

MODELO CUANTITATIVO DE LA ARQUITECTURA ARBÓREA, EN
***Anacardium excelsum*, EN QUIMBAYA, QUINDÍO, COLOMBIA.**

JORGE LUIS ALEGRÍA



UNIVERSIDAD DEL VALLE
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA
SANTIAGO DE CALI

2012

MODELO CUANTITATIVO DE LA ARQUITECTURA ARBÓREA, EN
***Anacardium excelsum*, EN QUIMBAYA, QUINDÍO, COLOMBIA.**

JORGE LUIS ALEGRÍA

UNIVERSIDAD DEL VALLE
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA
SANTIAGO DE CALI

2012

MODELO CUANTITATIVO DE LA ARQUITECTURA ARBÓREA, EN
***Anacardium excelsum*, EN QUIMBAYA, QUINDÍO, COLOMBIA.**

JORGE LUIS ALEGRÍA

Trabajo de Grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo

Director

HEIBER CÁRDENAS HENAO

Biólogo, M. Sc.

Codirector

CARLOS ALBERTO AGUDELO HENAO

Botánico, Ph. D.

JANETH VIVIANA PÉREZ ARTEAGA

Bióloga, Bc. Sc

UNIVERSIDAD DEL VALLE

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA

SANTIAGO DE CALI

2012

UNIVERSIDAD DEL VALLE

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA

JORGE LUIS ALEGRÍA, 1977

MODELO CUANTITATIVO DE LA ARQUITECTURA ARBÓREA, EN

***Anacardium excelsum*, EN QUIMBAYA, QUINDÍO, COLOMBIA.**

MATERIAS O TEMAS: genética cuantitativa, botánica, arquitectura arbórea.

Nota de Aprobación

El trabajo de grado titulado “Modelo cuantitativo de la arquitectura arbórea, en *Anacardium excelsum* , en Quimbaya, Quindío, Colombia”, presentado por la estudiante JORGE LUIS ALEGRÍA, para optar por el título de Biólogo, fue revisado por el jurado y calificado como:

Aprobado



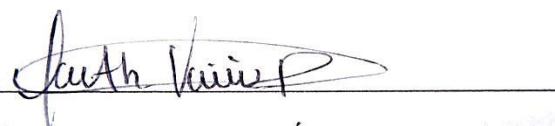
HEIBER CÁRDENAS HENAO

Director



CARLOS ALBERTO AGUDELO HENAO

Codirector



JANETH VIVIANA PÉREZ ARTEAGA

Codirector



Jurado

DEDICATORIA

A Dios, por mi vida.

A mi madre, Herly Alegría, por ese inmenso amor que alcanzaba a tocarme aun estando tan

lejos, por la espera.

A mi hermanito Edwin Andrés Arboleda Alegría, el mejor de los regalos que Dios me ha

dado, mi motivo adicional para hacer las cosas bien.

A mi Esposa Janeth Viviana Pérez Arteaga, a quien le debo mi nuevo ser, por ser mi luz en

la oscuridad, por colmarme de su amor y paciencia, y por ser de quien aprendo día a día

AGRADECIMIENTOS

Al finalizar este trabajo cuya realización se extendió por tres años desde su construcción ideológica, proposición y ejecución hasta su culminación, agradezco a la Universidad del Valle, a la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas y en especial al Departamento de Biología, a la Universidad del Quindío, y su Departamento de Biología, a la fundación Idea Wild y a la Fundación Reserva Natural Montaña el Ocaso.

De manera individual quiero agradecer muy especialmente a las siguientes personas:

Al Doctor Heiber Cárdenas Henao, quien me brindó su apoyo incondicional, consejos y críticas constructivas y por sus correcciones al texto, que el encuentre aquí la expresión de mi reconocimiento, gratitud y respeto. A los profesores Carlos Humberto Agudelo Henao, German Darío Gómez Marín, Rocío García, Andrés Ortega, Humberto Álvarez, Rodrigo Botina, Nicole Ehrenfeld e Irene Titchener por su amistad apoyo y consejo que mantuvieron mi entusiasmo en esta empresa.

A los funcionarios de la Universidad del Valle que se distinguieron por su apoyo incondicional: Jenny Gerena y Melquisedec Ararat (OITEL), Dagoberto Quintana Plaza (Control interno), Fernando Castro (Vicerrector de Bienestar Universitario), Jenny Mórea (Trabajador Social Bienestar Universitario).

A los compañeros y estudiantes que apoyaron el proyecto y aportaron con sus conocimientos, amistad y fraternidad: Jhon Alex Cruz Salazar (Ingeniería Mecánica), Julián

Andrés Cantillo Bolaños (Ingeniería en Sistemas), Oscar Shaitan Tigreros (Ingeniería Electrónica) que aquí vean reflejada mi gratitud por su paciencia, honestidad y apoyo.

A las personas Matilde de Pérez, Janeth Arteaga Vinasco, quienes apoyaron incondicionalmente y fueron en algún momento pieza clave en la culminación del proyecto.

A mi madre Herly Alegría, por permitirme la vida, lo valioso de su consejo, amor y paciencia.

A mi amada esposa Janeth Viviana Pérez Arteaga, le agradezco desde cada fibra en mi corazón, ella me animó con amor y cariño en todo momento, me brindó todo su apoyo y corrigió cada párrafo de este texto.

TABLA DE CONTENIDO

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN	2
3. MARCO TEÓRICO	5
4. OBJETIVOS.....	8
4.1. Objetivo General.....	8
4.2. Objetivos Específicos	8
5. HIPÓTESIS	8
6. MATERIALES Y MÉTODOS	9
6.1. Área de estudio	9
6.2. Fase de campo y caracterización del objeto de estudio	10
6.3. Descripción de la especie	11
6.4. Análisis de Datos	12
6.5. Modelado Arquitectural.....	14
7. RESULTADOS	15
7.1. Asociación de variables	15
7.2. Semejanza genética entre árboles o Varianza fenotípica.....	18
7.3. Modelo Arquitectural	20
8. DISCUSIÓN.....	24
9. CONCLUSIONES	30
10. LITERATURA CITADA	32
11. ANEXO	39

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Ubicación geográfica, de la zona de estudio, Reserva Natural Montaña El Ocaso.	9
FIGURA 2. Especie estudiada <i>Anacardium excelsum</i>	12
FIGURA 3. Análisis de conglomerados y asociación de variables.....	15
FIGURA 4. Análisis de componentes principales.....	16
FIGURA 5. Dendrograma Raymond & Rousset (1995)	21
FIGURA 6. Conformaciones arquitecturales.	23

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Componentes principales	17
TABLA 2. Análisis de regresión lineal múltiple steepwise	18
TABLA 3. Varianza y Componentes de Varianza	19

1. RESUMEN

La riqueza en los bosques tropicales de Colombia es importante para los estudios de diversidad, estructura, ecología e historia natural en las que se implementan revisiones del estado de la variabilidad fenotípica en la dinámica de las poblaciones, en conjunto con las variables del entorno. Para explicar la función de la variabilidad y la dinámica de las poblaciones, en este caso árboles, es necesario identificar los organismos según sus características morfológicas, con lo que se definen grupos y taxones (ej. Número de estambres, pétalos, disposición espacial, en general caracteres cualitativos). Un complemento a esto se basa en la morfometría, espacialidad, temporalidad y modelación del fenómeno o del carácter, para obtener aproximaciones matemáticas que permitan estimar los componentes ambiental y genético de la varianza fenotípica, pudiéndose visualizar y evaluar el cambio en la variación y en la proporción de la variación fenotípica explicada por cada uno de estos componentes. En el presente trabajo se estudió la arquitectura vegetal en una población de *Anacardium excelsum* en el bosque de la reserva natural Montaña El Ocaso. La arquitectura arbórea basada en las ramificaciones primarias, presento dos patrones arquitecturales generales, fundamentados en las características altura de las ramas y ángulos verticales de las mismas y sus componentes de varianza significativos, con lo que se confirma que existe un modelo general en la arquitectura, fuertemente influenciado por la altura de las ramificaciones y por el ángulo vertical, y difirió de las clasificaciones arquitecturales descriptivas. Ya que el modelo encontrado no coincide con los esquemas de Massart y Aubrévilles o alguno de los 23 esquemas existentes, de esta manera se demuestra que la arquitectura es una característica morfológica útil para estudios a nivel poblacional.

2. INTRODUCCIÓN

Las plantas juegan un papel importante en el ambiente, y los ecosistemas en los que se encuentran, siendo identificadas y adaptadas a los sistemas de clasificación tradicionales por su morfología integral (Tomlinson 1983). Los sistemas de clasificación ubican las plantas vasculares con representantes fósiles en aproximadamente 400 millones de años, era Paleozoica del periodo Silúrico. Subsiguiente, aparecen los primeros vegetales con semilla en el devónico y derivadas de plantas traqueofitas pertenecientes al grupo de las embriofitas (Cladoembriophyta, grupo monofilético) (Judd *et al.* 2002, Judd *et al.* 2008, Kenrick *et al.* 1997). Se ha considerado que las plantas terrestres surgen de una divergencia ocurrida en el devónico en tres líneas filogenéticas representadas por plantas sin semillas Rhyniophyta, Zosterophyllophyta y Trimerophyta, extintas hace 360 millones de años aproximadamente, de estos tres el primero es el grupo basal (polifilético) de las plantas actuales (Martínez 2009).

En su biología y fisiología, los grupos de plantas “fotosintéticas” (algas y plantas), para su metabolismo y crecimiento, indiferentemente de su ecología y taxonomía, requieren de los mismos atributos esenciales en los nutrientes para el desarrollo, reproducción y dispersión vegetal (Luttge *et al.* 1997). Esto junto a otros factores, como: la física del transporte de los sustratos fotosintéticos, la resistencia en las paredes celulares, la fijación al sustrato y la resistencia a la desecación entre otros, son una muestra de características evolutivas, que pueden representarse en el fenotipo de las plantas, como su patrón de diferenciación en las ramificaciones primarias y secundarias, basados en la organización del mosaico o sus partes vegetativas a lo largo del tiempo, como expresión de procesos endógenos y exógenos

asociados al crecimiento y a la arquitectura de las plantas (Barthélémy & Caraglio, 2007; Falaschi *et al.* 2010).

El análisis de la estructura y el crecimiento facilita estudios de: autoecología, sinecología y taxonomía, en el ámbito de la historia natural de la población, su dinámica y el reconocimiento de las especies (Vester 2002). Uno de los aspectos más importantes de la estructura del crecimiento respecto a parámetros de ramificación, es quizás la dinámica que se obtiene de una arquitectura en particular, lo cual puede definirse bajo un modelo de crecimiento sustentado en la arquitectura general y particularizada de una población; en la que pueda estimarse los componentes genético y ambiental (Hallé *et al.* 1978, Grosfeld & Barthélémy 1995, Grosfeld *et al.* 1999, Grosfeld 2002, Stecconi 2006).

La variación ambiental en un ecosistema por diferenciación en microclimas dada por gradientes o clinas locales, según la topografía, temperatura, humedad, altitud-latitud, presión atmosférica, fotoperiodo, disponibilidad lumínica y la cobertura vegetal, entre otros, en conjunto con la plasticidad, la variación genética y fenotípica (vegetativa, reproductiva, y anatómica estructural), complementan el comportamiento y crecimiento vegetal. No obstante, esto es un tema práctico para la continuación de la dinámica forestal y arquitectura. Igualmente, deben incluirse, el efecto en microclimas artificiales, o no autóctonos, presente en áreas urbanas donde la variabilidad ambiental está bajo efecto antrópico constante, incluyendo un estudio de homogeneidad y heterogeneidad, y el papel ecológico, como: distribución, riqueza, diversidad (Yeang 1999).

Dadas las condiciones ambientales en la reserva natural Montaña del Ocaso, tales como: topografía, ubicación geográfica, clima altitudinal y el estado transicional del bosque, lo hacen un entorno con variedad de condiciones necesarias para el estudio y la construcción de un modelo robusto y estable. Entendiéndose la construcción de modelos como la descripción de caracteres poblacionales, ligados a diferenciaciones taxonómicas, ecológicas y genéticas (Oldeman 1974, Halle *et al.* 1978).

El ligamiento de las dinámicas ecológicas, puede entenderse desde la construcción de modelos, en los que pueda ligarse observaciones, o rechazar comparaciones, por lo cual se pretende construir un modelo de crecimiento, empleando para este objetivo variables de disposición espacial, obtenidas y decantadas a partir de la morfometría y el análisis cuantitativo, aportando información respecto al componente arquitectural, y ecológico en ecosistemas de bosques secos tropicales (Seitz 1995).

En el presente trabajo se estudió la arquitectura vegetal en una población de *Anacardium excelsum* en el bosque de la reserva natural Montaña El Ocaso. Se evaluó la diferenciación espacial del tipo de ramificaciones presentes en árboles, tomando medidas de características como longitud de fuste, ángulos entre la ramificación y el tronco, ángulo horizontal a partir de simetrías planas de discos y cilindros imaginarios, medidos a partir de la primera disyunción a partir del fuste, estableciendo o aportando información respecto a geometría y la arquitectura en la población. Para efectos estadísticos y de modelación se realizó un análisis de agrupamiento, componentes principales, steepwise y una prueba de diferenciación poblacional Raymond & Rousset (1995).

3. MARCO TEÓRICO

El interés por el estudio del desarrollo y crecimiento estructural en plantas, subyace en la definición propuesta por Prévost (1967) basada en la física modular en vegetales, la cual en sentido estricto es el crecimiento en unidades constantes de expresión, derivadas por mecanismos simpódiales o monopódiales, variables según el desarrollo de individuos en la población, lo cual puede equipararse con la visión taxonómica de Hallé (1974), para establecer la relación de inherencia de caracteres fenotípicos en una población complementando así estudios taxonómicos, a partir de variables cualitativas en la arquitectura de bosques tropicales, sin embargo, la conformación espacial en este estudio comprende análisis cuantitativos no modulares, ya que los fenómenos del desarrollo no ocurren por separado.

La visión modular aunque no insipiente revela el interés en la taxonomía de estructuras, reforzado en varios estudios que implementaron, en simulaciones computarizadas los patrones de crecimiento de las fracciones distales de las plantas y sus bifurcaciones, incluyendo análisis matemáticos, y modelos representativos (Fisher & Honda 1977, 1979) y (Fisher & Hibbs 1982) de esta manera, la visión estructural se aleja de aspecto general en torno a la plasticidad frente a eventos estocásticos, y la verdadera conformación arquitectural y su ¿Por qué?, precisamente el presente estudio comprende análisis matemáticos simulados, a partir de patrones de crecimiento geométricos, ángulos laterales complejos, la interpretación de cada medida y de la geometría total a partir de la interacción entre las variables que modelan la respuesta fenotípica, de esta manera las extrapolaciones a las poblaciones, reflejaran con mayor seguridad la significancia arquitectural, y finalmente

se puede establecer a posteriori como las disimilitudes al interior de la población son producto de las respuestas de las plantas frente al estrés (Tomlinson 1983).

Ecológicamente la morfología arbórea se centra en la arquitectura arbórea de la copa de los árboles, de esta manera la diferenciación se define como, un suceso de respuesta a variantes ambientales que afectan exclusivamente la cantidad de diferenciación individual. Dicha discusión está centrada en tres modelos: descriptivos, teóricos y experimentales, indicando la existencia de 23 modelos estructurales aplicables a la vegetación tropical (Tomlinson 1983).

Es evidente que la respuesta genotípica se refleje morfológicamente bien para ampliar o mejorar la producción por unidad foliar, lo cual es efecto de la elongación de las ramificaciones primarias o secundarias, de esta manera el estudio de las copas debería incluir estudios detallados de la altura, el crecimiento foliar y la estructura, en relación con el medio de desarrollo, estableciendo de esta manera un marco de referencia más acentuado en la realidad de lo que es la importancia ecológica, biológica y económica de la arquitectura arbórea (Ford 1985, O'Connel 1993).

Consecutivamente ya que para la historia de la vida es válido tener en cuenta los mecanismos por los que aparecen diferencias poblacionales en las especies, en áreas con diversidad: geomorfológica y ambiental, las deducciones de frente a las respuestas en ambientes poco estables, pueden representar a escalas temporales largas o cortas la expresión de variabilidad presente o adquirida en los caracteres heredados, incorporando de esta manera respuestas genéticas contingentes en la morfología y/o fisiología (plasticidad

fenotípica), lo que representa el ajuste probable de la especie al ambiente, en espacio y tiempo, (evolución y taxonomía) en las poblaciones (Tomlinson 1983, Birch *et al.* 2002, O'Connel 1993, María 2002), modelado de la cinética del transporte de energía, y análisis de morfologías de estructuras y órganos internos (Birch *et al.* 2002), sin embargo por lo exhaustivo del estudio y que la morfología medida hace parte de un instante en el tiempo, se intentara deducir el ¿por qué? de la conformación espacial.

Ya que los estudios no son atemporales han surgido varias aproximaciones respecto al sistema dinámico e integral del desarrollo en plantas, así como de la interpretación de su variabilidad geométrica, y estructural con énfasis en el sistema de ramificación en la planta (Perreta & Vegetti 2005) pero dichos estudios permanecen escasos, con lo que actualmente, el desarrollo de los análisis centrados en la biología vegetal, se sustentan actualmente en herramientas computacionales basadas en el procesamiento de datos matriciales ya que la información es poca, para la construcción de modelos que simulan, una correlación espacial de estructuras intentando alejarse de la visión modular en el crecimiento y desarrollo arbóreo (Prusinkiewicz & Rolland 2006, Drouet & Pages 2007, Collin *et al.* 2010).

Es así como se torna útil establecer las relaciones existentes en la biología arbórea tales como la genética, la fisiológica y la dinámica ecológica, en conjunto con la variabilidad intraespecífica poblacional producida en la respuesta por plasticidad fenotípica de los individuos, lo cual puede manifestarse como uno de los casos de descripción morfológica para las clasificaciones sistemáticas, taxonómicas, estudios de conservación y producción y finalmente la evaluación cuantitativa de caracteres fenotípicos. Así, el modelado

informático y matemático, facilita el estudio comparativo, de las divergencias morfológicas poblacionales en árboles.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Construir un modelo matemático representativo de la arquitectura arbórea para *Anacardium excelsum*, en la Reserva Forestal Montaña El Ocaso - Quindío, Colombia.

4.2. Objetivos Específicos

- Estimar el grado de variabilidad genética heredable de la característica arquitectura arbórea para *Anacardium excelsum*.
- Identificar, describir y representar esquemáticamente el modelo arquitectural arbóreo para la especie.
- Establecer el grado diferenciación arquitectural dentro de la población de árboles estudiada.
- Evaluar el tipo de crecimiento presente.

5. HIPÓTESIS

Ha: Si los caracteres de crecimiento en las ramificaciones primarias están ligados a un modelo de arquitectura general heredable, se espera que, haya un patrón morfológico arquitectural predominante y heredable en *Anacardium excelsum* de la reserva natural La Montaña del Ocaso.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

La Reserva Natural Montaña el Ocaso presenta una extensión de 65 ha. de bosque natural mixto, entre 970 y 1100 m.s.n.m., su temperatura promedio es de 24 °C, con coordenadas geográficas, N4°34'08" de latitud y W75°51'03" de longitud. Su temporada de lluvias en el año abarca periodos de alta (marzo-mayo y septiembre-noviembre) y baja (diciembre-febrero y junio-agosto) con una precipitación promedio de 1650 mm, y una humedad relativa promedio del 76%. La reserva se encuentra en el municipio Quimbaya en el departamento del Quindío, colinda con la vereda el Laurel, en la zona donde se unen los ríos Roble y La vieja. Este relicto hace parte de formaciones boscosas: húmedo premontano (bh-PM) y muy húmedo premontano (bmh-PM), y/o a Selva subandina (Cuatrecasas 1958; Holdridge, 1967; Agudelo & Gómez 2001).

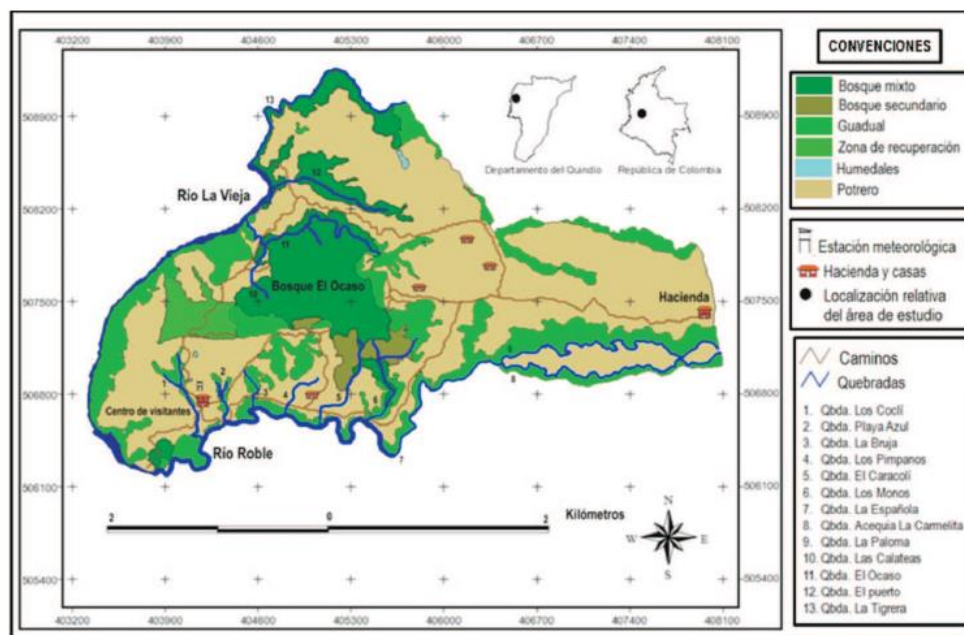


FIGURA 1. Ubicación geográfica, de la zona de estudio, Reserva Natural Montaña El Ocaso. (Imagen archivo CIBUQ).

6.2. Fase de campo y caracterización del objeto de estudio

Se realizó una salida entre los meses de marzo y abril del año 2012, en el que fueron seleccionados árboles sobre una pendiente pronunciada al interior de la reserva, el método de ubicación y selección se realizó por selección directa, siguiendo un patrón de caminata en “Z”, desde la zona baja de la montaña hacia su sección más alta. A los individuos seleccionados se les tomaron medidas para el modelado geométrico: distancias, ángulos, simetrías planas de disco y cilindros imaginales, por medio de la simulación de discos radiales contados en cada disyunción de la rama principal o tronco, Los individuos fueron numerados y marcados con pintura de dispersión blanca, para su reconocimiento en las faenas de campo.

Se midieron 35 individuos con DAP aproximado igual o mayor a $2,5 \pm 1$ cm, con altura máxima promedio de 2 - 3 metros. Dichos árboles fueron segmentados a nivel de fuste cada 20 cm, en cuyas fracciones, a partir del fuste se midió la longitud, los ángulo vertical y horizontal de las ramas presentes, la altura total del fuste a partir de la primera raíz visible. Las mediciones longitudinales se realizaron con cinta métrica (Masters Tools crp-20), los ángulos y vértices se calcularon a partir de la base de la ramificación primaria del fuste con un clinómetro (Silver Ranger CL15 Azimuth (0-360°)), los árboles medidos fueron marcados y georeferenciados (GPS Garmin), cada medida se repitió tres veces. La información se consignó en formatos diseñados previamente y fundamentados en el pre-muestreo del proyecto (Anexo).

6.3. Descripción de la especie

Anacardium excelsum, también llamado Mijao, Caracalí, Caracolí Blanco, Chorote, Gusanillo, Merey montañoero, Mijaguo, presenta distribución Pan-tropical desde honduras hasta el norte de América del Sur, (México, Honduras, Nicaragua, Panamá, Ecuador, Venezuela, Guyanas y Colombia). Hasta los 1000 m.s.n.m. se lo considera una especie con asociación ribereña en bosque seco tropical, sobre faldas y aluviones en zonas de vida premontano, húmedas subtropicales, bosque muy húmedo tropical y regiones costeras de suelos con alta percolación, y/o con nivel freático alto (Nichols & González 1992).

El adulto de *A. excelsum* llega a medir hasta 45 m con un DAP de 3 m, libre de ramas en los primeros 15 m; sus hojas son grandes y coriáceas, simples y alternas, agrupadas al final de las ramas, en su interior la corteza es de color rosado, y resinosa con olor similar a la trementina; sus semillas son grandes y tóxicas, de 2.0 a 2.5 cm x 1.0 a 1.5 cm; su duramen es de color marrón rojizo; superficie brillante, sin olor ni sabor; la madera es blanda y liviana. En el tronco y en las ramificaciones no presenta anillos de crecimiento definidos, porosidad sin patrón definido, en general solitarios y múltiples radiales de 2 a 4, ocasionalmente arracimados, 2 a 5 poros por mm², el diámetro tangencial va desde 120 a 154 µm y 194 a 250 µm.

Posee punteaduras intervasculares alternas, poligonales y grandes, con diámetro de 11.25 a 15 µm; punteaduras radiovasculares distintas a las intervasculares, con areolas reducidas a aparentemente simples, redondeadas y alargadas; sin engrosamientos espirales; fibras septadas formando paredes delgadas, longitud 880 a 1049 y 1202 a 1460 µm, punteaduras areoladas; sin traqueidas; parénquima paratraqueal vasicéntrico, predominantemente

aliforme (de ala corta), en ocasiones confluyente, en series de 2 a 6 células; sin parénquima no lignificado; radios heterocelulares con 1 a 3 rutas de células marginales, algunos homocelulares de células cuadradas o erectas, 4 a 10 radios por mm lineal, 1 a 2 células de ancho, altura de 350 a 441 y 533 a 890 μm ; sin células envolventes y tipo baldosa; con parénquima radial disyuntivo; su estructura no es estratificada; posee cristales prismáticos en las células parenquimáticas radiales, sin sílice; células oleíferas ausentes; sin canales intercelulares y tubos laticíferos y taniníferos ausentes; Floema incluso ausente (Nichols & González 1992) (figura 2).



FIGURA 2. Especie estudiada *Anacardium excelsum*

6.4. Análisis de Datos

Previamente a los análisis estadísticos, los datos de ángulos verticales, horizontales y altura de la rama se les realizó un ajuste logarítmico para minimizar el efecto de la variabilidad en

los datos, de igual forma se normalizaron los ángulos horizontales llevando su valor de orientación a partir de cero “0”, para lo cual se construyeron dos ecuaciones la primera (ecuación 1) para ángulos menores al primer ángulo medido, por árbol, en caso contrario se implementó la segunda ecuación (ecuación 2). Eliminando de esta manera el error espacial con respecto al norte y orientación. Posteriormente se realizó un análisis descriptivo de agrupamiento o Clúster, y Componentes Principales usando el software (Minitab versión 16, 2010) para establecer el nivel de relación entre las diferentes medidas tomadas, y SteepWise (stasoft versión 8, 2011) para construir la ecuación del patrón arquitectural en la población de *Anacardium excelsum*.

Para establecer la cantidad de variación respecto de las medias significativas dentro de la población y entre familias se realizó un ANOVA de una cola para datos desbalanceados (ecuación 3); estimando los componentes de varianza y heredabilidad para las características: altura, ángulos verticales y horizontales en cada una de las ramas para los 35 árboles, estableciendo la cantidad de la semejanza fenotípica presente en la muestra (Ecuación 4).

$$A_R = \bar{X} \quad (\text{Ecuación 1})$$

A_R = Angulo real llevado a 0, desde la primera ramificación medida resta por sí mismo.

\bar{X} = Resta del ángulo mayor al menor $A_2 - A_1$.

Donde A_2 = segundo ángulo y A_1 = primer ángulo.

$$A_R = (360) - \bar{\bar{X}} \quad (\text{Ecuación 2})$$

A_R = Angulo real llevado a 0, desde la primera ramificación medida resta por sí mismo.

\bar{X} = Resta del ángulo mayor por el menor $A_1 - A_2$.

Donde A_1 = primer ángulo y A_2 = segundo ángulo.

$$s^2 = \frac{1}{(n-1)} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \quad (\text{Ecuación 3})$$

s^2 = varianza.

n = número de individuos.

x_i = valor de la suma de los individuos de la población.

\bar{x} = media aritmética.

$$V_P = V_B + V_W \quad (\text{Ecuación 4})$$

V_P = Varianza fenotípica.

V_B = Varianza de las medias de los grupos con respecto a la media poblacional.

V_W = Varianza de los individuos respecto la media en los grupos.

6.5. Modelado Arquitectural

Se realizó una prueba de diferenciación poblacional (Raymond & Rousset 1995), poniendo a prueba la hipótesis de una distribución aleatoria, basada en la probabilidad de inexistencia de diferenciación entre las arquitecturas individuales de los juveniles de *Anacardium excelsum* en las variables altura, longitud y orientación de las ramificaciones primarias. Con estos datos se construyó el modelo de arquitectura (Auto Cad versión 8, 2011), y se comparó con los tipos de crecimiento descritos por Halle & Oldeman (1978).

7. RESULTADOS

7.1. Asociación de variables

El análisis de agrupamiento (Análisis de conglomerados) de las 35 plantas medidas, asoció las magnitudes: altura rama y ángulo vertical, como las variables más relacionadas, definiendo un esquema de asociación prioritario en las estructuras reiterativas o disyunciones y altura de las mismas (figura 3).

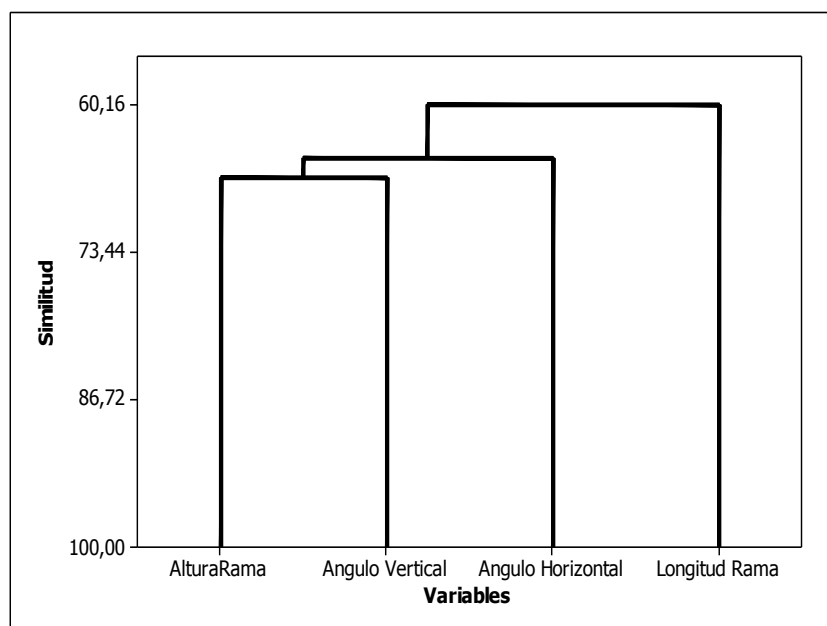


FIGURA 3. Análisis de conglomerados y asociación de variables.

En el análisis discriminante de componentes principales (figura 4) se encontró que las observaciones en su mayoría se acumulan en los valores centrales del primer componente con dispersión negativa en el segundo componente. No obstante la agrupación general ubica centralmente la distribución de los datos; hay valores diferenciados o alejados de la correlación, dicha fuente de variación se contrastó con el análisis de agrupamiento y

“steepwise” encontrando que la relación dominante en el crecimiento está dada por: altura rama > ángulo vertical > ángulo horizontal > longitud de la rama. Lo anterior se evidencia con una correlación positiva del 38% de los promedios ponderados presentes en la varianza.

Los restantes componentes recogen comparaciones pareadas negativas y positivas de las variables y corresponde al promedio ponderado comparativo entre dicha relación positiva (tabla 1).

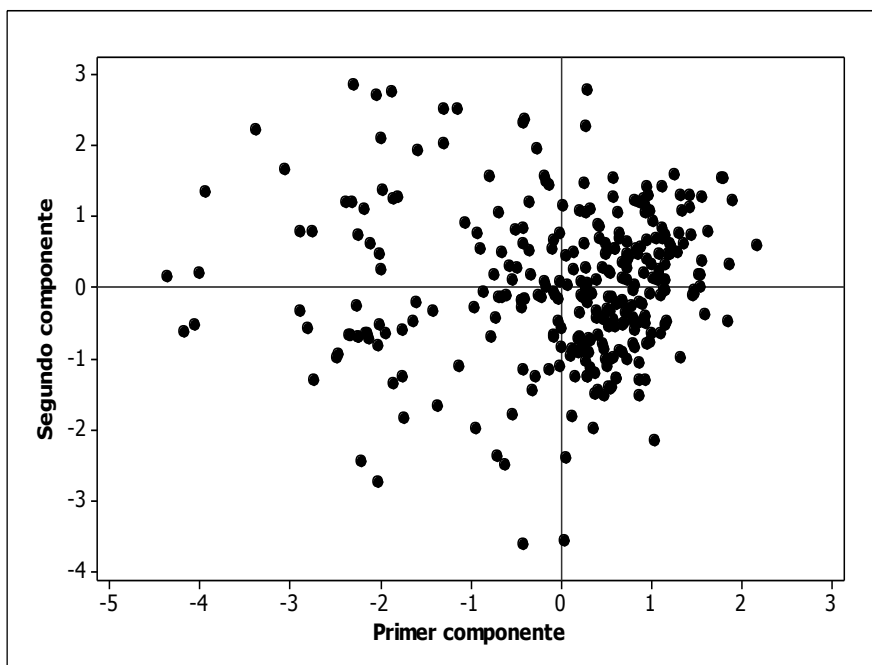


FIGURA 4. Análisis de componentes principales, donde se correlacionan las variables asociadas. En el eje “x” el primer componente (PC1) y en el eje “y” el segundo componente (PC2).

TABLA 1. Componentes principales, para mostrar las correlaciones positivas y negativas de las variables asociadas

Componentes Principales				
Valor propio	15,360	11,097	0,7696	0,5847
Proporción	0,384	0,277	0,192	0,146
Acumulada	0,384	0,661	0,854	1,000
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4
Altura Rama	0,629	-0,208	0,301	-0,686
Ángulo Vertical	0,581	0,343	0,415	0,610
Ángulo Horizontal	0,489	-0,419	-0,720	0,259
Longitud Rama	0,167	0,814	-0,469	-0,299

En el análisis paso a paso o de regresión lineal múltiple steepwise, se observa la relación presente entre la variable dependiente altura de la rama vs. Ángulo vertical, horizontal y la longitud de las ramas. Igualmente, se presenta la ecuación matemática que representa el conjunto de datos de acuerdo con el nivel de significancia. Los resultados indican que al igual que en los análisis de clúster y componentes principales la variable con mayor asociación es altura de las ramas, ya que al variar el ángulo vertical y horizontal varia la altura de la rama, en consonancia con el crecimiento continuo de la planta, dicha variación está dada por la ecuación: $y = -1,46 + 0,72 * x_2 + 0,11 * x_3$, describiendo así el tipo de crecimiento inherente a la especie.

Sin embargo, a pesar de que el R^2 , F de Snedecor y P-valores, indican que la homogeneidad de medias es baja (tabla 2), la altura a la que se encuentra las ramas, como se describió anteriormente es una de las variables principales en la arquitectura del árbol.

TABLA 2. Análisis de regresión lineal múltiple steepwise

R= 0,42	R²= 0,18	R²= 0,17	F(3,303)=22,184	p<0,00	
Ajustado					
	Beta	Erro típico	B	T	Significancia
Intercepto			-1,46	-6,89	0,00
Vertical	0,31	0,05	0,72	5,81	0,00
Horizontal	0,25	0,05	0,11	4,78	0,00
Longitud	-0,07	0,05	-0,08	-1,29	0,20
Ecuación	Y = - 1,46 + 0,72 * X2 + 0,11 * X3				

En concordancia con la ecuación que describe el comportamiento arquitectural, donde de acuerdo al nivel de significancia beta, las variables que aportan a la arquitectura con relación a la altura son ángulo vertical y ángulo horizontal, eliminando la variable longitud en las ramas.

7.2. Semejanza genética entre árboles o Varianza fenotípica

El análisis de varianzas y componentes de varianza para altura, ángulo vertical y horizontal de las ramas se muestran en la tabla 3. Con esto se identifica la varianza aditiva y heredabilidad (Semejanza entre parientes) o grado de similitud entre los árboles, los datos representan la partición de la varianza fenotípica de los componentes observados (altura rama, ángulos vertical y horizontal) y proporción de varianza según el nivel de similitud entre grupos, respecto a la varianza total entre grupos y al interior de estos. De acuerdo con lo anterior se encontró que la relación entre la varianza de las medias en los grupos con respecto a la media poblacional (muestral) para Vb y Vw es estadísticamente significativa ya que sus p valores ($p < 0.002$, tabla 3) muestran un escalamiento de particularidad para la

frecuencia de semejanzas en las variables altura, y ángulo vertical de las ramas, mientras que no lo fue para el ángulo horizontal de las ramificaciones ya que su p valor está por encima de 0.002 con lo que no se encuentra relación en base a las variables a nivel poblacional, esto sugiere que la correlación es positiva para el orden de magnitudes que están por debajo al estimativo $p < 0.002$ de esta manera se puede afirmar que las variables que más aportan para la arquitectura general o estable de *Anacardium excelsum* son las medidas de altura y ángulo vertical de las ramificaciones.

El análisis de componentes de varianza confirmó que existe un modelo general en la arquitectura y que está fuertemente influenciado por la altura de las ramificaciones y primordialmente con el ángulo vertical, en el que se desarrolla la actividad meristemática más que en el crecimiento horizontal, igualmente es evidencia de que existe una base genética para la característica arquitectura arbórea, esto último se basa en los resultados de la tabla 3, en la cual se hace estimación de la heredabilidad en sentido amplio ($H^2 = V_b * 100 / V_t$) muestra un componente genético significativo intermedio (H^2 para altura = 9,71% y H^2 para ángulo vertical = 15,81%).

TABLA 3. Varianza y Componentes de Varianza

VARIABLE ALTURA DE LA RAMA					
	Vw	Vb	Vt	F	P
VALOR	0.448946511	0.048291743	0.4972383	1.943514563	0.00203818
%	0.902880074	0.097119926	1,0000000		
VARIABLE ANGULO VERTICAL					
	Vw	Vb	Vt	F	P
VALOR	229.2855271	43.06796832	272.3535	2.647585928	0.00000072186
%	0.841867393	0.158132607	1,0000000		
VARIABLE ANGULO HORIZONTAL					
	Vw	Vb	Vt	F	P
VALOR	13289.98846	-471.7112871	12818.277	0.688669266	0.90510249
%	1.036799898	-0.036799898	1,0000000		

7.3. Modelo Arquitectural

De acuerdo con los resultados de la prueba de Raymond & Rousset (1995) (dendrograma figura 5). Hay presentes ocho grupos pares muy similares: 13-32, 14-25, 1-2, 5-6, 27-35, 10-11, 9-31, donde las observaciones 27-35, 10-11, 9-31 hacen parte de las observaciones más alejadas o últimas en incorporarse al conglomerado, y las observaciones más cercanas son 13-32, seguidas por 14-25, 1-2, 5-6, finalmente las observaciones más alejadas están constituidas por 19 y 3. Pudiéndose generar 4 grupos dos internos y dos externos para su comparación, los grupos que comprenden las observaciones entre: 13-17 vs. 3 grupo 1, 15-24 vs. 19 grupo 2 y dos grupos internos 4 vs. 23 grupos 3 y 21 vs. 12 grupo 4.

Al comparar las observaciones de los cuatro grupos o conformaciones arquitecturales graficadas en AutoCad (figura 6), es evidente la conformación de características para dos modelos morfológicos, el grupo 1 con las vistas A y B, igualmente para los grupos 2, 3 y 4, para los dos primeros modelos es clara una arquitectura general que engloba las características donde son observables varias similitudes, y para los grupos 3 y 4 es evidente que son representación de los grupos externos comparados.

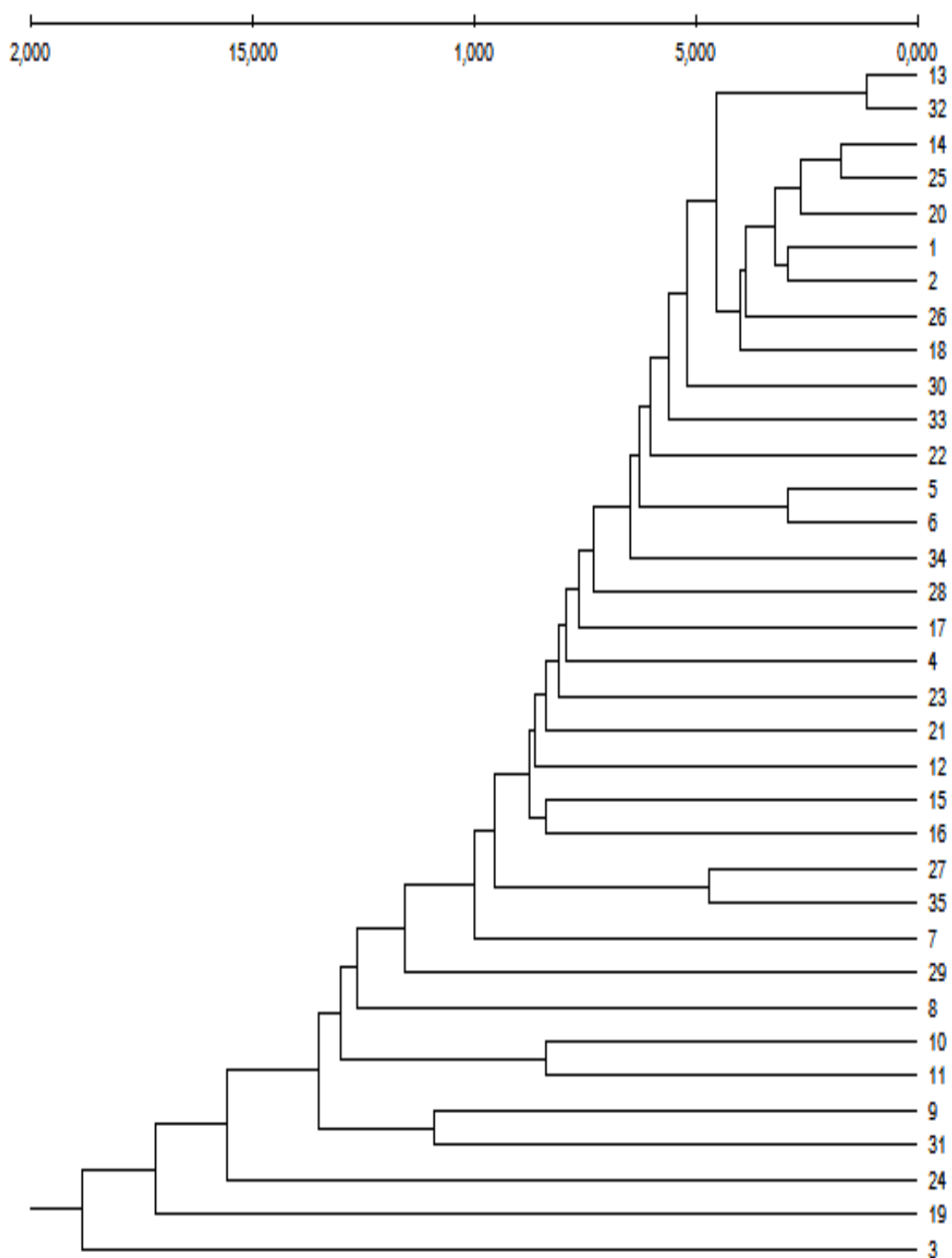
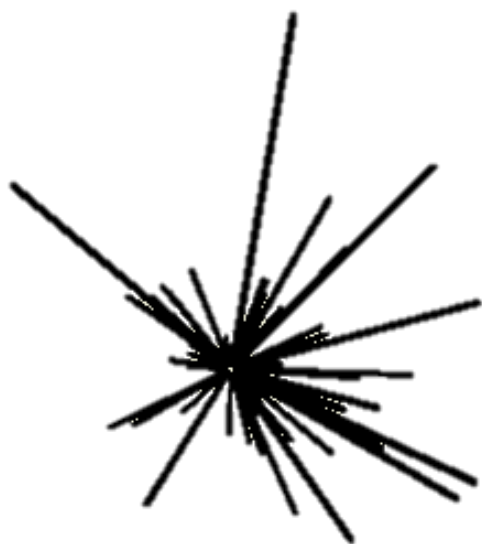
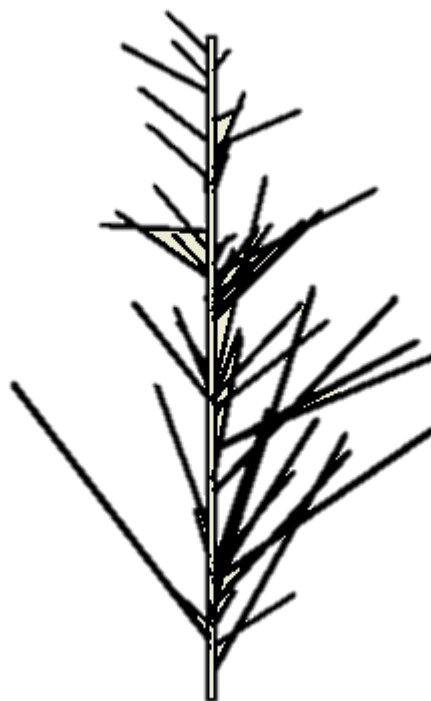


FIGURA 5. Dendrograma resultante de la prueba de diferenciación de Raymond & Rousset (1995)



Grupo 1A



Grupo 1B



Grupo 2A



Grupo 2B

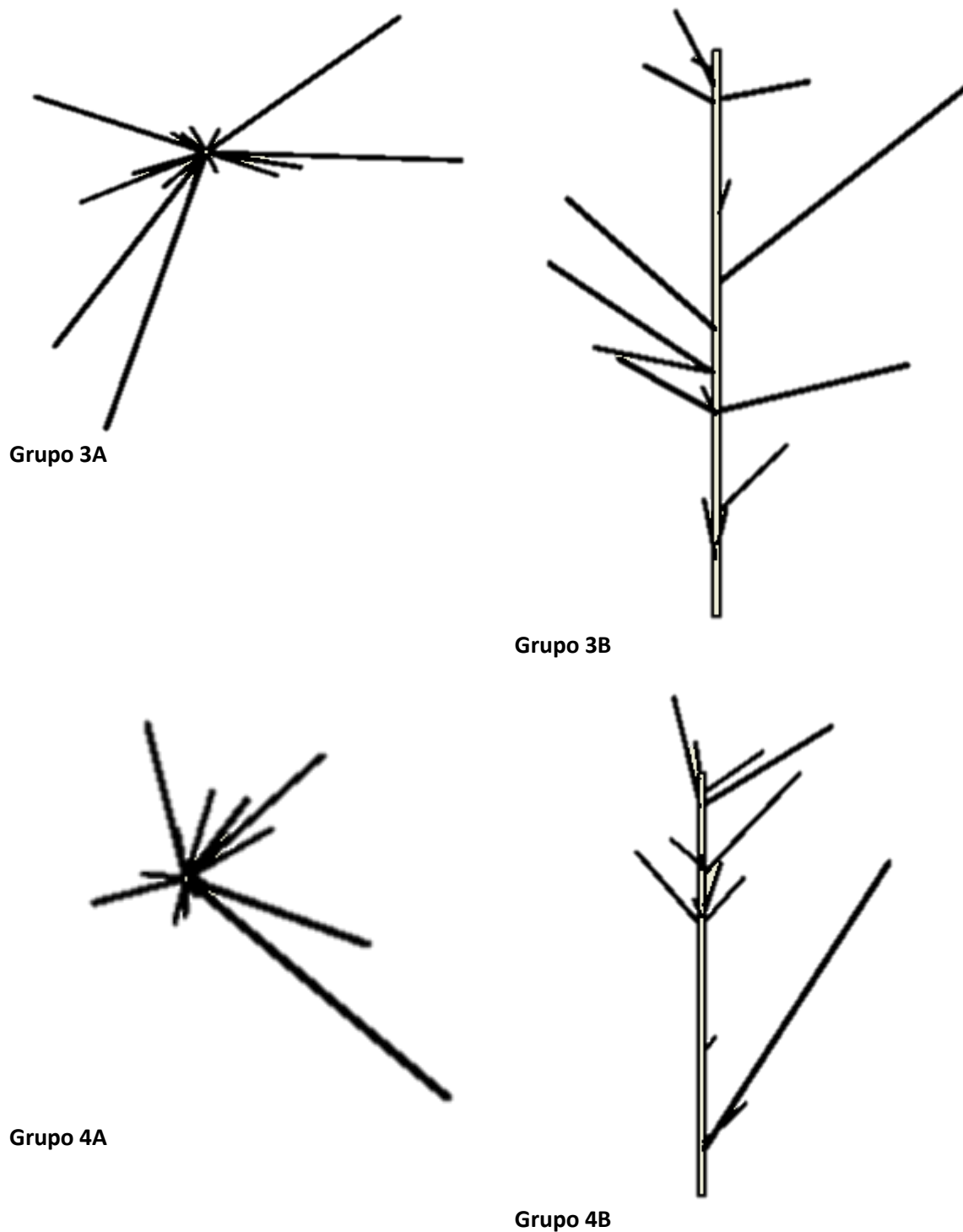


FIGURA 6. Conformaciones arquitecturales en *Anacardium excelsum*, observadas por la comparación de características arquitecturales según la prueba de diferenciación de Raymond & Rousset (1995), vista superior izquierda “A” y vista frontal izquierda “B”: 1A

y 1B grupos de características 13 – 17 vs característica 3, 2A y 2B grupos de características desde 15 - 24 vs característica 19, 3A y 3B grupo de características arbóreas 4 vs 23, finalmente 4A y 4B grupo de características 21 vs 12.

8. DISCUSIÓN

La forma de los árboles constituye una de las características distintivas a partir de la cual son designados como grupo biológico, dicha conformación inherente a la arquitectura es funcional a nivel taxonómico, biológico, ecológico y ambiental, lo que hace que sea de especial importancia en cada uno de los niveles de las interrelaciones ecológicas de un bosque (Halle 1974). No obstante, son escasos los estudios de cómo se relaciona la arquitectura como parte de la taxonomía, y su desenvolvimiento ecológico, un ejemplo de esto es la presencia de repetición de patrones arquitecturales en varios niveles jerárquicos taxonómicos de plantas, históricamente la correlación de dichas igualdades se han complementado con estudios centrados en el desarrollo, estructura y funcionalidad, que cumple la actividad meristemática en los ejes apicales y centrales, bajo interacción constante con el ambiente, como un objeto central en el desarrollo de la planta y su estructura visible (Vester 1997), es así como se introduce la plasticidad fenotípica en términos arquitecturales intentando dar respuesta y poder describir el componente cuantitativo influenciado ampliamente por la diversidad ambiental presente en los microclimas (Fisher & Hibbs 1982).

Desde el punto de vista de la arquitectura de un grupo de árboles de la misma especie, su semejanza entre y dentro de los diferentes grupos de una población, en condiciones ambientales relativamente estables (mismo lugar geográfico), se puede asumir que la

variabilidad encontrada puede referirse a rangos de tolerancia según la respuesta al estrés. No obstante, si el patrón sigue existiendo, indiferente al comportamiento y la respuesta a éste, la variación en los patrones fisionómicos vegetales es estable y corresponde con la información genética perteneciente a dicha especie, en dichos términos la morfología arquitectural es valiosa tanto a nivel cuantitativo como descriptivo. Esta última, con numerosos estudios, que pueden ser complementados o en su lugar remplazados al establecer un verdadero patrón dentro de la variabilidad esperada de los individuos (Tomlinson 1983; Hallé 1995; Fisher & Hibbs 1982).

De acuerdo con el análisis de conglomerados, las características asociadas son altura y ángulo vertical de las ramas, lo cual concuerda con los resultados obtenidos en el análisis de componentes principales, al ubicar en su correlación positiva muy cercanamente dichas variables, coincidiendo con el análisis steepwise para la variable dependiente altura de ramas, dicha correlación establece que la arquitectura vegetal en *Anacardium excelsum* se desarrolla en el siguiente orden de importancia: altura de la rama > ángulo vertical > ángulo horizontal > longitud de la rama (figura 4), ciertamente que en su desarrollo temprano (arbustivo) la planta presenta un crecimiento continuo en el eje vertical por la función meristemática y filotaxis de la planta (Tomlinson 1983, Hallé 1971), sin embargo, la posición espacial horizontal y longitudinal de las ramificaciones primarias al parecer no sigue un patrón de referencia o este es demasiado incipiente o imperceptible, esto sugiere que la presión ambiental sobre el desarrollo inicial a partir de la semilla en su germinación es principalmente ganar altura y la mayor actividad meristemática se concentra en la región apical del tronco, este tipo de crecimiento hace que la ramificación de la planta en el eje horizontal provea gran variación, ya que no solo la filotaxis si no diversos factores

ambientales (nutrientes, irradiación solar, temperatura, microclima, sombríos, entre otros) inciden en el desarrollo de la arquitectura vegetal (Tomlinson 1983, Edelin 1984). Uno de estos factores es la pérdida de ramas en toda la fase del desarrollo de la planta, proveyendo variación del componente horizontal y longitudinal, ya que espacialmente la organización de la planta obedece a las exigencias ambientales, con lo que al variar la estructura de la planta por la pérdida de una rama, para la obtención de energía varía la orientación de la subsiguiente ramificación, sea porque es una nueva ramificación en reemplazo o porque en relación con la anterior su desarrollo consecutivo y ubicación frente a la pérdida de una rama no presenta referente anterior, lo que igualmente sucede con su longitud en un momento determinado del desarrollo, esto es evidente en la aparición de ramificaciones juveniles en la base del tronco con ángulos verticales agudos, siendo obtusos en las ramificaciones superiores o antiguas. En este sentido, el tamaño longitudinal de las ramas facilita el desarrollo consecutivo de nuevas ramificaciones en las porciones superiores a las ramas antiguas y apicales altas del tronco, ya que su desarrollo es mayor y supone una ventaja adaptativa; esta inversión de energía es quizás un máximo en el crecimiento y obtención de energía lumínica (Tomlinson 1983, Hallé 1974), así como una alternativa a eventos como el tránsito de animales y el hombre, no obstante esto es una característica fenotípica relativamente estable e inherente a la especie, su variación es complementaria a factores de sombra inclinación del terreno altura a la que se encuentra la rama con respecto al suelo y la planta, proveyendo consecuencias aleatorias en las respuestas fenotípicas y su arquitectura en ambiente natural no aislado (Tomlinson 1983), por tal razón en la morfología de las plantas estudiadas (juveniles), es sencillo entender que la estructura arbórea en el crecimiento vertical se asocia con su filotaxis, y reemplazo consecutivo de ramas conforme gana altura la planta (Hallé & Oldeman 1970), en otros términos, es

favorable para la planta físicamente mantener un desarrollo vertical continuo con reemplazo de ramas no sub ramificadas, convirtiendo el crecimiento vertical en una de las características con menos variación en el crecimiento vegetal en torno a su morfología temprana.

De acuerdo con lo anterior es indudable que se comparten rasgos en la arquitectura de los diferentes arboles medidos, suponiendo de esta manera que hay parentesco (familiar) o herencia arquitectural, lo cual en el análisis de semejanza poblacional la relación expresada en los análisis de regresión lineal múltiple y de conglomerado es observable. Esto indica que las variables con expresión fenotípica común, son el ángulo vertical, la altura de ramas y el ángulo horizontal, como se ha mencionado anteriormente.

Con esto se prueba que hay relación genética o de repetitividad entre dichas características con respecto a la frecuencia fenotípica como una respuesta plástica presente en la población, en otras palabras la arquitectura de *Anacardium excelsum* es dada por la respuesta genética expresada fenotípicamente al componente ambiental presente en la reserva natural montaña el ocaso, y dicha respuesta es una característica que permite clasificar su morfología arquitectural como un componente genético a nivel poblacional a escala reducida tanto a nivel geográfico como poblacional, con esto se demuestra que existe un patrón en la arquitectura de los individuos muestreados; sin embargo, dicho patrón se torna incipiente si se observa la arquitectura desde el punto de vista individual y se compara con el grupo, indicando que la arquitectura arbórea es una generalidad de dos o más caracteres a nivel poblacional, concordando con Fisher & Hibbs (1982) (Drouet & Pages 2007).

De acuerdo con Hallé *et al.* (1978), Oldeman (1979), De Castro (1980), Edelin (1984, 1991) y Barthélémy *et al.* (1991) Entre otros autores, se resume que *Anacardium excelsum* es un árbol uniaxial de crecimiento continuo y ramificación difusa con reiteración adaptativa, plan de crecimiento organizativo y jerárquico, con diferenciación de ejes proléptica, con escamación de la última hoja del eje parental, con representación gráfica intermedia de los individuos juveniles entre el modelo de Aubreville y Massart (Hallé *et al.* 1978). No obstante, aunque descriptivamente y en ámbitos separados o modulares pertenezca a estos modelos, para el presente estudio los arboles medidos no presentan esta tendencia de modelo, quizás debido a que no pertenecen a dicha clasificación o en efecto su estado de desarrollo constante no permite hacer dicha comparación ya que son mayormente susceptibles a eventos que afecten su morfología. En consonancia con lo anterior, los análisis indican que a pesar de la alta variabilidad presente, se evidencia un comportamiento propio para la arquitectura de la especie en la zona estudiada, de esta manera, la comparación descriptiva no es viable, ya que la arquitectura establecida es representación de la conformación espacial de las estructuras primarias, obviando características como el patrón de crecimiento foliar y estado reproductivo, las ultimas al ser juveniles dichas estructuras no están presentes, o en su lugar podría afirmarse que claramente el modelo presente en juveniles de *Anacardium excelsum*, difiere de los estudios propuestos de manera descriptiva en individuos con estructuras reproductivas presentes (desarrolladas o visibles).

De acuerdo con los resultados a partir de la prueba de diferenciación de Raymond & Rousset (1995) y los análisis conformaciones arquitecturales en *Anacardium excelsum*, se

establece que la especie en general puede presentar dos conformaciones espaciales ligeramente similares (figura 6), a pesar de las varias similitudes para las características modeladas, hay mayor diferenciación en la distribución vertical que horizontalmente en los modelos. Dicha variación está dada por la agrupación de las ramificaciones que constituyen los dos modelos arquitecturales. El primero con distribución de ramas bajas, longitudinalmente más largas que las ramificaciones superiores y menos espaciadas en comparación con el segundo a nivel superior o ramas juveniles, esto puede significar que la distribución de las ramas más probable se define por un crecimiento continuo, con ramas largas y gruesas en la base con diferenciación paulatina apicalmente y espaciado vertical sobre el fuste, en el segundo grupo se observa que la agrupación de ramas es superior con escasa presencia de ramificaciones juveniles, en su lugar ramas más adultas con mayor longitud y una tendencia a la diferenciación polarizada y desarrollo difuso.

No obstante, la clasificación arquitectural define a *Anacardium excelsum* como una planta uniaxial de crecimiento continuo y ramificación difusa con reiteración adaptativa, plan de crecimiento organizativo y jerárquico, con diferenciación de ejes proléptica y representación gráfica intermedia de los individuos juveniles entre el modelo de Aubreville y Massart (Halle *et al.* 1978), (Oldeman 1979), (De Castro 1980), (Edelin 1984, 1991) y (Barthélémy *et al.* 1991) entre otros. Dicha clasificación difiere de los resultados, probablemente porque hace parte de una visión modular separada de la planta y del desarrollo, con lo que el presente trabajo es una interpretación del modelo en un lugar y momento específico del desarrollo arquitectural general de las plantas estudiadas, esto concuerda con lo expresado por Prévost (1967), Fisher & Honda (1977, 1979) y Fisher & Hibbs (1982), quienes estudiaron el desarrollo estructural de la planta como una interacción

constante entre la física modular de la planta y el ambiente en unidades ligadas de expresión constante, derivadas por mecanismos simpodiales o monopodiales, según el desarrollo de individuos a nivel poblacional. De esta manera puede apoyarse que las extrapolaciones internas a las poblaciones y la simulación encontrados en los resultados son significativos, y que las variaciones entre especies son debidas a disimilaridades o variaciones temporales, especialmente en el área foliar de las plantas estudiadas y que dichas variaciones son producto de la respuesta genotípica, y eventos estocásticos.

De acuerdo con (Halle *et al.* 1978), (Oldeman 1979), (De Castro 1980), (Tomlinson 1983), (Edelin 1984, 1991) y (Barthélémy *et al.* 1991), de manera descriptiva puede asignarse un modelo arquitectural a diferentes grupos de plantas de categorías taxonómicas diferentes, por lo tanto un modelo visible podría semejar varias estructuras coincidentes. Sin embargo, cuantitativamente podrían diferir, ese tipo de variación no medida estaría representando la característica fenotípica exclusiva para la especie y una fuente de variación importante para la clasificación y estudio biológico de los árboles.

9. CONCLUSIONES

- Los juveniles de *Anacardium excelsum*, no coinciden en su organización arquitectural al nivel de la metodología empleada con ninguno de los modelos descriptivos propuestos a nivel poblacional, esto es debido quizás a que las aproximaciones de los modelos arquitecturales no se fundamentan en caracteres cuantitativos, con lo que la aproximación descriptiva de la morfología arbórea distaría de la exactitud de la medición cuantitativa.

- Ya que los arboles medidos se encuentran en estado juvenil de desarrollo, es plausible afirmar que en *Anacardium excelsum* no existe un solo modelo que describa su arquitectura, con lo que a través de su maduración a grupos adultos varia su conformación espacial.
- El estudio de la arquitectura arbórea, no solo debe comprender aproximaciones modulares sino generales, para la comprensión de esta desde el desarrollo vegetativo y germinal.
- El modelo matemático obtenido en el presente estudio valida el hecho de que la morfología espacial esta interrelacionada con las variables medidas en los árboles, esto hace significar que la visión modular para la caracterización arquitectural presenta un sesgo con respecto a la visión general de la arquitectura en árboles.
- Dado la variabilidad fenotípica encontrada en *Anacardium excelsum*, es aceptable presumir que la arquitectura en arboles no es un hecho exacto, sin embargo, se puede afirmar que la arquitectura en términos fenotípicos representa las características poblacionales no individuales de la especie.
- Es posible afirmar que la diferenciación arquitectural ocurre en eventos no estocásticos, modulados por el ambiente, sin embargo, a nivel poblacional se mantiene la inherencia fenotípica de la especie a pesar de su plasticidad.

10. LITERATURA CITADA

AGUDELO, C. & GÓMEZ, G. 2001. Reserva natural La Montaña del Ocaso: Un nuevo modelo de conservación. Monografías de la flora andina Vol. 3. Universidad del Quindío.

BARTHÉLÉMY, D., EDELIN, C., HALLÉ, F. 1991. Canopy architecture. En: Raghvendra A.S. Eds. *Physiology of trees*, Wiley, NY. 1-20pp

BARTHÉLÉMY, D., CARAGLIO, Y., 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* 99, :375-407.

BIRCH, C. J., ANDRIEU, B., FOURNIER, C., VOS, J., ROOM, P. 2002. Modeling kinetics of plant canopy architecture-concepts and applications. *Science Direct. Rev. European Journal of Agronomy*, 19: 519:533

COLLIN, A., LAMORLETTE, A., BERNARDIN, D., SERO, O. 2010. Modeling of tree crowns with realistic morphological features: new reconstruction methodology based on iterated function system tool. *Rev. Ecological Modeling*. 11 pp.

CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 10 (40): 221-268

DE CASTRO E SANTOS, A. 1980. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. Rev. Biotropica. Vol. 12. 187-194pp

DROUET, J. L. & PAGES, L. 2007. GRAAL-CN: A model of Growth, Architecture and Allocation for Carbon and Nitrogen dynamics within whole plants formalized at the organ level. Ecological Modeling. Rev. Elsevier. (206). 231-249 pp.

EDELIN, C. 1991. Nouvelle données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. Rev. Wageningen Agricultural. Vol. 19: 281-287pp

EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'asie tropicale. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier, Francia. 258 pp.

FALASCHI, P., GROSFELD, J., ZAMUNER, A., FOIX, N. & RIVERA, S. 2010. Growth Architecture and Silhouette of Jurassic Conifers from La Matilde Formation, Patagonia, Argentina. Rev. Paleogeography. Palaeo. Depto. de Ecología, Genética y Evolución. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina. 71 pp.

FISHER, J. B. & HONDA, H. 1977. Computer Simulation of Branching Pattern and Geometry in *Terminalia* (COMBRETACEAE), a Tropical Tree. Rev. Gaceta Botánica: 138 (4): 377:384

FISHER, J. B. & HONDA, H. 1979. Branchs Geometry and Effective Leaf Area: a Study of Terminalia-Branching Pattern.2 Survey of Real Trees. American. Journal of Botanical. 66 (6): 645:655

FISHER, J. B. & HIBBS, D. E. 1982. Plasticity of Tree Architecture: Specific an Ecological Variations Founds in Aubreville's Model. American. Journal of Botanical. 69 (5): 690:702

FORD, E. D. 1985. Branching, Crown structure and the control of timber production, In: cannell, M. G. R., Jackson, J. E., edit Attributes of trees as crop plants. Abbotts Ripton, Institute of Terrestrial Ecology. 228:252

GROSFELD, J., BARTHÉLÉMY, D., 1995. Arquitectura y secuencia de desarrollo de *Araucaria araucana* en los bosques nativos de Argentina. II Jornadas Forestales Patagónicas. Actas I: 12-31

GROSFELD, J., BARTHÉLÉMY, D. & BRION, C., 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: M.H. Kurmann and A.R. Hemsley (Eds). The Evolution of Plant Architecture, Royal Botanical Gardens, Kew: 109-122

GROSFELD, J., 2002. Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M.

Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Ph. D. Thesis, Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 298 pp.

HALLE, F. 1974. Architecture of Trees in the Rain Forest of Morobe District, New Guinea. Instituto de Botanique, Universite de Montpellier, Francia. *Rev. Biotropica* 6 (1): 43:50. 4

- (1971). Architecture and growth of tropical trees exemplified by the Euphorbiaceae. *Biotropica*, vol. 3: 56-62.

HALLE, F., & OLDEMAN, A. A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson & cia, parís.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. & TOMLINSON, P.B., 1978. Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis. Springer-Verlag, 441 pp.

HOLDRIDGE, L. A. 1967. Life Zone Ecology. San José, Costa Rica. Rev. Tropical Science Center. 206 pp.

JIMÉNEZ, N. N., GARCÍA, T., & GÓMEZ, G. D. 2009. Estructura y composición de la comunidad de orquídeas en dos zonas de la Reserva Natural "La Montaña del Ocaso" Quimbaya-Quindío. *Rev. Investigación. Universidad del Quindío-Armenia, Colombia*. No (19): 122- 134

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. 2002. Plant systematics: a phylogenetic approach, Second Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 576 pp

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. 2008. Plant systematics: a phylogenetic approach, third edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 579 pp

KENRICK, P & PR CRANE. 1997. *The origin and early diversification of land plants: A cladistics study* Smithsonian Institution Press, Washington, DC. Rev. Nature, Macmillan Publishers. Vol. 389:39 pp

LUTTGE, U., KLUGE, M. & BAUER, G. 1997. Botánica. Madrid: McGraw Hill Interamericana. 315:319

MARTÍNEZ, X. 2009. Historia Evolutiva de las Plantas. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá – Colombia. 117 pp.

MOLINA, C. H., MOLINA, E. J. 2010. La reserva natural El Hatico. Ganadería competitiva y sostenible basada en el silvopastoreo intensivo. Rev. Federación Nacional de Ganaderos. (<http://www.cipav.org.co/cipav/new/ejmolin/index.html>)

NICHOLS, D. & GONZÁLEZ, E. 1992. Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica. OET-DGF-UNED. Costa Rica.. 84 p.

O'CONNEL, M. B. & KELTY, M. 1993. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. Heron Publishing. Victoria, Canada. Rev. Tree Physiology. 14: 89:102

OLDEMAN, R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire n° 73. Paris: O.R.S.T.O.M, 204 pp

PERRETA, M. G. & VEGETTI, A. C. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares una revisión. Gayana Botánica. 62 (1): 9:19

PRÉVOST, M. F. 1967. Architecture de quelques *Apocynaceae* esligneuses. Mém. Soc. Bot. Fr., 114: 24-36.

PRUSINKIEWICZ, P. & ROLLAND - LAGAN, A. G. 2006. Modeling plant morphogenesis. Department of Computer Science, University of Calgary, Alberta, Canada Science. Direct. Rev. Elsevier. 6 pp.

RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995. Genepop (version 1.2) population genetics software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86: 248-249.

SEITZ, R. A. 1995. Manual da Poda de Espécies Arbóreas Florestais. FUPEF- Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná. Curitiba, Brasil. FUPEF. 88 pp

STECCONI, M., 2006. Variabilidad arquitectural de especies nativas de *Nothofagus* de la Patagonia (*N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombeyi*). Ph.D. Thesis, Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 162 pp.

TOMLINSON, P. B. 1983. "*Tree Architecture: New approaches help to define elusive biological property of tree form*". 9 pp.

VESTER, H. 1997. The trees and the forest. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forest (ARACUARA, COLOMBIA). Universidad de Harvard. Academic Proesfschrift. 179p.

VESTER, F. H. 2002. Modelos Arquitectónicos en la Flora Arbórea de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma del Estado de México. Sociedad Biológica de México. 71. 45:57

YEANG, K. 1999. *Proyectar con la Naturaleza*, editorial Barcelona, España. 193 pp

RESPONSABLE _____

ASISTENTES _____

ARBOL # _____

FECHA	HORA		TIEMPO			COORDENADAS	
DD/MM/AA	INICIO	FINAL	SOLEADO	NUBLADO	LLUVIOSO	''	'
/ /	:	:				:	:

	1	2	3	MEDIA
ALTURA OBSERVADOR				
ANGULO CLINOMETRO				
DISTANCIA ARBOL				
ALTURA ARBOL				
CAP				