, pp. 43-59. Serie A. Séminaires Méditerranéens 75.
- Carreón-Santos R.J. y Valdez-Hernández J.I. 2014. Estructura y diversidad de vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20(1): 119-130.
- Cordero J. y Boshier D. (eds.) 2003. Árboles de Centroamérica: Un manual para extensionistas. Turrialba, CR, OFI/CATIE. 1079 p.
- Cruz-Rodríguez J.A. y López Mata L. 2010. Cambios ontogénicos en la morfología de plántulas de *Manilkara zapota*: análisis de sus implicaciones ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 81- 86.
- De Reffye P., Houllier E., Blaise E., Barthelemy L D., Dauzat J. y Auclair D. 1995. A model simulating above- and below-ground tree architecture with agroforestry applications. *Agroforestry Systems* 30: 175-197.
- Flores M.E. 2002. *Calophyllum brasiliense* Cambess. En Vozzo, J. A. Ed. Tropical tree seed manual, pp. 353-356. Washington DC: USDA Forest Service, Agriculture Handbook 721.
- Fisher B.J y Honda H. 1977. Computer Simulation of Branching Pattern and Geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a Tropical Tree. *Botanical Gazette* 138(4): 377-384.

- Fisher B.J. y Honda H. 1979. Branch geometry and effective leaf area a study of *Terminalia*-branching pattern.2. Survey of real trees. *American Journal Botanic* 66(6): 645-655.
- Fourcaud T., Zhang X., Stokes A., Lambers H., Korner C. 2008. Plant Growth Modelling and Applications: The Increasing Importance of Plant Architecture in Growth Models. *Annals of Botany* 101: 1053–1063. doi:10.1093/aob/mcn050, available online at www.aob.oxfordjournals.org
- García M.J., González V.R. y Yaxcal P.E. 2013. Levantamiento y evaluación de la línea base para el monitoreo de los efectos del cambio climático en la fenología reproductiva de especies vegetales de importancia ecológica en la Reserva de Biosfera Maya. Proyecto FD 26-2011. Centro de Estudios Conservacionistas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Guatemala. 35 p.
- García-Zebadúa J.C., Reyes-Chilpa R., Huerta-Reyes M., Castillo-Arellano J.I., Santillán-Hernández S. Vázquez-Astudillo B. y Mendoza-Espinoza J.A. 2014. El árbol tropical *Calophyllum brasiliense*: una revisión botánica, química y farmacológica. *Vitae* 21(2): 126-145.
- Gómez W. 2011. Manejo Agroecológico de Árboles Frutales y Forestales. Fondos de la Unión Europea, CESTA. 40p.
- Goulet J., Messier C. y Nikinma E. 2000. Effect of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. *Canadian Journal Botanical* 78: 077–1085.
- Hallé, F. 2010. Arquitectura de los árboles. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45(3-4): 405-418.

- Hallé F., Oldeman R.A.A. y Tomlison P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York.
- Herrera P.E., Valdez H.J.I., López L.A.M, Salgado U.H.I. y Manzano M.F. 2011. Arquitectura de dos especies arbóreas en una selva alta perennifolia de Oaxaca. En: Endera A.R.A., Mora S.A., Valdez H.J.I. Bosques y árboles del trópico Mexicano: Estructura, crecimiento y usos, pp.23-36. Universidad de Guadalajara.
- Iida Y., Kohyama S.T., Takuya K., Rahman K.A., Poorter L., Sterck F. y Potts D. M. 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 25: 1260–1268.
- Interian-Ku V.M., Valdez-Hernández J.I., García-Moya E., Romero-Manzanares A., Borja-de-la-Rosa M.A., Vaquera-Huerta H. 2009. Arquitectura y morfometría de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia del sur de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 17-29.
- Jiménez-Rojas M.E., Londoño-Vega C.A. y Vester F.M.H. 2002. Descripción de la arquitectura de *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis* (myristicaceae). *Caldasia* 24(1): 65-94.
- Killeen J.T., García E.E. y Beck G.S. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia Missouri Botanical Garden. La Paz, Bolivia. 958 p.
- King A.D. 1998. Relationship between crown architecture and branch orientation in rain forest trees. *Annals of Botany* 82: 1-7.
- Maráz L., Oppawsky T., Oppelt A., Pickl S., Schmid J. y Stein R. 1997. Descripción de siete especies forestales nativas del bosque húmedo tropical en el Sur de Costa Rica. Eschborn. 86 p.

- Martínez M. 1937. Guía para el curso de botánica. Ediciones Botas. México, D.F. 227 p.
- Meiners M., Sánchez G.C. y De Blodis S. 2009. El ramón: Fruto de nuestra cultura y raíz para la conservación. CONABIO. *Biodiversitas* 87: 7-10.
- Millet J., Bouchard A. y Édelin C. 1998. Plant succession and tree architecture, and attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta Biotheoretica*. 46: 1-22.
- Muñoz F.H.J., Sáenz R.J.T. y Rueda S.A. 2011. Especies Promisorias de Clima Tropical para Plantaciones Forestales Comerciales en Michoacán. Libro Técnico Núm. 11. SAGARPA-INIFAP-CIRPAC-Campo Experimental Uruapan. Uruapan, Michoacán, México. 202 p.
- Orantes G.C., Caballero R.A. y Velázquez M.A.M. 2012. Aprovechamiento del árbol nativo *Brosimum alicastrum* Swartz (Moraceae) en la Selva Zoque Chiapas, México. *Lacandonia* 6(1): 71-82.
- Osada N. y Takeda H. 2003. Branch Architecture, Light Interception and Crown Development in Saplings of a Plagiotropically Branching Tropical Tree, *Polyalthia jenkinsii* (Annonaceae). *Annals of Botany* 91: 55-63.
- Peters M.C. y Pardo-Tejeda E. 1982. *Brosimum alicastrum* (Moraceae): Uses and Potential in Mexico. *Economic Botany* 36(2): 166-175.
- Poorter L., Bongers F., Sterck J.F. y Woll H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3): 602–608.
- Robinson F.D. 1996. A symbolic framework for the description of tree architecture models. *Botanical Journal of Linnean Society* 121(3): 243-261.

- Sánchez-Bernal E., Camacho- Escobar M., Rodríguez-León A y Ortega-Escobar M. 2012. Characterization of soils affected by salts in irrigation district 110 “Río Verde”, Oaxaca, Mexico. *African Journal of Agricultural Research* 7(6): 943-957.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS/STAT® 9.1 User’s Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México.
- Tomescu F.M.A., Rothwell W.G. y Trivett I.M. 2008. Reiterative growth in the complex adaptive architecture of the Paleozoic (Pennsylvanian) filicalean fern *Kaplanopteris clavata*. *Plant System Evolution* 270: 209–216.
- Tomlinson, B.P. 1983. Tree Architecture. *American Scientist* 71: 141-149.
- Tomlinson B.P. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Reviews Ecology System* 18:1-21.
- Vester H.F.M. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 45-57.
- Weaver P.L. 1990. *Calophyllum calaba* L. En: María, Santa Maria. En: Burns, R.M., Honkala, B.H., Eds. *Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agric. Handb.*, pp. 172-178, Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.

CAPÍTULO III

CRECIMIENTO EN DIÁMETRO DE TRES ESPECIES ARBÓREAS EN UNA SELVA MEDIANA DE LA COSTA DE OAXACA

3.1. RESUMEN

Las tasas de incremento anual en diámetro para *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense*, especies de importancia maderable y de conservación en una selva mediana de la costa de Oaxaca fueron estimadas. Para ello se seleccionaron 18 individuos por especie, clasificados en seis categorías diamétricas y se les colocaron bandas dendrométricas para tomar lecturas bimestrales. También se calificó forma (buena, regular y deficiente) e incidencia de luz (expuesta, semi-expuesta y cubierta) en la copa para cada árbol. El incremento promedio anual en diámetro para *M. zapota*, fluctuó entre 0.10 a 0.95 cm año⁻¹ en las categorías diamétricas, de 0.28 a 0.54 cm año⁻¹ en forma de copa y de 0.22 a 0.49 cm año⁻¹ en incidencia de luz en la copa, *B. alicastrum* tuvo un crecimiento en las categorías diamétricas de 0.11 a 0.36 cm año⁻¹, en forma de copa de 0.17 a 0.21 cm año⁻¹ y en incidencia de luz fue de 0.10 a 0.27 cm año⁻¹, para *C. brasiliense* osciló entre 0.25 a 0.63 cm año⁻¹ en las categorías diamétricas, de 0.35 a 0.60 cm año⁻¹ en forma de copa y de 0.33 a 58 cm año⁻¹ en incidencia de luz en la copa. Los análisis de varianza mostraron diferencias significativas ($p < 0.001$) entre categorías diamétricas, forma e incidencia de luz en la copa. La forma e incidencia de luz en la copa se correlacionaron positivamente ($r = 0.99$; $p < 0.0001$).

Palabras clave. banda dendrométrica, categoría diamétrica, forma de copa, incidencia de luz en la copa, incremento.

3.2. INTRODUCCIÓN

El alcance de un aprovechamiento sostenible del recurso forestal maderable conlleva la consideración de las tasas de crecimiento de las especies arbóreas bajo condiciones naturales e inducidas (Mora *et al.*, 2009 y Makocki *et al.*, 2012); este crecimiento estará representado por el incremento en diámetro, altura, área basal y volumen, entre otros (Kiviste *et al.*, 2002).

El crecimiento en diámetro de un árbol durante un periodo de tiempo determinado (incremento) dependerá de la cantidad de reservas acumuladas (Klepac, 1983) y este incremento se verá afectado por factores geológicos, edafológicos, hidrológicos, climáticos (Vega *et al.*, 2003; Vester y Navarro-Martínez, 2007; Galán, *et al.*, 2011; Hernández-González, *et al.*, 2014), genéticos, fenológicas y morfológicos (López-Ayala *et al.*, 2006; Makocki *et al.*, 2012) como la forma de copa y la recepción de luz (Manzano *et al.*, 2010; Interián Ku *et al.*, 2014).

En especies seriales tardías tolerantes a la sombra, se ha observado que la forma de copa y la capacidad de adaptarse al gradiente vertical y horizontal de luz que existe dentro del sitio, tiene como resultado altas tasas de crecimiento en diámetro (Martínez-Garza y Howe, 2010), que conllevan a una buena eficiencia y producción de madera a través del tiempo para especies tropicales económicamente importantes y de conservación.

Manilkara zapota (L.) P. Royen (Sapotaceae) es aprovechada para extraer látex (García *et al.*, 2013); *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae) considerada como especie multipropósito (Peters y Pardo-Tejeda 1982; Meiners *et al.* 2009) y *Calophyllum brasiliense* Cambess (Calophyllaceae), utilizada en el área químico-farmacológica-médica (Maráz *et al.*, 1997; García-Zebadúa *et al.*, 2014). Además de ser especies ampliamente utilizadas para la producción de vigas, durmientes, parquet, construcciones rurales (Weaver, 1990), pisos, ebanistería, chapa decorativa (Aderaldo, 2002), mangos de herramientas agrícolas, carpintería (Flores,

2002; Muñoz *et al.*, 2011), forrajeras y agroforestales (Martínez, 1937; Cordero y Boshier, 2003; Orantes *et al.*, 2012).

3.3. OBJETIVOS

Estimar las tasas de incremento anual en diámetro de *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum* y *Calophyllum brasiliense*, por categoría diamétrica, forma de copa e incidencia de luz solar sobre la copa.

La hipótesis planteada indica que las categorías de diámetro, la forma de la copa y la incidencia de luz solar sobre las copas de los árboles en las tres especies producen diferencias en el incremento en diámetro.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1. Selección de individuos arbóreos y colocación de bandas dendrométricas

Las especies arbóreas de estudio fueron: *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, *Brosimum alicastrum* Sw. y *Calophyllum brasiliense* Cambess. Para cada especie se eligieron 18 árboles sanos, fuste recto, libre de plagas y enfermedades, los cuales se clasificaron en seis categorías (cat.) diamétricas de 5 cm de acuerdo a Corella *et al.* (2001): cat.5 (2.5 – 7.5 cm), cat. 10 (7.6 – 12.5 cm), cat. 15 (12.6 – 17.5 cm), cat. 20 (17.6 – 22.5 cm), cat. 25 (22.6 – 27.5 cm), cat. 30 (27.6 – 32.5 cm).

A cada individuo árbol se le colocó una banda dendrométrica a la altura del diámetro normal (DN = diámetro normal a 1.30 m del suelo), las cuales fueron constituidas con base en la

metodología de Cattelino *et al.* (1986), para posteriormente realizar las lecturas correspondientes a cada bimestre durante un periodo de dos años (12 bimestres). El registro de las mediciones se inició a partir de febrero de 2012 y finalizó en febrero de 2014. Cada árbol de la muestra fue clasificado por la forma e incidencia de luz en la copa. Forma de copa : (3) buena, copa simétrica y follaje abundante; (2) regular, copa con defecto en simetría y follaje medianamente abundante; (1) deficiente, copa fracturada, asimétrica y follaje escaso; en incidencia de luz en la copa: (3) expuesta, con recepción vertical y lateral de luz solar (radiación solar directa); (2) semi-expuesta, con recepción parcial vertical o lateral de luz solar y (1) cubierta, con recepción nula o muy poca entrada de luz solar (Dawkins, 1958; Manzano *et al.*, 2010).

3.4.2. Análisis estadístico

El modelado del crecimiento acumulado en el periodo de dos años, se llevó al cabo con un análisis de regresión no lineal con el paquete estadístico Stata (STATA Corp., 2001), para los siguientes modelos: cuadrático, exponencial, logístico y Gompertz, evaluados por su valores estadísticos como el cuadrado medio del error, R^2 y nivel de significancia. El mejor ajuste para la base de datos de *Manilkara zapota* y *Brosimum alicastrum* fue con el modelo Gompertz: $y = \beta_1 * \exp[-\exp(-\beta_2 * (x - \beta_3))]$, adiferencia de *Calophyllum brasiliense* que se ajustó al modelo logístico: $y = \beta_1 / [1 + \beta_2 \exp(-\beta_3 X)]$.

Los modelos de regresión ajustados por categoría diamétrica, forma e incidencia de luz en la copa permitieron determinar las tasas de crecimiento promedio por bimestre y la del incremento promedio anual. Así mismo, para cada individuo y especie se obtuvieron las ecuaciones correspondientes a cada categoría diamétrica, forma e incidencia de la luz en la

copa, para cada individuo y especie, para los cuales se calcularon los valores con el modelo ajustado, graficaron curvas de crecimiento individual y ponderado.

El análisis de varianza de los datos observados y las pruebas de comparación de medias (Tukey, $p \leq 0.05$) se hizo con el paquete estadístico SAS (SAS, 2004). Las correlaciones de los valores para categoría diamétrica, forma e incidencia de luz en la copa se llevaron al cabo con la prueba de Spearman.

3.5. RESULTADOS

3.5.1. *Manilkara zapota*

3.5.1.1. Categorías diamétricas

Los crecimientos promedios anuales entre las categorías diamétricas para *Manilkara zapota* oscilaron de 0.100 cm (cat. 5) a 0.955 cm (cat. 20). Sin embargo, es posible un crecimiento de individuos hasta 1.537 cm año⁻¹ (Cuadro 3.1), lo que también se representó en las curvas de crecimiento acumulado en diámetro para los 18 árboles seleccionados (Figura 3.1).

Cuadro 3.1. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Manilkara zapota* por categoría diamétrica.

Categoría diamétrica	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
5	3	0.0040	0.1000	0.1723	0.0622
10	3	0.0390	0.3687	0.7197	0.2389
15	3	0.0253	0.3352	0.8348	0.2763
20	3	0.1211	0.9550	1.5376	0.5020
25	3	0.0558	0.5361	1.0676	0.3543
30	3	0.0397	0.3670	0.7528	0.2482

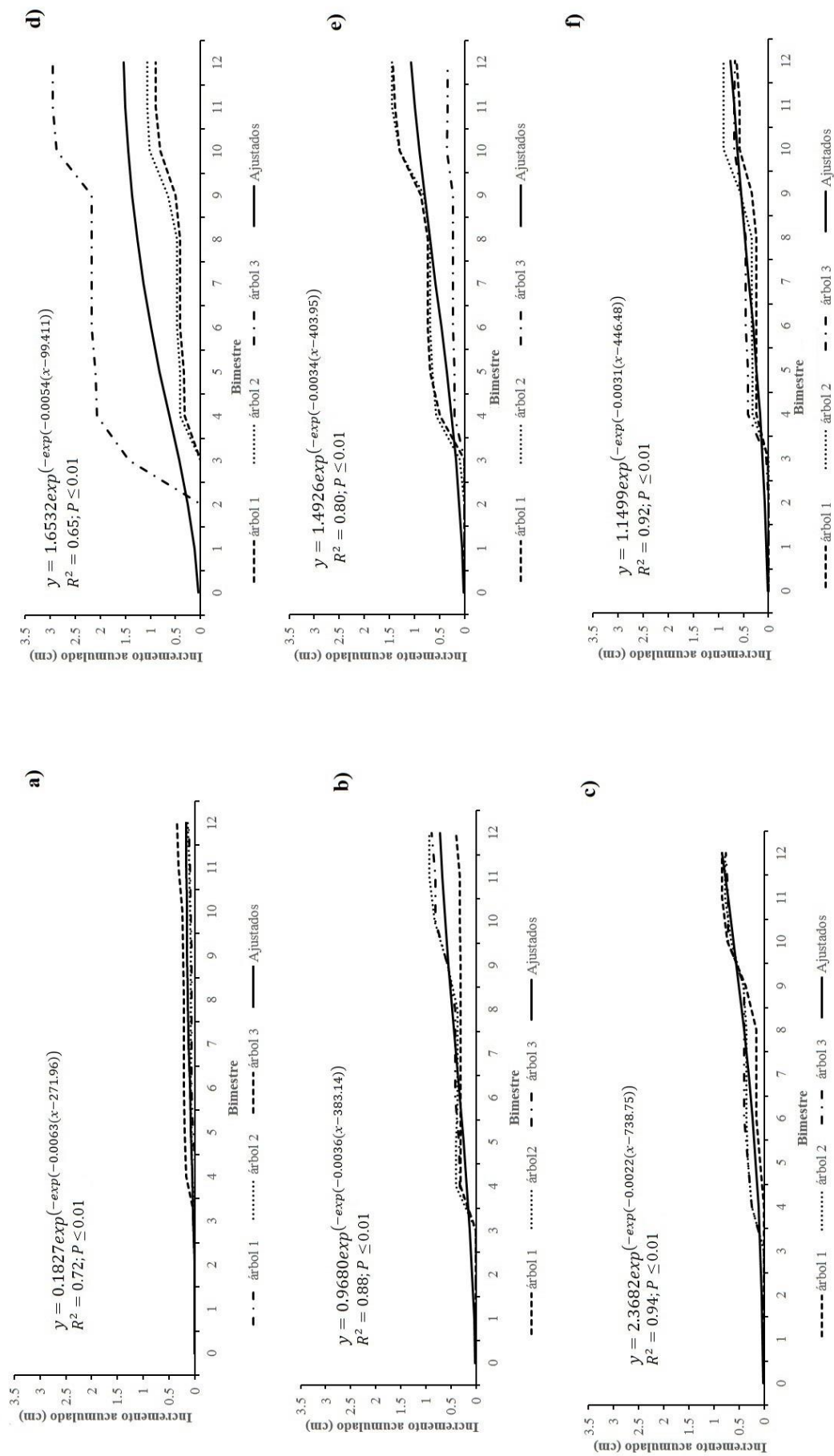


Figura 3.1. Crecimiento promedio acumulado en diámetro de *Manikara zapota* por categoría diamétrica: a) 5 cm, b) 10 cm, c) 15 cm, d) 20 cm, e) 25 cm y, f) 30 cm. La ecuación corresponde a la curva promedio en cada categoría.

El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre categorías diamétricas y entre los bimestres de medición (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica registrado durante 12 bimestres de *Manilkara zapota*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Categorías diamétricas	5	2.68	< 0.0001
Bimestres	11	1.622	< 0.0001
Error	210	0.226	

g.l.= grados de libertad; CM= cuadrados medios; Pr > F= significancia.

El resultado de los valores medios del crecimiento en diámetro para la categoría 20 fue significativamente mayor (Tukey, $p < 0.05$), que las demás categorías seguido por las cat. 25 y 5, mientras que las categorías 15, 10 y 30 fueron estadísticamente semejantes (Tukey, $p > 0.05$) (Cuadro 3.3 y Figura 3.2).

Cuadro 3.3. Valores medios del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica de *Manikara zapota*.

Categoría	N	Media
5	12	0.10 ^a
15	12	0.33 ^{ab}
30	12	0.36 ^{ab}
10	12	0.36 ^{ab}
25	12	0.53 ^b
20	12	0.95 ^c

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestres.

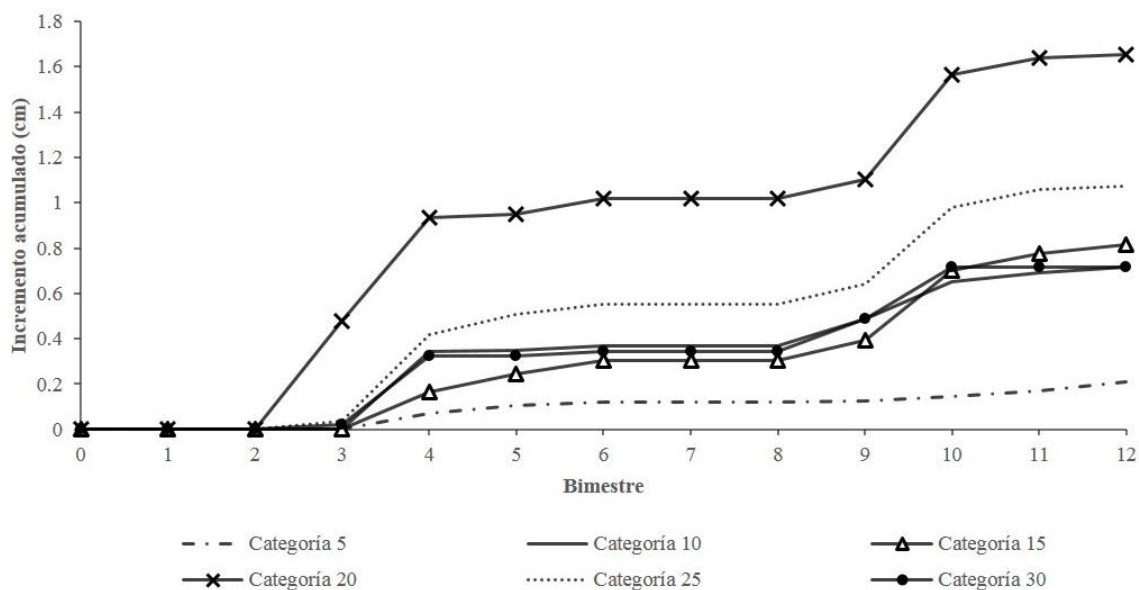


Figura 3.2. Crecimiento promedio acumulado en diámetro de *Manikara zapota* por categoría diamétrica.

3.5.1.2. Forma e Incidencia de luz en la copa

El crecimiento promedio anual en diámetro fue mayor para la forma de copa 2 (regular = con defecto en simetría y follaje medianamente abundante) con un valor de $0.546 \text{ cm año}^{-1}$ (Cuadro 3.4), igualmente el crecimiento acumulado y el promedio en diámetro por calidad de copa se expresan en las Figuras 3.3 y 3.4.

Cuadro 3.4. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Manilkara zapota* por forma de copa.

Forma de copa	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año^{-1})			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
3 (buena)	2	0.0414	0.4101	0.8078	0.2692
2 (regular)	10	0.0728	0.5461	1.0377	0.3363
1 (deficiente)	6	0.0298	0.2830	0.5630	0.1867

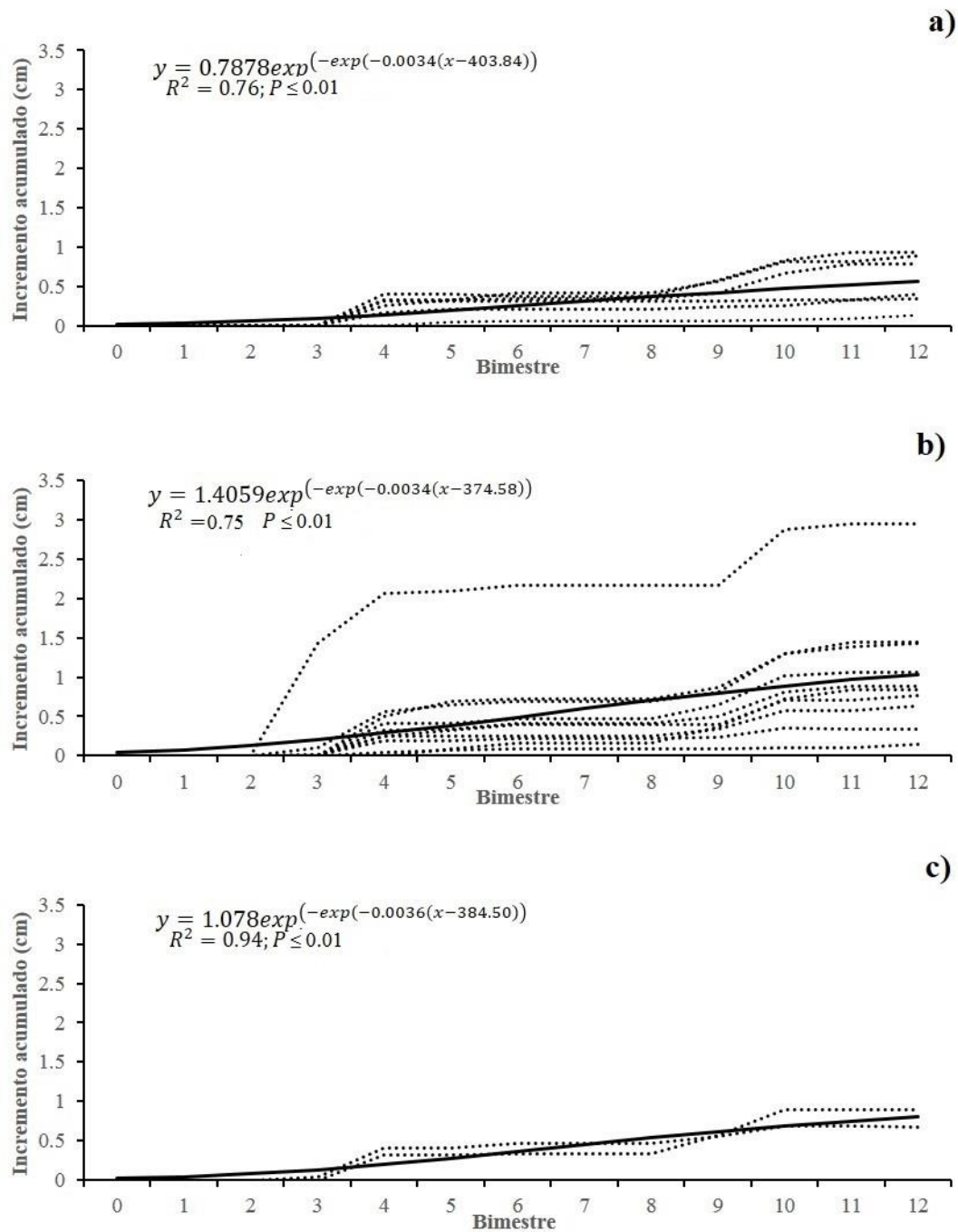


Figura 3.3. Crecimiento acumulado en diámetro de forma de copa: a) 1 (n= 6) y b) 2 (n= 10) y c) 3 (n= 2) para *Manilkara zapota*. La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).

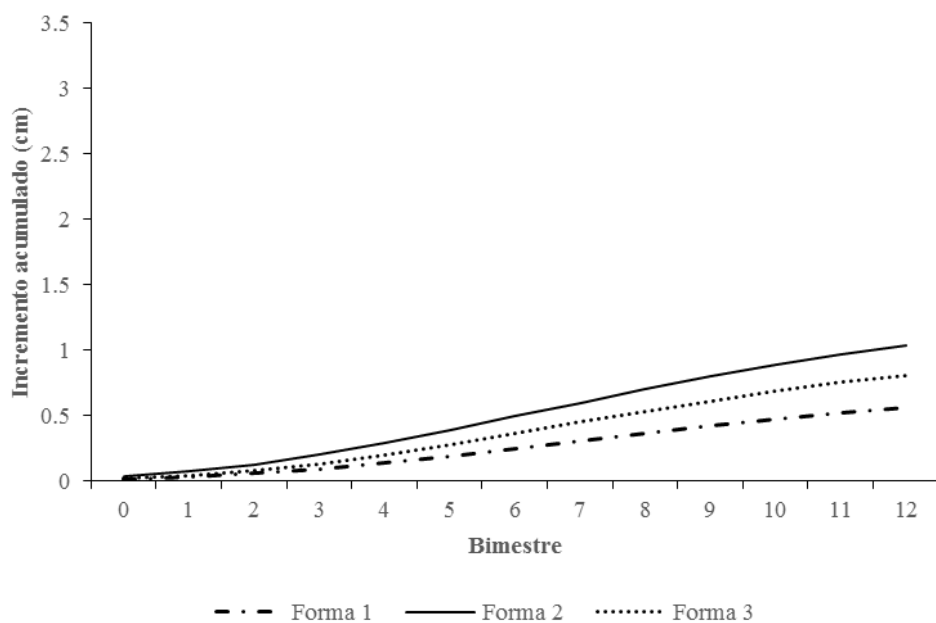


Figura 3.4. Crecimiento promedio acumulado de diámetro por forma de copa de *Manilkara zapota*.

Los valores del crecimiento en diámetro resultaron significativos ($p < 0.0001$) entre la forma de la copa y el bimestre (Cuadro 3.5). Los valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa fueron diferentes (Tukey, $p < 0.05$), entre la forma de copa 1 y 2, pero no diferente para 3. El mayor crecimiento para los individuos fue en la forma 2 y menor en 1 (Cuadro 3.6).

Cuadro 3.5. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por forma de copa de *Manilkara zapota*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Forma de copa	2	1.56	< 0.0001
Bimestre	11	1.62	< 0.0001
Error	213	0.27	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F = significancia.

Cuadro 3.6. Valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa de *Manilkara zapota*.

Forma de copa	N	Media
1	12	0.28 ^a
3	12	0.41 ^{ab}
2	12	0.54 ^b

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestres.

En la categorización por incidencia de luz en la copa, los individuos con incidencia 2 (recepción parcial vertical o lateral de luz solar) tuvieron mayor crecimiento promedio anual de 0.927 cm que los de incidencia 1 y 3 (Cuadro 3.7).

Así mismo, el crecimiento en diámetro y el crecimiento acumulado por incidencia de luz en la copa están representadas en las Figuras 3.5 y 3.6.

Cuadro 3.7. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Manilkara zapota* por incidencia de luz en la copa.

Incidencia de luz en la copa	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
3 (expuesta)	2	0.0397	0.4097	0.8064	0.2698
2 (semi-expuesta)	13	0.4932	0.9271	1.4311	0.3471
1 (recepción nula)	3	0.0197	0.2237	0.4364	0.1474

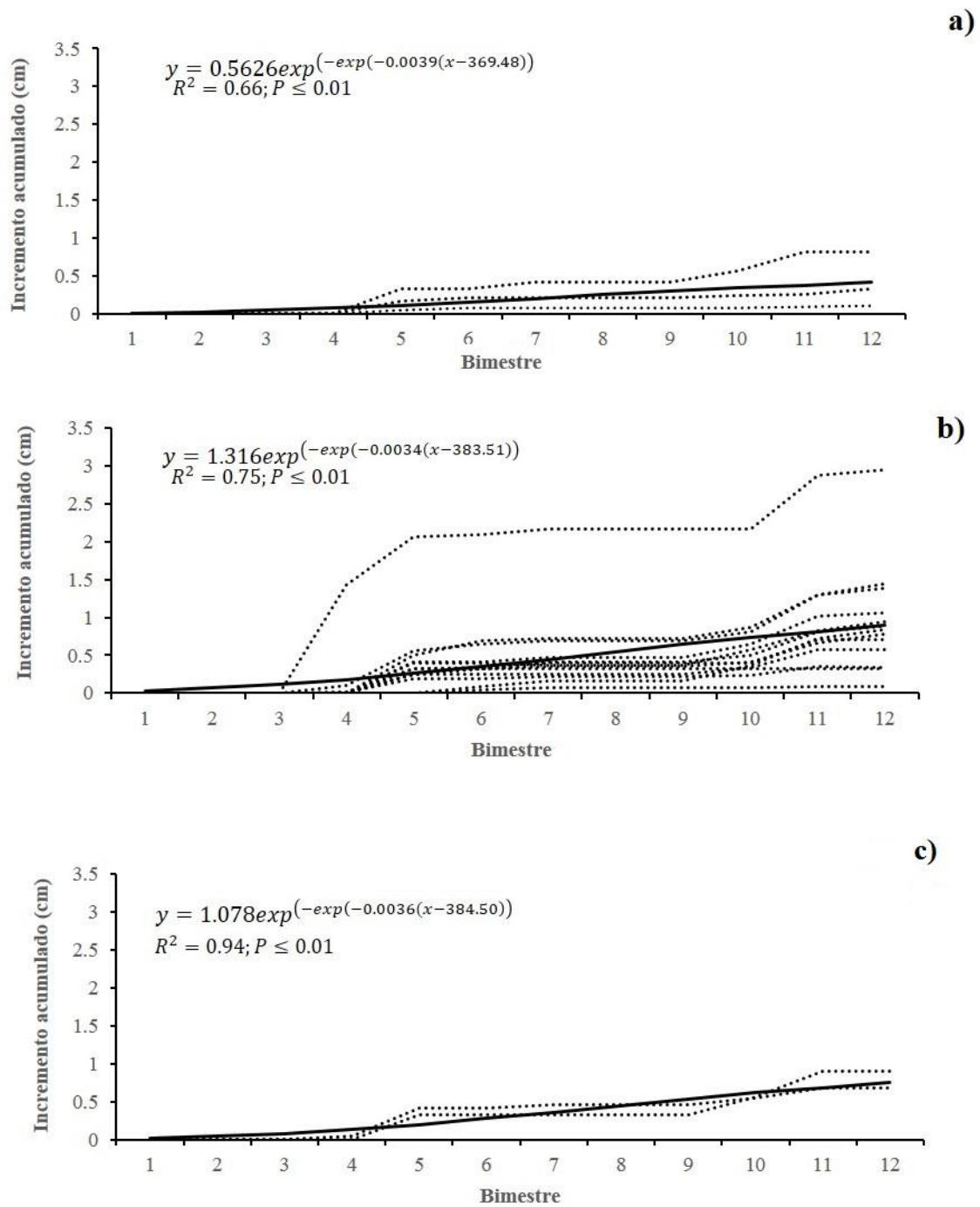


Figura 3.5. Crecimiento acumulado en diámetro de *Manilkara zapota* con incidencia de luz en la copa: a) 1 (n= 3), b) 2 (n= 13) y c) 3 (n= 2). La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).

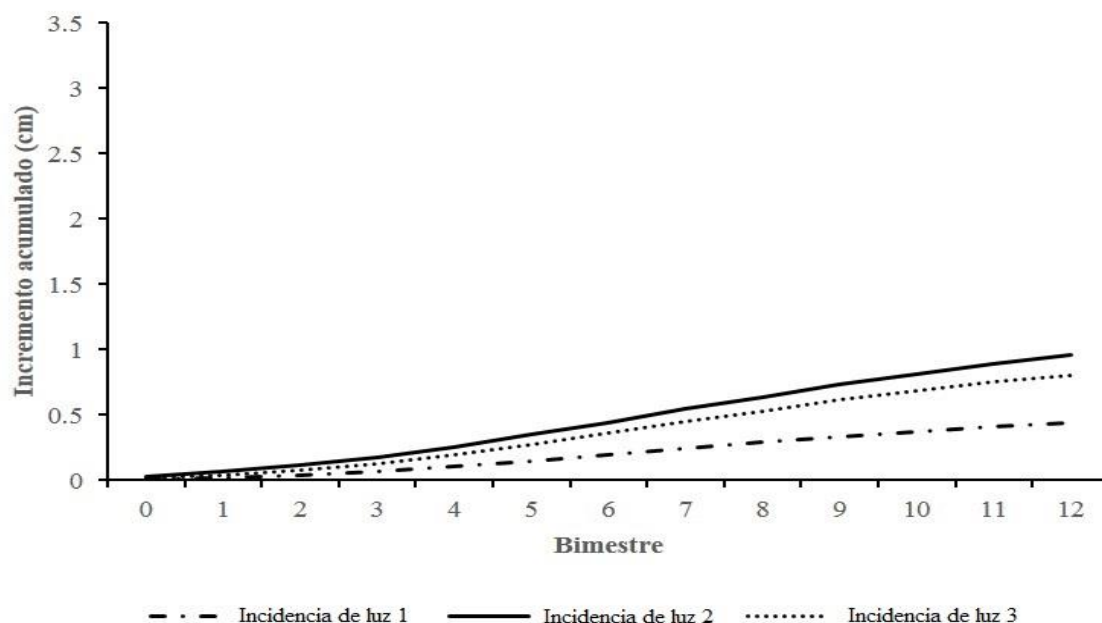


Figura 3.6. Crecimiento promedio acumulado para *Manilkara zapota* por incidencia de luz en la copa.

Los valores de crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa y bimestre de registro revelaron diferencias significativas ($p < 0.0001$) (Cuadro 3.8).

Las medias del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa no mostraron diferencias estadísticamente significativas ($p > 0.005$) en los tres tipos de incidencia de luz en la copa (Cuadro 3.9).

Cuadro 3.8. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de *Manilkara zapota*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Incidencia de luz en la copa	2	1.11	< 0.0001
Bimestre	11	1.62	< 0.0001
Error	213	0.28	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F= significancia.

Cuadro 3.9. Valores medios del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de *Manilkara zapota*.

Incidencia de luz en la copa	N	Media
1	12	0.22 ^a
3	12	0.41 ^a
2	12	0.49 ^a

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestre.

La forma e incidencia de luz en la copa se correlacionaron positivamente ($r = 0.99$; $p < 0.0001$), lo que indica que la forma estuvo significativamente asociada con la incidencia de luz en la copa.

3.5.2. *Brosimum alicastrum*

3.5.2.1. Categorías diamétricas

El crecimiento acumulado en diámetro para los 18 árboles seleccionados de *Brosimum alicastrum* en las diferentes categorías diamétricas se muestra en la figura 3.7. El mejor crecimiento promedio anual fue el de la categoría 30 (0.358 cm) y el menor en la categoría 5 (0.106 cm). Sin embargo, fue posible encontrar individuos con crecimiento hasta 0.651 cm año⁻¹ (Cuadro 3.10).

Cuadro 3.10. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Brosimum alicastrum* por categoría diamétrica.

Categoría diamétrica	Número de árboles	Crecimiento anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
5	3	1.91 (10) ⁻¹⁶	0.1064	0.1534	0.0657
10	3	0.0051	0.1315	0.1812	0.0636
15	3	0.0037	0.1341	0.2495	0.0913
20	3	1.14 (10) ⁻¹⁷	0.1543	0.2188	0.0932
25	3	0.0012	0.2039	0.3155	0.1219
30	3	0.0598	0.3589	0.6510	0.2051

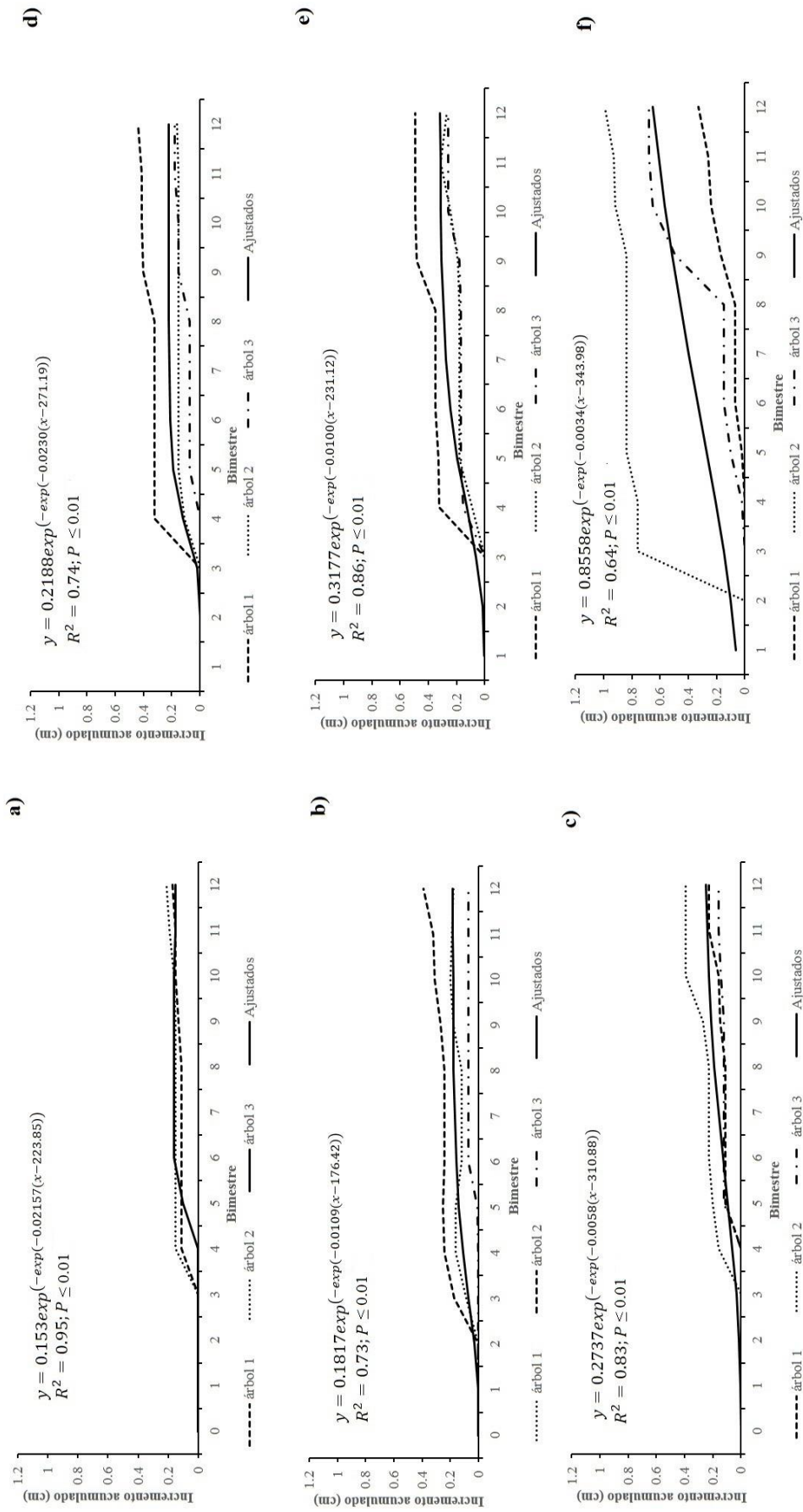


Figura 3.7. Crecimiento acumulado en diámetro para *Brosimum alicastrum* por categoría diamétrica: a) 5 cm, b) 10 cm, c) 15 cm, d) 20 cm, e) 25 cm y f) 30 cm. La ecuación corresponde a la curva promedio en cada categoría. $P \leq 0.01$.

Las categorías diamétricas y bimestres de medición mostraron diferencias significativas ($p < 0.0001$), a partir de los resultados del análisis de varianza del crecimiento en diámetro (Cuadro 3.11).

El valor medio del crecimiento en diámetro fue significativamente mayor (Tukey, $p < 0.05$) en la categoría 30, en comparación con las categorías restantes que fueron estadísticamente similares (Tukey, $p > 0.05$), (Tabla 3.12 y Figura 3.8).

Cuadro 3.11. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica registrado durante 12 bimestres de *Brosimum alicastrum*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Categorías diamétricas	5	0.371	< 0.0001
Bimestres	11	0.196	< 0.0001
Error	210	0.03	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > = significancia.

Cuadro 3.12. Valores medios del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica de *Brosimum alicastrum*.

Categoría	N	Media
5	12	0.11 ^a
10	12	0.13 ^a
15	12	0.13 ^a
20	12	0.15 ^a
25	12	0.20 ^a
30	12	0.36 ^b

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestres.

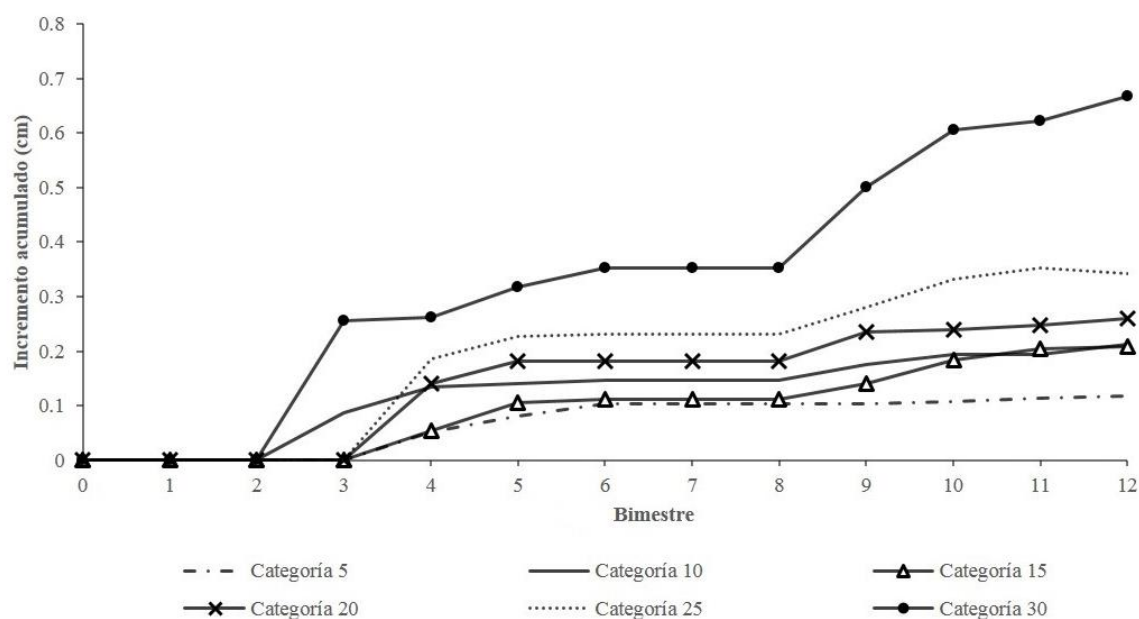


Figura 3.8. Crecimiento acumulado en diámetro para *Brosimum alicastrum* por categoría diamétrica.

3.5.2.2. Forma e Incidencia de luz en la copa

El mayor crecimiento promedio anual en diámetro se dió en la forma de copa 3 (copa simétrica y follaje abundante), (Cuadro 3.13), mientras que el crecimiento acumulado en diámetro se muestra en las figuras 3.9. La curva de crecimiento promedio acumulado en diámetro para la forma de copa se observa en la figura 3.10.

Cuadro 3.13. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Brosimum alicastrum* por forma de copa.

Forma de copa	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
3 (buena)	1	0.0119	0.2096	0.3847	0.1353
2 (regular)	3	0.0075	0.1744	0.3943	0.1373
1 (deficiente)	14	0.0066	0.1814	0.2712	0.0976

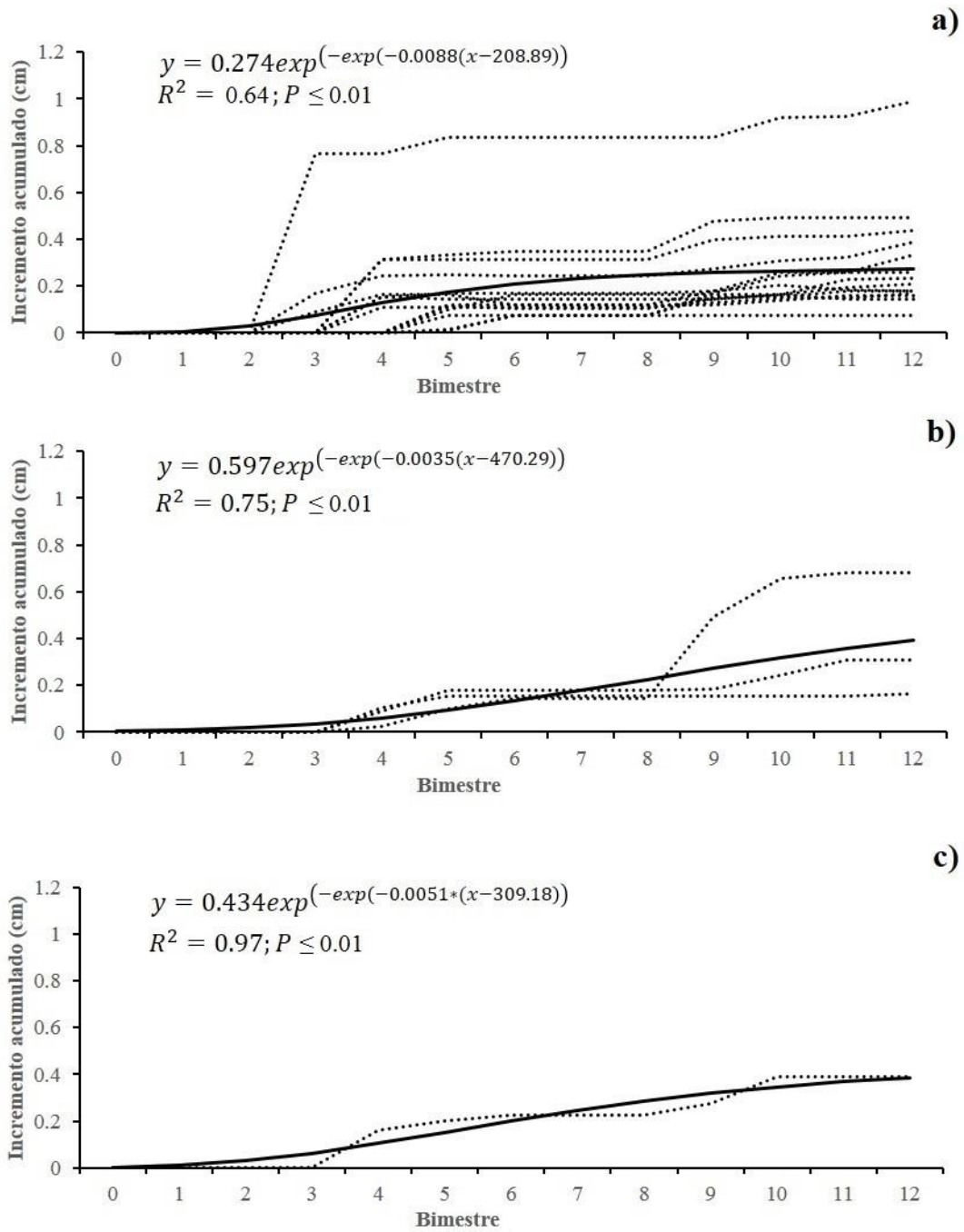


Figura 3.9. Crecimiento acumulado en diámetro de forma de copa: a) 1 (n= 14), b) 2 (n= 3) y c) 3 (n= 1), de *Brosimum alicastrum*. La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).

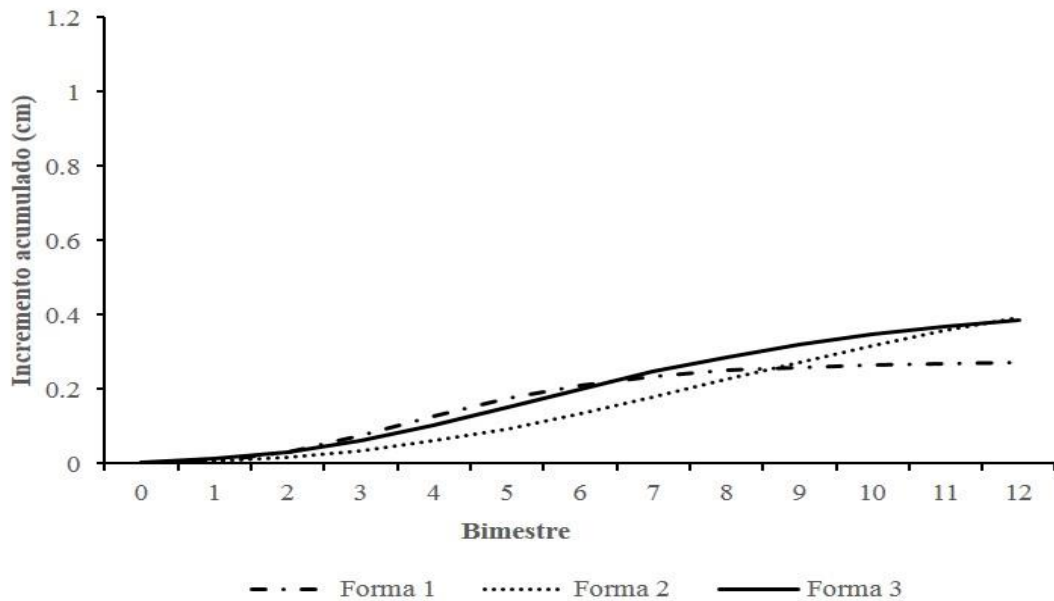


Figura 3.10. Crecimiento promedio acumulado en diámetro por forma de copa de *Brosimum alicastrum*.

Las categorías diamétricas y los bimestres de medición mostraron diferencias significativas ($p < 0.0001$) en la forma de la copa (Cuadro 3.14).

Los valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa fueron estadísticamente similares (Tukey, $p > 0.05$), (Cuadro 3.15).

Cuadro 3.14. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por forma de copa de *Brosimum alicastrum*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Forma de copa	2	0.39	< 0.0001
Bimestres	11	0.35	< 0.0001
Error		0.08	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F = significancia.

Cuadro 3.15. Valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa de *Brosimum alicastrum*.

Categoría	N	Media
2	12	0.17 ^a
1	12	0.18 ^a
3	12	0.21 ^a

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestre.

La categorización de incidencia de luz en la copa para los 18 individuos, nueve tuvieron el mayor crecimiento promedio anual y fueron clasificados con incidencia de luz en la copa 3 (recepción vertical y lateral de luz) (Cuadro 3.16).

El crecimiento acumulado en diámetro de los individuos arbóreos por incidencia de luz en la copa se muestra en la figura 3.11.

Cuadro 3.16. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Brosimum alicastrum* por incidencia de luz en la copa.

Incidencia de luz en la copa	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
3 (expuesta)	9	0.0019	0.2331	0.3345	0.1262
2 (semi-expuesta)	5	0.0166	0.1600	0.3567	0.1169
1 (cubierta)	4	0.0008	0.0910	0.1484	0.0570

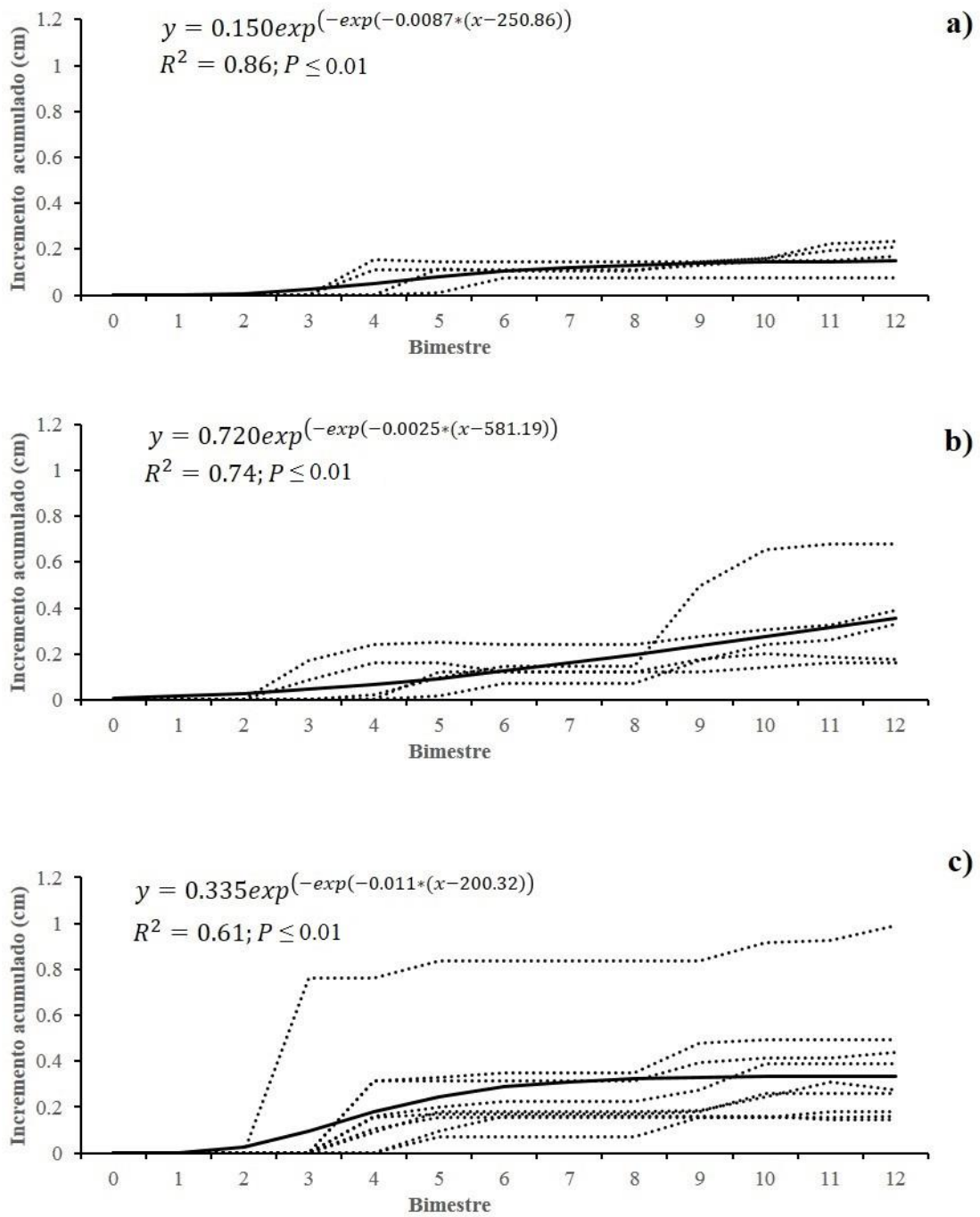


Figura 3.11. Crecimiento acumulado en diámetro de *Brosimum alicastrum* con incidencia de luz en la copa: a) 1 (n= 4); b) 2 (n= 5) y c) 3 (n= 9). La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).

La curva de crecimiento promedio acumulado en diámetro para los árboles clasificados en las tres incidencias de luz en la copa se observa en la figura 3.12.

Los valores del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa en las categorías diamétricas y bimestres de registro fueron significativos ($p < 0.0001$) (Cuadro 3.17).

Los valores medios de crecimiento en diámetro revelaron que la categoría 1 de incidencia de luz en la copa fue significativamente menor (Tukey, $p < 0.05$) a la posición de copa 2 y 3 (Cuadro 3.18).

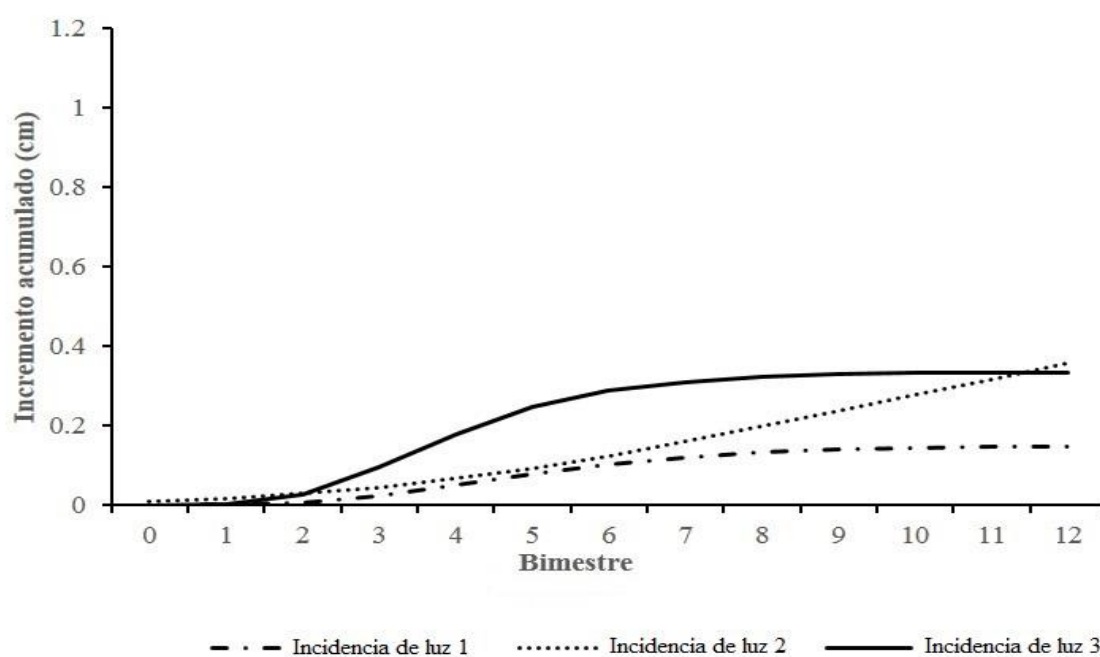


Figura 3.12. Crecimiento promedio acumulado de *Brosimum alicastrum* con incidencia de luz en la copa.

Cuadro 3.17. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de *Brosimum alicastrum*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Incidencia de luz en la copa	2	0.43	< 0.0001
Bimestres	11	0.25	< 0.0001
Error		0.04	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F = significancia.

Cuadro 3.18. Valores medios de crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de *Brosimum alicasttrum*.

Categoría	N	Media
1	12	0.10 ^a
3	12	0.20 ^b
2	12	0.27 ^b

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestre.

La forma e incidencia de luz en la copa se correlacionaron positivamente ($r = 0.99$; $p < 0.0001$), lo que nos indica que la forma estuvo significativamente asociada con la incidencia de luz en la copa.

3.5.3. *Calophyllum brasiliense*

3.5.3.1. Categorías diamétricas

El crecimiento acumulado en diámetro para los 18 árboles de *Calophyllum brasiliense* se muestra en la figura 3.13, donde se observa que el mayor crecimiento lo tuvo la categoría 20 y el menor en la categoría 5, reflejado en la tabla del crecimiento promedio anual donde 0.642 cm corresponde a la cat.20 y 0.247 cm, cat. 5 (Cuadro 3.19).

Cuadro 3.19. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Calophyllum brasiliense* por categoría diamétrica.

Categoría diamétrica	Número de árboles	Crecimiento anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
5	3	0.0481	0.2476	0.4755	0.1520
10	3	0.0359	0.2764	0.4789	0.1671
15	3	0.0840	0.4774	0.8196	0.2705
20	3	0.0952	0.6420	1.2327	0.4150
25	3	0.1006	0.5348	1.0505	0.3368
30	3	0.0796	0.5797	1.1941	0.4021

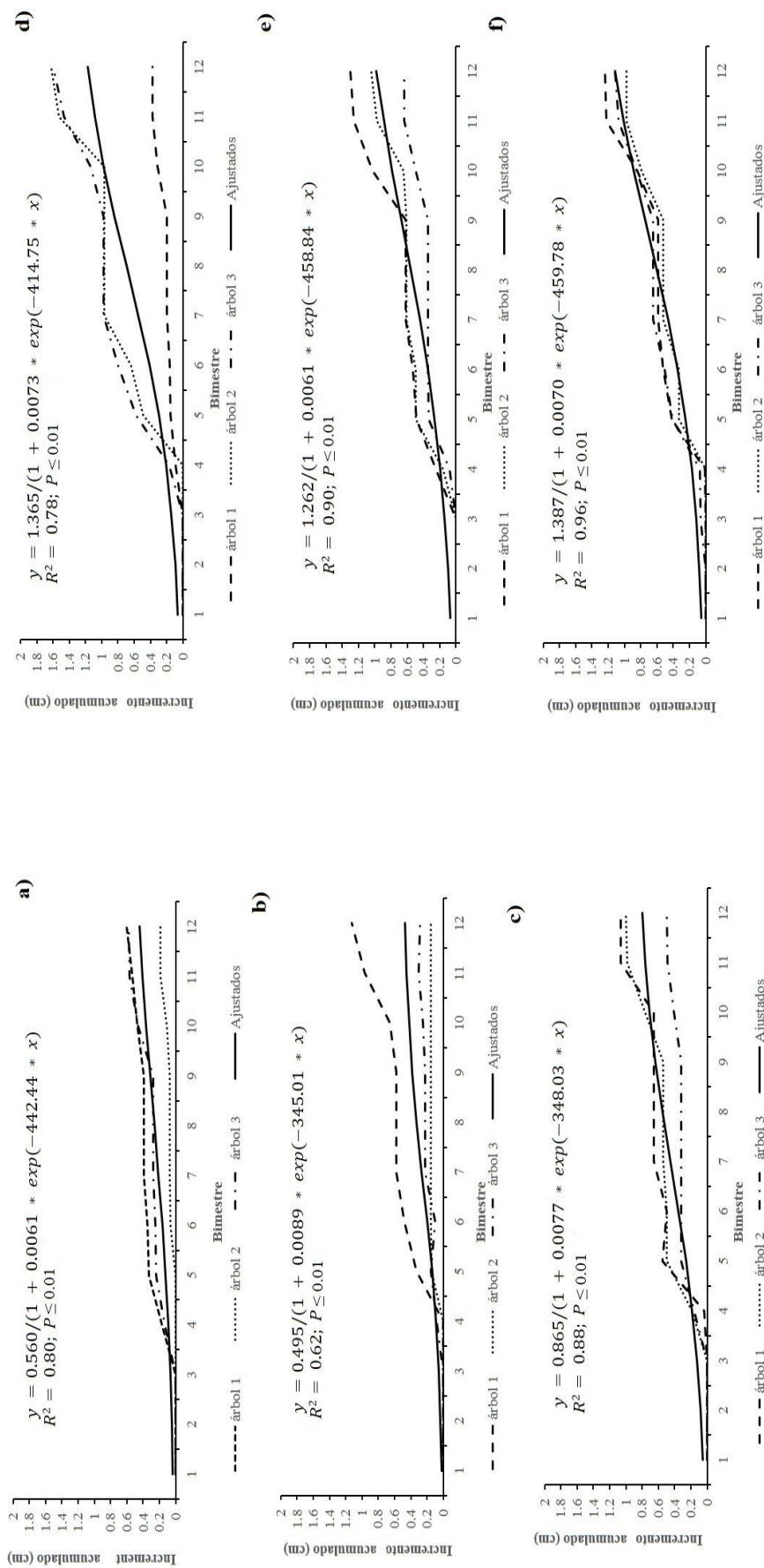


Figura 3.13. Crecimiento acumulado en diámetro de *Calophyllum brasiliense* por categoría diamétrica: a) 5 cm, b) 10 cm, c) 15 cm, d) 20 cm, e) 25 cm y f) 30 cm. La ecuación corresponde a la curva promedio en cada categoría.

Los resultados del análisis de varianza muestran que existen diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre las categorías diamétricas y los bimestres de medición (Cuadro 3.20).

Los valores medios del crecimiento en diámetro para los árboles de las categorías 5, 10 y 15 fueron significativamente iguales (Tukey, $p > 0.05$); de la misma manera las categorías 10, 15 y 25, así como las categorías 15, 25, 30 y 20 (Cuadro 3.21 y Figura 3.14).

Cuadro 3.20. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica registrado durante 12 bimestres de *Calophyllum brasiliense*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Categorías diamétricas	5	0.93	< 0.0001
Bimestres	11	1.75	< 0.0001
Error	210	0.15	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F = significancia.

Cuadro 3.21. Valores medios del crecimiento en diámetro por categoría diamétrica de *Calophyllum brasiliense*.

Categoría	N	Media
5	12	0.25 ^a
10	12	0.27 ^{ab}
15	12	0.47 ^{abc}
25	12	0.53 ^{bc}
30	12	0.57 ^c
20	12	0.63 ^c

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = Bimestres.

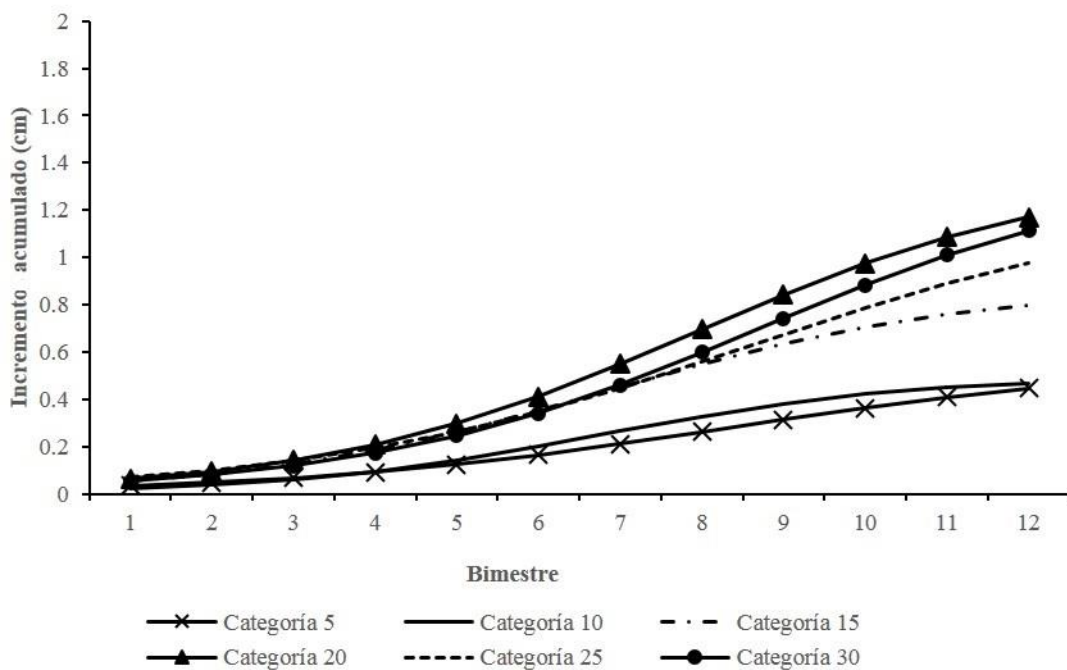


Figura 3.14. Crecimiento acumulado en diámetro de *Calophyllum brasiliense* por categoría diamétrica.

3.5.3.2. Forma e Incidencia de luz en la copa

Los crecimientos diamétricos mínimos, medios y máximos se observan en la cuadro 3.22, mientras que el crecimiento acumulado por forma de copa se muestra en la figura 3.15.

Cuadro 3.22. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de forma de copa de *Calophyllum brasiliense*

Forma de copa	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
3 (buena)	2	0.0669	0.5525	1.0562	0.3679
2 (regular)	6	0.0977	0.6062	1.2427	0.4075
1 (deficiente)	10	0.0618	0.3530	0.6226	0.2053

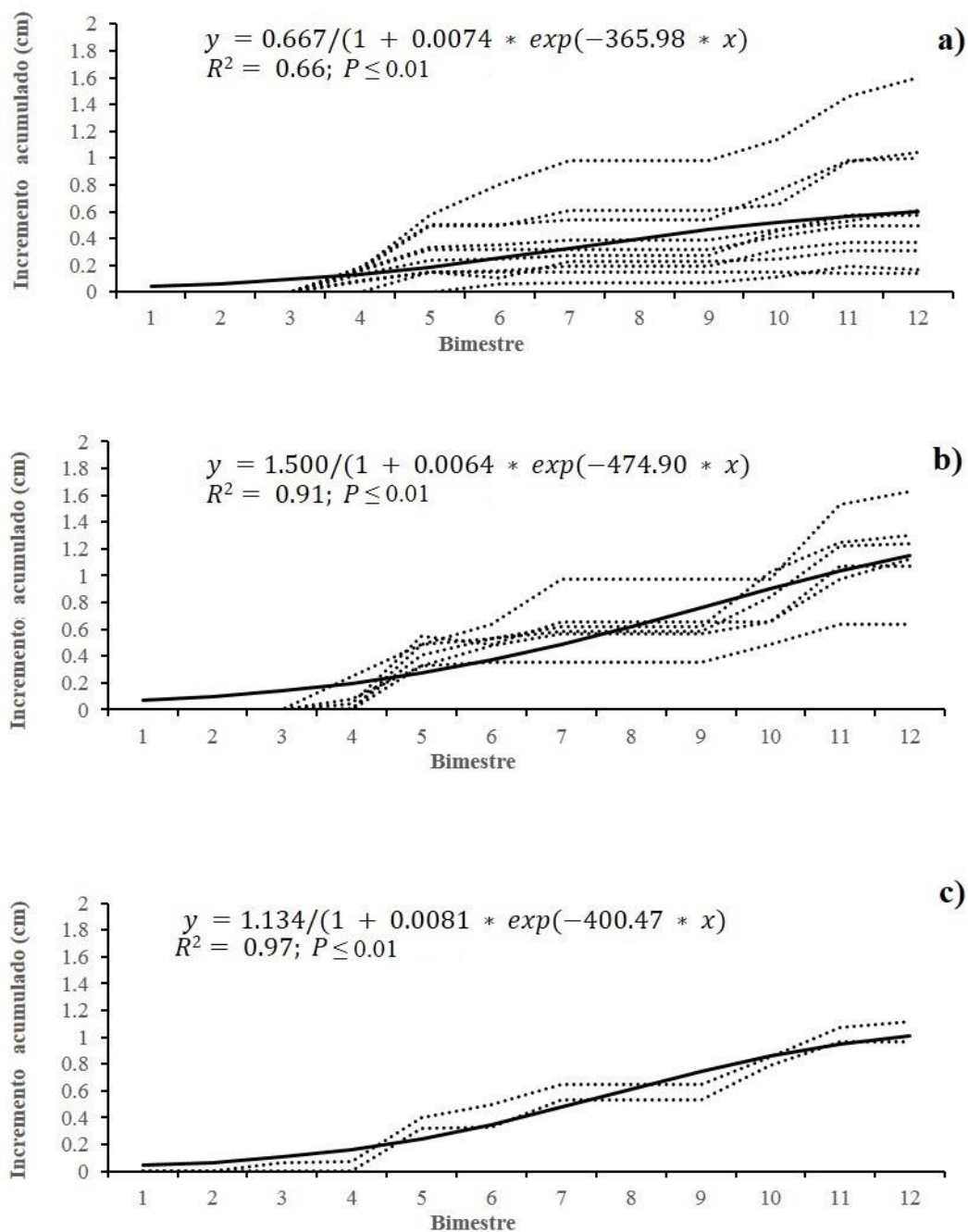


Figura 3.15. Crecimiento acumulado en diámetro de forma de copa: a) 1 (n= 10), b) 2 (n= 6) y c) 3 (n=2) de *Calophyllum brasiliense*. La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).

Las curvas promedio del crecimiento acumulado en diámetro para las tres clasificaciones de forma de copa se observan en la figura 3.16.

Los valores de crecimiento en diámetro tuvieron diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre forma de copa y bimestres de registro de las mediciones (Cuadro 3.23).

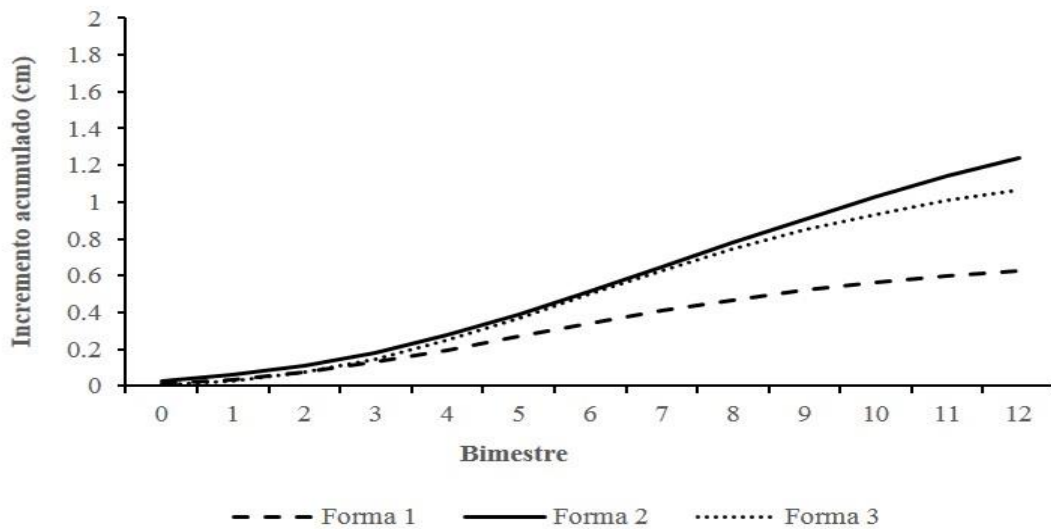


Figura 3.16. Crecimiento promedio acumulado por forma de copa de *Calophyllum brasiliense*.

Cuadro 3.23. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por forma de copa de *Calophyllum brasiliense*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Forma de copa	2	1.52	< 0.0001
Bimestres	11	1.75	< 0.0001
Error	213	0.16	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F = significancia.

Las formas de copa 2 y 3 fueron estadísticamente semejantes en el crecimiento en diámetro (Tukey, $p > 0.05$), mientras que la forma de copa 1 copa fracturada, asimétrica y follaje escaso fue significativamente menor (Tukey, $p < 0.05$) (Cuadro 3.24).

Cuadro 3.24. Valores medios del crecimiento en diámetro por forma de copa de *Calophyllum brasiliense*.

Categoría	N	Media
1	12	0.35 ^a
3	12	0.55 ^b
2	12	0.60 ^b

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestre.

El crecimiento promedio anual en diámetro por i incidencia de luz en la copa fue mayor en una i incidencia de copa semi-expuesta (2), con recepción parcial vertical o lateral de luz que los clasificados como incidencia 1 (Cuadro 3.25).

El crecimiento promedio acumulado en diámetro de los árboles clasificados por incidencia de luz en la copa se muestra en la figura 3.17.

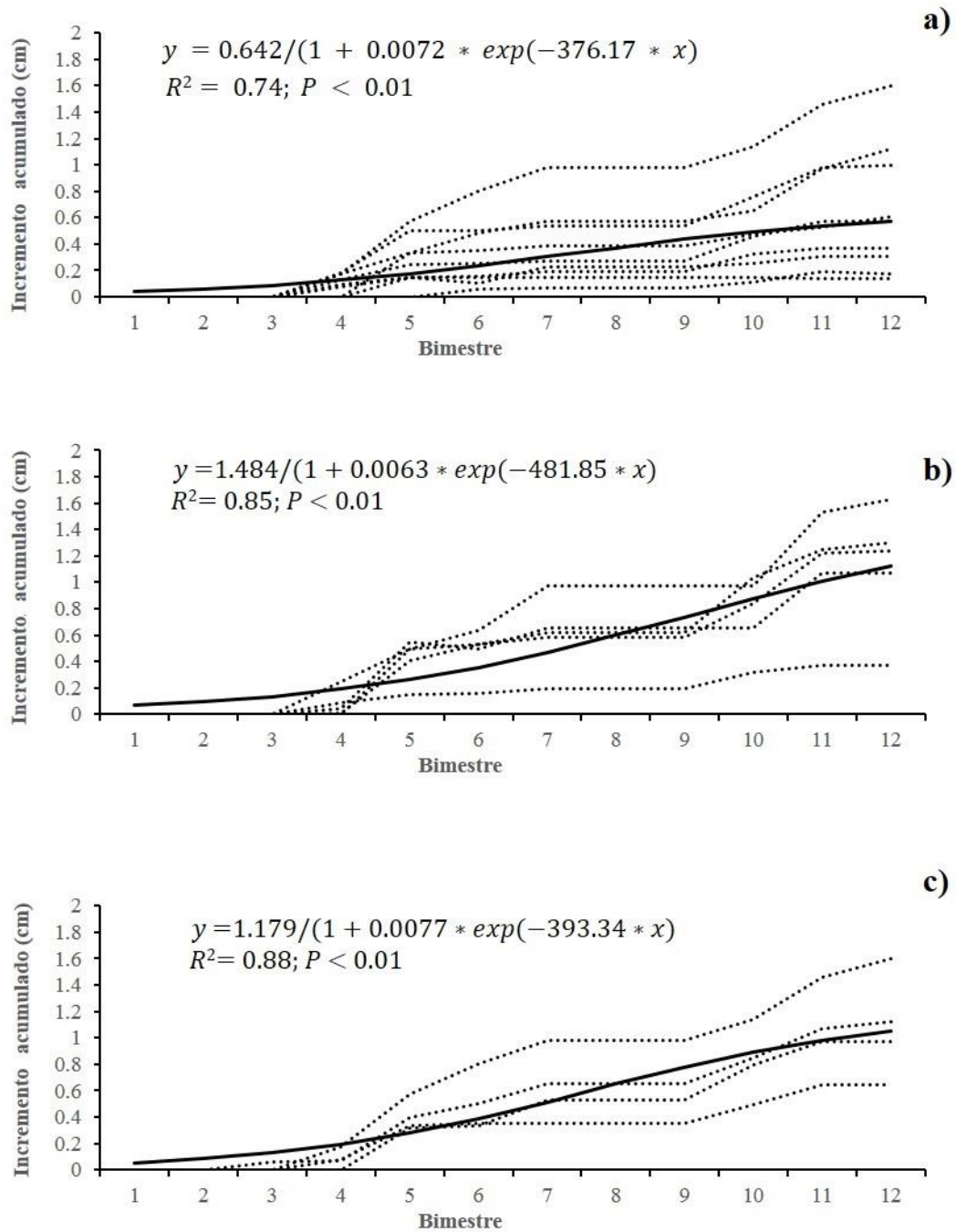


Figura 3.17. Crecimiento acumulado en diámetro de *Calophyllum brasiliense* con incidencia de luz en la copa: a) 2 (n=5), b) y c) 3 (n=4). La ecuación corresponde a la curva promedio (línea continua).

Cuadro 3.25. Crecimiento promedio anual en diámetro mínimo, medio y máximo de *Calophyllum brasiliense* por incidencia de luz en la copa.

Incidencia de luz en la copa	Número de árboles	Crecimiento promedio anual en diámetro (cm año ⁻¹)			Desviación estándar
		Mínimo	Medio	Máximo	
3 (expuesta)	4	0.0835	0.5851	1.0922	0.3717
2 (semi-expuesta)	5	0.0950	0.5889	1.2166	0.3983
1 (cubierta)	9	0.0591	0.3319	0.5933	0.1948

Las curvas promedio del crecimiento acumulado en diámetro para árboles clasificados por incidencia de luz en la copa se observan en la figura 3.18.

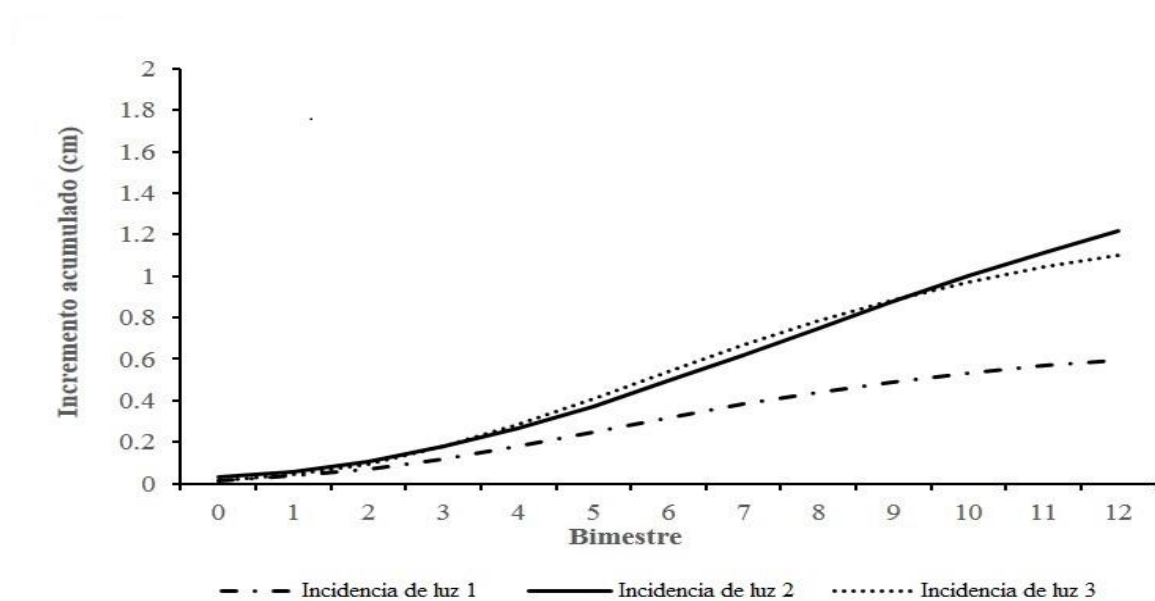


Figura 3.18. Crecimiento promedio acumulado en diámetro de *Calophyllum brasiliense* con incidencia de luz en la copa.

Los valores del crecimiento en diámetro advirtieron que existen diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre incidencia de luz en la copa y bimestres en el registro de los datos (Cuadro 3.26).

La media de crecimiento en diámetro para la incidencia 1 fue significativamente (Tukey, $p < 0.05$) menor a la incidencias de luz en la copa 2 y 3 que fueron significativamente similares (Tukey, $p > 0.05$) (Cuadro 3.27).

La forma e incidencia de luz en la copa se correlacionaron positivamente ($r = 0.99$; $p < 0.0001$), lo que indica una asociación positiva de la posición del dosel en el árbol.

Cuadro 3.26. Análisis de varianza del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de *Calophyllum brasiliense*.

Fuente de variación	g.l.	CM	Pr > F
Incidencia de luz en la copa	2	1.71	< 0.0001
Bimestres	11	1.75	< 0.0001
Error	213	0.16	

g.l. = grados de libertad; CM = cuadrados medios; Pr > F = significancia.

Cuadro 3.27. Valores medios del crecimiento en diámetro por incidencia de luz en la copa de *Calophyllum brasiliense*.

Categoría	N	Media
1	12	0.33 ^a
3	12	0.58 ^b
2	12	0.58 ^b

Valores con letras distintas fueron estadísticamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$); N = bimestre.

3.6. DISCUSIÓN

3.6.1. Categorías diamétricas

El crecimiento promedio anual en diámetro de *Manilkara zapota* fue mayor al observado por Vester y Navarro-Martínez (2007) en diámetros de 10 a 20 cm (0.5 cm año^{-1}) y de 20 a 30 cm (0.3 cm año^{-1}); Vester y Navarro (2007) en diámetros de 10 a 90 cm (0.17 a 0.45 cm año^{-1}), ambos para selvas subperennifolias de Quintana Roo.

El crecimiento en diámetro de *Brosimum alicastrum* fue menor entre 16-32 cm (> 0.5 cm año⁻¹), pero semejantes con los diámetros de 1.0 - 8.0 cm (< 0.1 cm año⁻¹) de lo obtenido por Berg (1972) y Muñoz *et al.* (2011) en selvas de Yucatán. Vester y Navarro-Martínez (2007) registraron crecimientos en diámetros de 10-20 cm (0.6 cm año⁻¹), 20-30 cm (0.4 cm año⁻¹) y > 30 cm (1.0 cm año⁻¹), en selvas subperennifolias de Quintana Roo superiores a los consignados en este estudio. Los árboles con diámetros > 10 cm en condición de plantación, tienen un crecimiento entre 0.3-0.7 cm año⁻¹ en el estado de Veracruz (Cordero y Boshier, 2003). Se evidencia que en plantaciones comerciales de *B. alicastrum* la precipitación es el factor ambiental que más influye en la magnitud y periodicidad del crecimiento en diámetro a diferencia de áreas naturales (Hernández-González *et al.*, 2014). Se tiene semejanza con este estudio en que las categorías mayores (> 30 cm de diámetro) son las que presentan mayor crecimiento en diámetro; esto podría deberse a que es una especie emergente del dosel (domina el estrato superior) (Pennington y Sarukhán, 2005) y tiende a desarrollar su copa para mejorar la recepción de luz, sin embargo son especies que requieren una mayor cantidad de agua en el suelo para su crecimiento en diámetro y altura (Hallé *et al.* 1978 y Hernández-González *et al.*, 2014).

Los valores de *Calophyllum brasiliense* en este estudio estuvieron por arriba a lo observado por (Vester y Navarro, 2007) para selvas del estado de Quintana Roo donde el crecimiento para individuos entre 10 y 50 cm de diámetro fue de 0.23 a 0.47 cm año⁻¹. No obstante, en selvas de Costa Rica los incrementos fueron superiores entre 1.3 a 1.82 cm año⁻¹ (Flores, 2002) y 1.3 a 1.9 cm año⁻¹ (Maráz *et al.*, 1997).

El crecimiento promedio de plantaciones forestales en Costa Rica, fue de 1.5 a 1.8 cm año⁻¹; en Honduras de 1.5 cm año⁻¹ (Cordero y Boshier, 2003) y en Puerto Rico entre 0.56 y 1.38 cm año⁻¹ (Weaver 1990), cifras mayores en comparación con este estudio.

M. zapota, *B. alicastrum* como *C. brasiliense* son especies que forman parte del dosel dominante de selvas subperennifolias, con buen crecimiento en el sotobosque, tolerantes a la sombra, con capacidad de poder adaptarse a diferentes contenidos de humedad e incidencia de luz en la copa (Vester y Navarro, 2007). Las tres especies tuvieron su mejor crecimiento en las categorías diamétricas 20, 25 y 30. No sólo los factores ambientales, como la humedad y la luz solar y la variabilidad genética, son determinantes para las tasas de crecimiento de los árboles (Vester y Navarro-Martínez, 2007), pueden ser también la densidad, la profundidad del suelo, entre otros.

3.6.2. Forma e Incidencia de luz en la copa

Meiners *et al.* (2009), acotaron que *B. alicastrum* puede permanecer por largos periodos de baja luminosidad con crecimiento lento y acelerar su desarrollo cuando se abre un claro con el dosel. De acuerdo con Muñoz *et al.* (2011), Querejeta *et al.* (2006); Vega *et al.* (2010), se trata de una especie con bajas tasas de crecimiento en diámetro y poco desarrollo de copa en áreas naturales, donde el material parental es sedimentario con suelo somero y con poca capacidad de retención de humedad.

Las especies tolerantes a la sombra como resultado de su evolución, tienden a tener copas amplias y menos profundas, árboles con diámetros menores que aún se encuentran en el sotobosque con menos cambios en su copa que aquellos con una copa emergente, por consiguiente las especies con copas emergentes tienden a tener su forma más simétrica (Valladares *et al.*, 2002; Martínez-Sánchez *et al.*, 2008), como se observó en este estudio, donde las formas de copa 2 y 3 tuvieron mayor crecimiento en diámetro en las categorías diamétricas de 20, 25 y 30, para las tres especies.

La luz es el factor principal responsable de la evolución y el mantenimiento de la forma de los árboles individuales y una mayor plasticidad de la copa es una característica importante

para la competencia y la supervivencia en un dosel cerrado (Alves y Santos, 2002; Osada y Takeda, 2003).

3.7. CONCLUSIONES

Los modelos que describen el crecimiento acumulado en función del tiempo para *Manilkara zapota* y *Brosimum alicastrum* es el modelo Gompertz, y para *Calophyllum brasiliense*, el modelo logístico. Existieron diferencias significativas de crecimiento en diámetro para las tres especies y entre forma e incidencia de luz en la copa. Los mayores crecimientos diamétricos anuales para *Manilkara zapota* y *Calophyllum brasiliense* se registraron en individuos de categoría diamétrica 20 (17.6 – 22.5 cm) y con forma de copa regular y con una incidencia de luz en la copa. En el caso de *Brosimum alicastrum* fue para los individuos de categoría diamétrica 30 (27.6 – 32.5 cm), con una forma de copa buena y con una incidencia de luz en la copa expuesta. Las tres especies estudiadas son tolerantes a la sombra y son consideradas de seriales tardíos, especies que pueden ser utilizadas ampliamente en actividades agroforestales y silvopastoriles y en la recuperación de áreas degradadas.

3.8. REFERENCIAS

- Aderaldo B.G.F. 2002. Caracterización de plantas de chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) P. van Royen) de la colección del CATIE, mediante el uso del análisis multivariado. *Revista Brasileña de Fruticultura. Jaboticabal-SP* 24(3): 727-730.
- Alves L.F. y Santos F.A.M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal Tropical Ecology* 18: 245-260.
- Berg C.C. 1972. *Brosimum alicastrum*. *Flora Neotropica*. Monograph 7: 170-171.
- Cattelino P.J., Becher C.A. y Fuller L.G. 1986. Construction and installation of home-made dendrometer bands. *Northern Journal of Applied Forestry* 3: 73-75.
- Corella J.F., Valdez H. J.I., Cetina M.A.V.M, González C.F.V., Trinidad S.A., Aguirre R.J.R. 2001. Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México* 26 (90): 72-102.
- Cordero J. y Boshier D. (eds.) 2003. Árboles de Centroamérica: Un manual para extensionistas. Turrialba, CR, OFI/CATIE. 1079 p.
- Dawkins H. 1958. The management of natural tropical high forest with special referent to Uganda. Institute Paper no. 34 Imperial Forestry Insitute Oxford. 155 p.
- Flores M.E, 2002. *Calophyllum brasiliense* Cambess. En Vozzo, J. A. Ed. Tropical tree seed manual, pp. 353-356. Washington DC: USDA Forest Service, Agriculture Handbook 721.
- Galán L.R., Valdez H.J.I., de los Santos P.M.H., López A. L.J. 2011. Periodicidad del crecimiento en la madera de cuatro especies arbóreas de la costa de Oaxaca. En: Endera

- A.R.A., Mora S.A., Valdez H.J.I. Bosques y árboles del trópico Mexicano: Estructura, crecimiento y usos, pp.37-56. Universidad de Guadalajara.
- García, M.J., González, V.R. y Yaxcal P.E. 2013. Levantamiento y evaluación de la línea base para el monitoreo de los efectos del cambio climático en la fenología reproductiva de especies vegetales de importancia ecológica en la Reserva de Biosfera Maya. Proyecto FD 26-2011. Centro de Estudios Conservacionistas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Guatemala.
- García-Zebadúa J.C., Reyes-Chilpa R., Huerta-Reyes M., Castillo-Arellano J.I., Santillán-Hernández S., Vázquez-Astudillo B., Mendoza-Espinoza J.A. 2014. El árbol tropical *Calophyllum Brasiliense*: una revisión botánica, química y farmacológica. *Vitae* 21(2): 126-145.
- Hallé, F. 2010. Arquitectura de los árboles. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45(3-4): 405-418.
- Hernández-González O., Vergara-Yoisura S. y Larqué-Saavedra A. 2014. Primeras etapas de crecimiento de *Brosimum alicastrum* Sw. en Yucatán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 6 (27): 38-48.
- Interian-Ku V.M., Vaquera-Huerta H., Valdez-Hernández J.I., García-Moya E., Romero-Manzanares A., Borja-de la Rosa M.A. 2014. Influencia de factores morfológicos y ambientales sobre el crecimiento en diámetro de *Caesalpinia gaumeri* Greenm en un bosque tropical caducifolio, en México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20 (3): 255-270.

- Kiviste A., González A. G.J., Alboreca R.A. y González R. D.A. 2002. Funciones de crecimiento de aplicación en el ámbito forestal. Ministerio de Ciencia y Tecnología. Madrid, España.
- Klepac D. 1983. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. 2da edición. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- López-Ayala L.J., Valdez H.J.I., Terrazas T., Valdez L.R.J., 2006. Crecimiento en diámetro de especies arbóreas en una selva mediana subcaducifolia en Colima, México. *Agrociencia* 40 (001): 139-147.
- Makocki M., Valdez H.J.I., y García M.E. 2012. Crecimiento de tres especies arbóreas en una selva mediana subcaducifolia de Nayarit. Recursos Forestales en el Occidente de México. En: Salcedo P. E., Hernández A. E., Vázquez G.J.A., Escoto G.T., Díaz E.N. Recursos Forestales en el Occidente de México. Serie Fronteras de Biodiversidad: Biodiversidad, manejo, producción, aprovechamiento y conservación. Tomo 1. pp.182-206. Universidad de Guadalajara.
- Manzano-Méndez. F., Valdez-Hernández J.I., López-López M.A., Vaquera-Huerta H. 2010. Crecimiento en diámetro de *Zanthoxylum kellermanii* P. Wilson en una selva perennifolia del norte de Oaxaca, México. *Madera y Bosques* 16(2): 19-33.
- Maráz L., Oppawsky T., Oppelt A., Pickl S., Schmid J. y Stein R. 1997. Descripción de siete especies forestales nativas del bosque húmedo tropical en el Sur de Costa Rica. Eschborn. 86 p.
- Martínez M. 1937. Guía para el curso de botánica. Ediciones Botas. México, D.F. 227 p.

- Martínez-Garza C. y Howe F.H. 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 86: 1-10.
- Martínez-Sánchez J.L., Meave J.A. y Bongers F. 2008. Light-related variation in sapling architecture of three shade-tolerant tree species of the Mexican rain Forest. *Revista Chilena de Historia Nacional* 81: 361-371.
- Meiners, M.C, Sánchez G.C. y De Blois S. 2009. El ramón: Fruto de nuestra cultura y raíz para la conservación. Comisión Nacional de Biodiversidad. *Biodiversitas*. 87: 7-10.
- Mora M.E., Ramírez A.H., Torres L.A. 2009. Análisis de las tasas de crecimiento diametral por grupos funcionales de especies arbóreas en un bosque tropical semi-decídúo de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 53(1): 23-31.
- Muñoz F.H.J., Sáenz R.J.T. and Rueda S.A. 2011. Especies Promisorias de Clima Tropical para Plantaciones Forestales Comerciales en Michoacán. Libro Técnico Núm. 11. SAGARPA-INIFAP-CIRPAC-Campo Experimental Uruapan. Uruapan, Michoacán, México. 202 p.
- Orantes G.C., Caballero R.A. y Velázquez M.A.M. 2012. Aprovechamiento del árbol nativo *Brosimum alicastrum* Swartz (Moraceae) en la Selva Zoque Chiapas, México. *Lacandonia* 6(1): 71-82.
- Osada N. y Takeda H. 2003. Branch Architecture, Light Interception and Crown Development in Saplings of a Plagiotropically Branching Tropical Tree, *Polyalthia jenkinsii* (Annonaceae). *Annals of Botany* 91: 55-63.
- Pennington T. y Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM, FCE. México.

- Peters M.C. y Pardo-Tejeda E. 1982. *Brosimum alicastrum* (Moraceae): uses and potential in Mexico. *Economic Botany* 36(2): 166-175.
- Querejeta J.I., Estrada-Medina H., Allen M.F., Jiménez-Osornio J. J., Ruenes R. 2006. Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in a dry tropical climate. *Plant Soil* 287: 187–197.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- StataCorp. 2001. Stata Statistical Software: Release 7.0. College Station, TX; Stata Corporation.
- Valladares F., Skillman J.B. y Pearcy R.W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89: 1275-1284.
- Vester H.F.M. y Navarro M.A. 2007. Fichas ecológicas, árboles maderables de Quintana Roo. Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica, CONACYT-Gobierno del estado de Quintana Roo. 137 p.
- Vester H.F.M. y Navarro-Martínez M.A., 2007. Aspectos ecológicos en el manejo comunitario de bosques tropicales en Quintana Roo, México. En Bray D., Merino L. y Barry D. Los bosques comunitarios de México, manejo sustentable de paisajes forestales. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura, Instituto de Geografía (UNAM) y Florida Internacional Institute. 443 p.
- Vega L.A., Valdez H.J.I. y Cetina A.V.M. 2003. Zonas ecológicas de *Brosimum alicastrum* Sw. en la costa del Pacífico mexicano. *Madera y Bosques* 9(1): 27-53.

Weaver P.L. 1990. *Calophyllum calaba* L. En: María, Santa Maria. En: Burns, R.M., Honkala, B.H., Eds. *Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agric. Handb.*, pp. 172-178, Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.

DISCUSIÓN GENERAL

El estudio de la caracterización de la vegetación, incluyó la composición, estructura y riqueza de las especies arbórea en relieves de la costa de Oaxaca: planicie (0-13 msnm), premontaña (690-726 m snm) y montaña baja (810-846 m snm).

La composición de especies en los relieves de planicie y montaña baja, estuvo comprendida principalmente por la familia Fabaceae, confirmando que es la familia con mayor representatividad en número de especies arbóreas del estado de Oaxaca (56.5%), en comparación con el resto del país (43.5%) (Sousa *et al.*, 2004).

La estratificación vertical en planicie y premontaña tuvo la mayor concentración de árboles en el estrato superior (> 6.5 m) con la presencia de dos estratos verticales; para planicie esta condición podría deberse a permanecer inundada gran parte del año, lo que afecta la supervivencia de los individuos con alturas menores (Chuyong *et al.*, 2011) sin embargo, *B. integerrima* se ve favorecida por su buena repoblación por rebrotes (Gallardo *et al.*, 2005).

En los tres relieves, los fustales se agruparon en la categoría diamétrica 10, lo que sugiere una distribución de J invertida, esta concentración de individuos con categorías pequeñas, indica la existencia de condiciones que estimulan el establecimiento de la repoblación (Martínez, 1994; López-Toledo *et al.*, 2012; Carreón-Santos y Valdez-Hernández, 2014). En planicie esta condición es favorecida por la policaulescencia que presenta *B. integerrima* que da una alta frecuencia de repoblación (Gallardo *et al.*, 2005); en premontaña y montaña baja a la existencia de rutas de repoblación (Martínez, 1994) como la apertura de claros en premontaña por la caída de ramas de *Attalea cohune* Mart., y para montaña baja por actividades de control de malezas del sistema agroforestal.

Las especies con mayor IVI e IVF de Ft, Lt y Br en planicie fueron: *B. integerrima*; *Pithecellobium dulce* y *Nectandra ambigens*, considerando a este relieve como una vegetación de Canacoital (Pennington y Sarukhán, 2005). A diferencia de premontaña donde *Faramea occidentalis*, *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*; *Guarea glabra* y *Diospyros* sp, son especies que coinciden con selvas medianas subperennifolias (Godínez-Ibarra & López-Mata 2002; López-Pérez *et al.*, 2014; Soto-Pinto *et al.*, 2001).

Las especies en montaña baja con mayor IVI e IVF de Ft, Lt y Br fueron *Swartzia cubensis*, *Nectandra globosa* y *Guarea glabra*, especies que forman parte de las selvas medianas subperennifolias (Pennington y Sarukhán, 2005); sin embargo, *Cecropia obtusifolia*, *Dendropanax arboreus* y *Cupania dentata*, son especies seriales iniciales, indicadoras de cambios estructurales (Niembro, Vazquez y Sánchez, 2010; Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003), como los que presenta montaña baja por estar mezclada con un sistema agroforestal (SAF) rusticano de café (*Coffea canephora* Pierre).

Los más altos valores de riqueza y diversidad de especies para los tres tamaños, se encontraron en montaña baja donde la altitud fue mayor entre planicie y premontaña; Condit *et al.*, 2002 y Valencia *et al.*, 2004 indican que la riqueza de especies arbóreas aumenta de las altitudes menores hacia las mayores. Sin embargo, es importante considerar que algunos sistemas agroforestales rusticanos de café, pueden resultar menos diversos y menos estables en los valores de importancia de sus componentes (Villavicencio-Enríquez y Valdez-Hernández, 2003).

Considerando que *Manilkara zapota* y *Brosimum alicastrum* tuvieron altos valores en el IVI e IVF y *Calophyllum basiliense* como especies en estatus de amenazada, se describió su arquitectura arbórea y se estimaron las tasas de incremento anual en diámetro.

El modelo arquitectónico de cada una de las tres especies arbóreas fue el mismo para brinzales, latizales y fustales, por lo consiguiente *M. zapota* presentó el modelo Aubreville, *B. alicastrum* el Troll y *C. brasiliense* el Attims (Hallé *et al.*, 1978; Tomlinson, 1983; Vester, 2002; Hallé, 2010).

Los modelos arquitectónicos de las especies arbóreas se basan sobre la expresión morfológica del crecimiento. Sin embargo, puede haber diferencias cuantitativas y de desarrollo (Boojh y Ramakrishnan, 1982), producto de la diversidad de condiciones de luz generadas por la dinámica del dosel (Fisher y Honda, 1977; Borchert y Tomlinson, 1984); teniendo la capacidad de modificar su arquitectura según la disponibilidad de ésta y tener un mayor grado de plasticidad en su morfología, relacionada con la tolerancia a la sombra (Goulet *et al.*, 2000; Aiba 2008). Tal es el caso de especies seriales como las estudiadas, en donde los individuos desarrollan estrategias para ampliar la copa en posición horizontal y mejorar la captura de luz (Iida *et al.*, 2011).

Sin embargo no solo la intercepción de luz es la limitante, sino también la existencia de otros factores como el ramoneo (Archibald y Bond, 2003), el fuego (Caraglio *et al.*, 2007), las condiciones y el manejo del sitio (Arias, 2005); que afectan el crecimiento vertical u horizontal cambiando la arquitectura del árbol.

M. zapota, *B. alicastrum* como *C. brasiliense* son especies que forman parte del dosel dominante de selvas subperennifolias, con buen crecimiento en el sotobosque, tolerantes a la sombra (Millet *et al.*, 1998 y Meiners *et al.*, 2009), con capacidad de poder adaptarse a diferentes contenidos de humedad e incidencia de luz en la copa (Vester y Navarro, 2007).

Así mismo el mejor crecimiento fue en las categorías diamétricas 20 y 25 para *M. zapota*, y *C. brasiliense*; las categorías intermedias destinan los recursos para su crecimiento en diámetro (Klepac, 1983), sin embargo, para *B. alicastrum* el mayor incremento se presentó en

la categoría diamétrica 30; Meiners *et al.* (2009), acotaron que *B. alicastrum* puede permanecer por largos periodos de baja luminosidad con crecimiento lento y acelerar su desarrollo cuando se abre un claro con el dosel o alcanzar el estrato superior con el desarrollo de copa para mejorar la recepción de luz (Hallé *et al.* 1978 y Hernández-González *et al.*, 2014).

Las formas de copa 2 y 3 tuvieron mayor crecimiento en diámetro en las categorías diamétricas de 20, 25 y 30, para las tres especies, esto podría deberse a que las especies tolerantes a la sombra tienden a tener copas amplias y menos profundas, por consiguiente las especies con copas emergentes tienden a tener su forma más simétrica (Valladares *et al.*, 2002; Martínez-Sánchez *et al.*, 2008).

No sólo los factores ambientales, como la humedad y la luz solar y la variabilidad genética, son determinantes para las tasas de crecimiento de los árboles (Vester y Navarro-Martínez, 2007), pueden ser también la densidad, la profundidad del suelo, podas naturales, plagas y enfermedades, incendios, entre otros.

CONCLUSIONES GENERALES

Las especies arbóreas con los más altos valores de importancia fueron diferentes en planicie y montaña baja, al igual que en sus tres tamaños; la excepción fue en el relieve premontaña, donde *F. occidentalis* fue la especie más importante en los tres tamaños. La riqueza y diversidad de especies arbóreas fue diferente para cada tamaño, a excepción de latizales, que fue igual entre planicie, premontaña y montaña baja. Brinzales obtuvo los más altos valores de riqueza y diversidad en los tres relieves, montaña baja fue el relieve que presentó los más altos valores de riqueza y diversidad en los tres tamaños.

Las especies entre las cinco con mayor valor de importancia (IVI) en premontaña fueron *Manikara zapota* y *Brosimum alicastrum*, a diferencia de *Calophyllum brasiliense* que fue considerada por estar en estatus de protección. Las tres especies tuvieron un modelo arquitectónico diferente, donde: *M. zapota* predominó modelo Aubréville, *B. alicastrum* modelo Troll y *C. brasiliense* modelo Attim. El modelo prevaleció para las tres clases de tamaño. Hubo diferencias significativas para los atributos dasométricos. El modelo Gompertz fue el apropiado en la descripción en diámetro en función del tiempo, para describir su crecimiento en diámetro en función del tiempo fue el modelo Gompertz para *M. zapota* y *B. alicastrum* y para *Calophyllum brasiliense* el modelo logístico, presentando diferencias significativas de crecimiento en diámetro para las tres especies, así como entre forma e incidencia de luz en la copa. Los mayores crecimientos diamétricos anuales para *M. zapota* y *C. brasiliense* se registraron en individuos de categoría diamétrica 20, con forma de copa regular y con una incidencia de luz en la copa semi-expuesta; para *B. alicastrum* fue la categoría diamétrica de 30 con una forma de copa buena y con una incidencia de luz en la copa expuesta.

REFERENCIAS

- Aiba M. y Nakashizuka T. 2008. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology* 1-9.
- Archibald S. y Bond J. W. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102: 3–14.
- Arias D. 2005. Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. Kurú: *Revista forestal (Costa Rica)* 2(5).
- Barnes B.V., Zak D.R., Denton S.R., Spurr S.H. 1998. Forest Ecology. 4th edition. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Boojh R. y Ramakrishnan S.P. 1982. Growth and Architecture of two Altitudinal Populations of *Schíma wallichii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B* 48. 4: 534-545.
- Borchert R. y Tomlinson B.P. 1984. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *American Journal Botanic* 71(7): 958-969.
- Brewer, S. W., Rejmánek, M., Webb, M.A., & Fine, P. V. A. (2003). Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography*, 30, 1669-1688. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/3554529.pdf>
- Caraglio Y., Pimont F. y Rigolot E. 2007. *Pinus halepensis* Mill. architectural analyst is for fuel modelling. En Leone V., Lovreglio R. Eds. Proceedings of the international workshop MEDPINE 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems, pp. 43-59. Serie A. Séminaires Méditerranéens 75.

- Carreón-Santos R.J. y Valdez-Hernández J.I. 2014. Estructura y diversidad de vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20(1): 119-130.
- Chuyong G.B., Kenfack D., Harms K.E., Thomas D.W., Condit R., Comita L.S. 2011. Habitat specificity and diversity of tree species in an African wet tropical forest. *Plant Ecology* 212: 1363-1374.
- Colin, A. P. & Proctor, J. (1997). Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: Soils, forest structure and floristics. *Journal of Tropical Ecology*, 13(2), 221-241. doi:10.1017/S0266467400010427
- Condit R., Pitman N., Leigh G.E. Jr., Chave J., Terborgh J., Foster B.R., Nuñez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau C.H., Losos E., Hubbell P.S. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Dzib-Castillo B., Chanatásig-Vaca C., González-Valdivia N. 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 167-178.
- Fisher B.J y Honda H. 1977. Computer Simulation of Branching Pattern and Geometry in Terminalia (Combretaceae), a Tropical Tree. *Botanical Gazette* 138(4): 377-384.
- Francis J.K. 2004. Wildland shrubs of the United States and its Territories: thamnic descriptions: volume 1. Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-26. San Juan, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, and Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.

- Gallardo, C.A.J., Meave, J.A., Pérez, G.A.E. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 19-35.
- Godínez-Ibarra O. y López-Mata. L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de la selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional autónoma de México. *Serie Botánica* 73(2): 283-314.
- Goulet J., Messier C. and Nikinmaa E. 2000. Effect of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. *Canadian Journal Botanical* 78: 077–1085.
- Gutiérrez B.C., Zamora-Crescencio P., Puc-Garrido E.C. 2013. Estructura y composición florística de la selva mediana subperennifolia de Hampolol, Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 15(1): 1-8.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. y Tomlison P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York.
- Hernández-González O., Vergara-Yoisura S. y Larqué-Saavedra A. 2014. Primeras etapas de crecimiento de *Brosimum alicastrum* Sw. en Yucatán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 6 (27): 38-48.
- Iida Y., Kohyama S.T., Takuya K., Rahman K.A., Poorter L., Sterck F. and Potts D. M. 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* 25: 1260–1268.
- Klepac D. 1983. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. 2da edición. Universidad Autónoma Chapingo, México.

- Jiménez O.J., Durán G.R., Dupuy R.J.M., González-Iturbe J.A. 2010. En: Durán R. y Méndez M. Eds. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. <cicy.mx/sitios/biodiversidad> (consultado 01 10 2014).
- López-Pérez D., Castillo-Acosta O., Zavala-Cruz J., Hernández-Trejo H. 2014. Estructura y composición florística de la vegetación secundaria en tres regiones de la sierra norte de Chiapas, México. *Polibotánica* 37: 1-23.
- López-Toledo J.F., Valdez-Hernández J.I., Pérez-Farrera M.A., Cetina-Alcalá V.M. 2012. Composición y estructura arbórea de un bosque tropical estacionalmente seco en la reserva de la biósfera la Sepultura, Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(12): 43-56.
- Lovett C.J. 1999. Tanzanian forest tree plot diversity and elevation. *Journal of Tropical Ecology* 15: 689-694.
- Martínez-Sánchez J.L., Meave J.A. y Bongers F. 2008. Light-related variation in sapling architecture of three shade-tolerant tree species of the Mexican rain Forest. *Revista Chilena de Historia Nacional* 81: 361-371.
- Martínez R.M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Mendoza H., Ramírez B., Jiménez L.C. 2004. Rubiaceae de Colombia. Guía ilustrada de géneros. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Millet J., Bouchard A. y Édelin C. 1998. Plant succession and tree architecture, and attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta Biotheoretica*. 46: 1-22.

- Meiners, M.C, Sánchez G.C. y De Blois S. 2009. El ramón: Fruto de nuestra cultura y raíz para la conservación. Comisión Nacional de Biodiversidad. *Biodiversitas*. 87: 7-10.
- Niembro R. A., Vázquez T. M. & Sánchez S. O. 2010. Árboles de Veracruz, 100 especies para la reforestación estratégica. Secretaría de Educación del Estado de Veracruz. Obtenido de: http://www.sev.gob.mx/servicios/publicaciones/colec_veracruzsigloXXI/ArbolesVeracruz100especies.pdf
- Pennington T. y Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM, FCE. México.
- Robinson F.D. 1996. A symbolic framework for the description of tree architecture models. *Botanical Journal of Linnean Society* 121(3): 243-261.
- Sánchez S.O., Islebe A.G., Valdez-Hernández M. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9(2): 17-26.
- Scatena, F. N. & Lugo E. A. (1995). Geomorphology, disturbance and the soil and vegetation of two subtropical wet steep land watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology*, 13, 199-213. Obtenido de: http://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/geomorphology_scatena_lugo.pdf
- Secretaría del medio ambiente y recursos naturales (SEMARNAT). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. México.

- Soto-Pinto L., Romero-Alvarado Y., Caballero-Nieto J., Segura G. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee plantations in Northern Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 49(3-4): 977-987.
- Sousa S.M., Medina R., Andrade M.G., Rico A.M.L. 2004. Leguminosas. En García M.J. A., Ordoñez J. y Briones M.S. Eds. Biodiversidad de Oaxaca, pp. 249-260, Instituto de Biología UNAM, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México, D. F.
- Tomlinson B.P. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Reviews Ecology System* 18: 1-21.
- Valencia R., Villa G., Muller-Landau C.H., Losos E., Hubbell P.S. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Valladares F., Skillman J.B. y Pearcy R.W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89: 1275-1284.
- Vázquez-Negrín, I., Castillo-Acosta O., Valdez-Hernández J.I., Zavala-Cruz J. y Martínez-Sánchez J.L. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroe Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica* 32: 41-61.
- Vester H.F.M. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 45-57.
- Vester H.F.M. y Navarro-Martínez M.A., 2007. Aspectos ecológicos en el manejo comunitario de bosques tropicales en Quintana Roo, México. En Bray D., Merino L. y Barry D. Los bosques comunitarios de México, manejo sustentable de paisajes forestales. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de

Ecología, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura, Instituto de Geografía (UNAM) y Florida Internacional Institute. 443 p

Villavicencio-Enríquez, L. & Valdez-Hernández, J. I. (2003). Análisis de la estructura del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz; México. *Agrociencia*, 37, 413-423. Obtenido de <http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2003/jul-ago/art-10.pdf>