



Efecto de onda y fenómeno de timidez en bosques homogéneos de *Alnus acuminata*

Wave effect and shyness phenomenon in homogeneous forests of *Alnus acuminata*

Jesús Mao Estanislao Aguilar-Luna^{1*}, Noé Cabrera-Barbecho¹, Benjamín Barrios-Díaz¹ y Juan Manuel Loeza-Corte²

¹ Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Complejo Regional Norte. Tetela de Ocampo, Puebla, México.

² Universidad de la Cañada. Ingeniería en Agroindustrias. Teotitlán de Flores Magón, Oaxaca, México.

* Autor de correspondencia.
mao.aguilar@correo.buap.mx

RESUMEN

El efecto de onda y el fenómeno de timidez en *Alnus acuminata* (Kunth) son parámetros de copa raramente estudiados, pero importantes en la calidad de la madera de árboles en pie, por lo cual, se realizó un modelaje morfométrico de las copas de *A. acuminata* en bosques homogéneos en la Sierra Norte de Puebla. En 20 sitios rectangulares de 1000 m², se evaluó: altura total (AT), diámetro normal (DN), diámetro de copa (DC) y cobertura de copa (CC). A los datos que no cumplieron el supuesto de normalidad, se les aplicó la prueba de Kruskal Wallis; para los que sí cumplieron, se empleó el análisis de varianza (ANOVA), con pruebas de comparación de medias por Tukey ($\alpha \leq 0.05$). El índice de valor forestal fue de 14.99, por lo que su estructura bidimensional es normal, con base en DN, AT y CC. Su índice de esbeltez promedio fue de 93.52, lo que hace al arbolado poco estable al daño mecánico. El índice de espacio vital fue de 38.92, es alto y evidencia un mejor desarrollo de los árboles con baja competencia intraespecífica. A nivel del dosel se observó un patrón que sigue un efecto de onda ascendente, oscilatorio y constante, en grupos de 10 árboles. El fenómeno de timidez mostró una apertura de grieta promedio de 27.39 cm entre copas, por lo cual, este fenómeno se encuentra bien definido para la especie. Se concluye que en las copas de *A. acuminata*, se observa el efecto de onda como consecuencia de la desigualdad en la adquisición de recursos, pero una forma de minimizar esta desigualdad es mediante el fenómeno de timidez botánica.

PALABRAS CLAVE: aile, bosques homogéneos, dosel forestal, esbeltez, espacio vital, valor forestal.

ABSTRACT

Wave effect and the shyness phenomenon in *Alnus acuminata* (Kunth) are canopy parameters rarely studied, but they are important in wood quality for standing trees, therefore, a morphometric modeling of crowns for *A. acuminata* was carried out in homogeneous forests in the Northern Sierra of Puebla. In 20 rectangular areas of 1000 m², it was evaluated: total height (TH), diameter at breast height (DBH), crown diameter (CD) and canopy coverage (CC). To the data that did not meet the normality assumption, the Kruskal Wallis test was applied; for those who did, the analysis of variance (ANOVA) was used, with tests of mean comparison by Tukey ($\alpha \leq 0.05$). The forest value index was 14.99, whereby its two-dimensional structure is normal, based on the DBH, TH and CC. The average slenderness index was 93.52, making the trees not stable to mechanical damage. The vital space index was 38.92, which is high and shows a better development of the trees with low intraspecific competition. At the canopy level, we observed a pattern that follows a rising wave effect, oscillatory and constant in groups of 10 trees. The shyness phenomenon showed an average crack opening of 27.39 cm between crowns whereby this phenomenon is well-defined for the species. It is concluded that in the cups of *A. acuminata*, the wave effect occurs because of the inequality in the acquisition of resources, and one way to minimize this inequality is through the phenomenon of botanical shyness.

KEYWORDS: Andean alder, homogeneous forest, forest canopy, slenderness, vital space, forest value.

INTRODUCCIÓN

Se trata de una especie pionera de rápido crecimiento y madera suave que, en la Sierra Norte de Puebla, se utiliza principalmente para la fabricación de cucharas, artesanías e instrumentos musicales; pero debido a su amplia explotación, la estructura y composición de los bosques donde se le encuentra ha cambiado. Las copas de los árboles que están en proximidad cercana forman el dosel de un bosque. Este dosel cumple una función importante en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que deja pasar al sotobosque (Cabrelli, Rebottaro y Effron, 2006); además influye en la mortalidad de las ramas (autopoda), así como en el tamaño y forma del fuste (Delagrange, Messier, Lechowicz y Dizengremel, 2004).

Las copas, de acuerdo con su posición social dentro del rodal o bosque, pueden ser: dominantes, codominantes, intermedias y suprimidas (Tourn, Barthèlèmy y Grosfeld, 1999); su forma y dimensión reflejan el vigor de un árbol y las relaciones interdimensionales (espacio vertical, competencia, estabilidad, vitalidad y productividad); así como otras poco conocidas (efecto de onda y fenómeno de timidez) (Jacobs, 1955), y diseño arquitectónico, que delimita la posición espacial de los individuos dentro del vecindario, para permitir o no su coexistencia dentro del dosel (Báez-Hernández, Herrera-Meza, Vázquez-Torres, Aquino-Bolaños y Martínez, 2016). Lo cual se refleja en las relaciones alométricas entre los distintos atributos de tamaño (Poorter *et al.*, 2010) y su significado adaptativo respecto a su ambiente (Frankino, Zwaan, Stern y Brakefield, 2005).

El efecto de onda se ha observado en algunas especies como: *Kochia scoparia* (L.) Schrad. (Franco y Harper, 1988); *Pinus taeda* L. (Zeide, 2011); *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus excelsior* L., *Carpinus betulus* L., y *Tilia cordata* Mill. (Hajek, Seidel y Leuschner, 2015); *Larix decidua* Mill. (Feng-Lu, Fang, Xi-Ping, Hou-Jiang y Xing-Kai, 2017), debido a que extienden sus copas más allá de su espacio de crecimiento asignado; mientras que otras, ceden parte de ese espacio a las especies dominantes, este efecto puede describirse como

una onda de período constante (Zeide, 2011; Ibáñez-Moreno *et al.*, 2012).

Zeide (1993), al estudiar los bosques naturales en el sur de Estados Unidos de América, observó que alrededor de un árbol dominante suele haber un anillo de árboles suprimidos; a su vez, los árboles en el próximo anillo concéntrico se comportan como dominantes, y así sucesivamente. El efecto general lo describió como una "onda de densidad" que se amortigua con la distancia y se propaga en todas las direcciones desde los árboles dominantes. La distribución espacial de árboles dominantes y suprimidos no es aleatoria, pero puede mostrar una gran regularidad; esto se ha demostrado donde la distribución de los árboles es muy regular (Weiner y Thomas, 2001). Por lo que la aparición de un patrón espacial, en los árboles individuales que están distanciados equitativamente, se puede analizar mediante un análisis espectral (Cao, Chen, Tian y Feng, 2016). Pero, el desarrollo del patrón espacial no solo se presenta en los árboles que están espaciados equitativamente, sino cada vez que ellos compiten (por agua, energía solar, nutrientes y espacio físico), independientemente del régimen de plantación (Binkley, 2004; Serrada, 2008).

Por lo cual, el fenómeno de timidez se observa en cierto grupo de árboles (de la misma especie), que mantienen sus copas alejadas entre sí; para respetar una distancia que se conoce como "grieta de timidez". También se conoce como "*canopyal sensagement*", "*crown shyness*" o "copas tímidas". "*Crown shyness*" fue el término dado por el biólogo australiano Maxwell Ralph Jacobs, él estudió los patrones de timidez en eucalipto y llegó a la conclusión de que los brotes eran sensibles a la fricción de las ramas provocadas por el viento, lo que ocasionaba claros en el dosel (Jacobs, 1955).

En ese sentido, las ramas de los árboles (de una misma especie) se ven dañadas al momento de la fricción, por lo cual optan por dejar un espacio entre las copas y así evitar el daño de tejidos que podría limitar su crecimiento (Hajek *et al.*, 2015). Además, los árboles cuentan con fotorreceptores para beneficiarse de una mayor cantidad de



energía solar disponible, para dejar así las llamadas "ranuras de timidez", que pueden llegar a medir entre 10 cm y 50 cm, cuyo objetivo según Binkley (2004) es evitar la competencia por energía solar, un recurso limitante en el desarrollo y la productividad de los árboles.

Siempre que los árboles compiten (inter e intraespecíficamente), desarrollan una jerarquía de dominancia y supresión (Farrior, Bohlman, Hubbell y Pacala, 2016). Si la competencia por recursos (agua, energía solar y nutrimentos) limita el espacio físico de crecimiento, cada árbol individual debería crecer hasta que su peso sea proporcional al tamaño de su espacio disponible inmediato (Weiner y Thomas, 2001). En el caso de la timidez botánica, esta solo se observa donde hay competencia intraespecífica, aun con dominancia y supresión; pues la apertura de copa actúa como un mecanismo de defensa y de autoprotección (Rudnicki, Lieffers y Silins, 2003; Binkley, 2004).

Algunos científicos creen que este fenómeno se debe a una aleopatía (por compuestos orgánicos volátiles) que coordinan ciertos procesos como el crecimiento (Coley, 1988). Otra explicación es que permite que la energía solar penetre mejor en el bosque y proporcionar una ventaja evolutiva selectiva frente a las enfermedades contagiosas, así como a la propagación de insectos, cuyas larvas se alimentan de las hojas (Farrior *et al.*, 2016). Así, los árboles tímidos tendrán menos probabilidad de contagiarse de alguna enfermedad o plaga, a pesar de encontrarse espacialmente en una distribución densa (Jacobs, 1955; Goudie, Polsson y Ott, 2009).

OBJETIVOS

El objetivo fue realizar un modelaje morfométrico de las copas de *Alnus acuminata* (Kunth) (efecto de onda y fenómeno de timidez) en bosques homogéneos en la Sierra Norte de Puebla para lo cual se planteó la siguiente hipótesis: el comportamiento de las copas de *A. acuminata* al encontrarse en competencia intraespecífica, permitirá entender mejor el efecto de onda y el fenómeno de timidez como estrategias de crecimiento dentro del gradiente vertical y horizontal del dosel, en diferentes ecorregiones de la Sierra Norte de Puebla.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Sierra Norte de Puebla es una región caracterizada por zonas montañosas, se encuentra al noroeste del estado, colinda con Veracruz al Norte, con Hidalgo y Tlaxcala al Oeste. Es la segunda región del estado de Puebla más habitada, debido a las buenas condiciones naturales y socioculturales. Su extensión territorial es de 5903.5 km² y la integran 65 municipios (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi], 2014).

Predominan los climas: cálido húmedo [A(C)f y A(C)m], cálido subhúmedo [A(C)w₀, A(C)w₁ y A(C)w₂], templado húmedo [C(m) y C(f)], templado subhúmedo [C(w₀), C(w₁) y C(w₂)]. La temperatura media anual va de 12 °C a 18 °C, la del mes más frío va de 3 °C a 18 °C. La precipitación del mes más seco es < 40 mm; el porcentaje de precipitación invernal, con respecto a la anual, es < 5 mm (García, 2004). Las heladas casi siempre se presentan con una frecuencia de 20 días a 40 días al año; la máxima incidencia de estas se concentra en el periodo de diciembre a enero.

Acompañan al paisaje, la neblina en las partes altas y la humedad con lluvia durante todo el año (Inegi, 2014). Está compuesta por bosques mixtos de pinos y asociación pino-encino, las especies sobresalientes son: *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham., *Pinus ayacahuite* Ehren., *Quercus rugosa* Née, *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham., *Alnus acuminata* Kunth, *Cupressus lindleyi* Klotzsch ex Endl., *Taxodium mucronatum* Ten., y *Juniperus deppeana* Steud. (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [Conabio], 2011).

Sitios de muestreo

Los sitios fueron establecidos en distintas ecorregiones de la Sierra Norte de Puebla (Tabla 1). Fueron parcelas rectangulares de 20 m × 50 m con un diseño de muestreo por conglomerados. Los criterios para delimitar los sitios consistieron en cumplir con los atributos homogeneidad, densidad, pureza, altura total (AT), diámetro normal (DN),

diámetro de copa (DC) y cobertura de copa (CC); en bosques homogéneos incoetáneos sin perturbación antrópica. Para el posicionamiento y ubicación de los sitios se utilizó un GPS (SOUTH S750-G2®). Se utilizó el software ArcView®, para plasmar la ubicación de los sitios (Fig. 1).

Muestreos de árboles

Los municipios elegidos para el muestreo abarcan 2036 km², para ello se utilizó una intensidad de muestreo de 1% del total de los municipios (Conabio, 2011). La medición se realizó en invierno (diciembre-2017, enero y febrero-2018), porque en esta época los árboles no tienen hojas y se pueden observar mejor sus órdenes de ramificación, el efecto de onda y el fenómeno de timidez. La clasificación de los árboles, según su DN fue: brinzal (< 5 cm); monte bravo (de 6 cm a 12 cm); vardascal (de 13 cm a 30 cm); alto latizal (de 31 cm a 50 cm) y fustal (> 50 cm).

Variables de respuesta

Índice de valor forestal (ÍVF). Se determinó mediante la suma de valores relativos de DN, AT y CC (Corella *et al.*, 2001). Las AT se midieron con un hipsómetro/telémetro

Nikon Laser Forestry Pro®, las mediciones de copa con un cinta métrica Stanley®, los DN con una forcípula con láser verde (800 mm Haglof®).

Índice de esbeltez (ÍE). Según Serrada (2008), expresa el grado de estabilidad de la masa forestal, y fue estimado con la fórmula siguiente:

$$\text{ÍE} = \frac{AT}{DN} \times 100$$

donde:

AT = altura total del árbol

DN = diámetro normal (1.30 m)

Índice de espacio vital (ÍEV). Considera dos indicadores básicos del desarrollo o morfología de un árbol, consecuencia de la espesura en que vive o ha vivido (Arias, 2005; Serrada, 2008). Fue estimado con la fórmula siguiente:

$$\text{ÍEV} = \frac{DC}{DN} \times 100$$

donde:

DC = diámetro de copa

DN = diámetro normal (1.30 m)

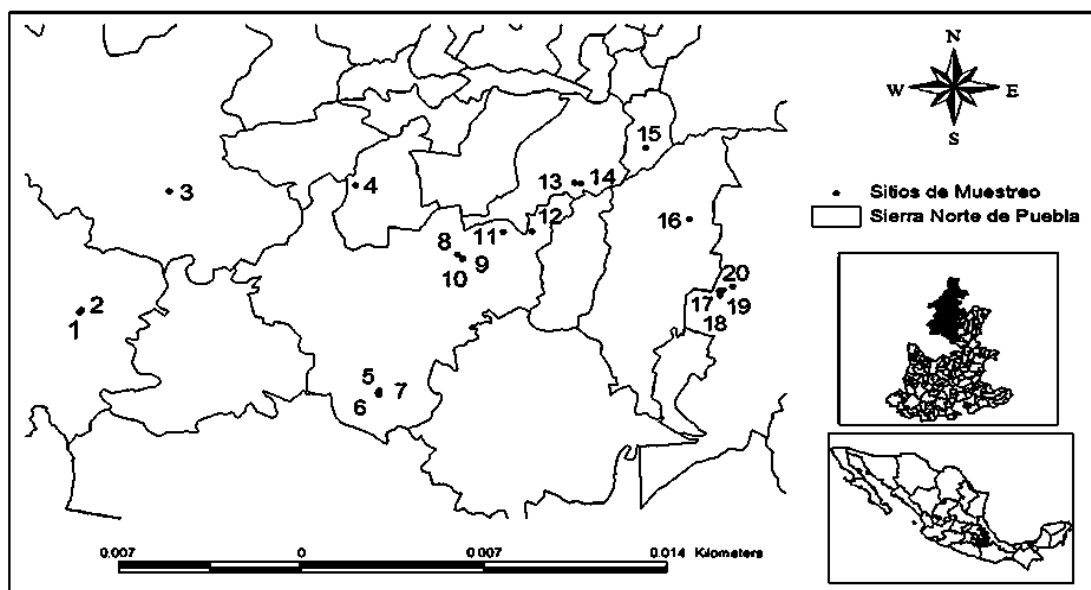


FIGURA 1. Posicionamiento de los sitios muestreados en la Sierra Norte de Puebla.



TABLA 1. Posición geográfica de los sitios de muestreo en la Sierra Norte de Puebla.

<i>Clave de sitio</i>	<i>Municipio</i>	<i>Altitud m snm</i>	<i>Coordenadas geográficas</i> <i>latitud longitud</i>	
1-Ch1	Chignahuapan 1	2298	19°48'24"	98°01'47"
2-Ch2	Chignahuapan 2	2300	19°48'30"	98°01'41"
3-Zt1	Zacatlán	2071	19°54'38"	97°57'34"
4-Cu1	Cuautempan	1499	19°54'53"	97°48'55"
5-Zo1	Tetela de Ocampo (Zontecomapan 1)	2178	19°51'04"	97°43'59"
6-Zo2	Tetela de Ocampo (Zontecomapan 2)	2164	19°51'05"	97°43'58"
7-Zo3	Tetela de Ocampo (Zontecomapan 3)	2206	19°51'17"	97°44'12"
8-Zi1	Tetela de Ocampo (Zitlalcuautla 1)	2287	19°44'18"	97°47'56"
9-Zi2	Tetela de Ocampo (Zitlalcuautla 2)	2264	19°44'10"	97°47'58"
10-Zi3	Tetela de Ocampo (Zitlalcuautla 3)	2319	19°44'03"	97°47'55"
11-Ca1	Tetela de Ocampo (Carreragco 1)	1625	19°52'28"	97°40'46"
12-Ca2	Tetela de Ocampo (Carreragco 2)	1696	19°52'25"	97°42'04"
13-Xo1	Xochitlán de Vicente Suárez 1	1564	19°54'54"	97°38'27"
14-Xo2	Xochitlán de Vicente Suárez 2	1544	19°54'57"	97°38'44"
15-Na1	Nauzontla	1752	19°56'42"	97°35'26"
16-Zp1	Zacapoaxtla	2104	19°53'01"	97°33'25"
17-Tq1	Tlatlauquitepec 1	2069	19°49'30"	97°31'27"
18-Tq2	Tlatlauquitepec 2	2158	19°49'20"	97°31'54"
19-Tq3	Tlatlauquitepec 3	2122	19°49'17"	97°32'05"
20-Tq4	Tlatlauquitepec 4	2111	19°49'05"	97°32'02"

Efecto de onda (EO). Dentro de cada rodal, se trabajó con grupos de 10 árboles (monopódicos, sin malformaciones, sin presencia de plagas o enfermedades y sin daños por incendios o rayos). En proximidad cercana, se observaron por lo alto y por lo bajo (el sistema de muestreo fue selectivo y se aplicó un método no destructivo). Finalmente se analizó la tendencia del patrón que siguió el efecto de onda y sus posibles cambios o similitudes con otros sitios,

con el uso del Modelo de Optimización Múltiple en Superficies de Respuesta (Montgomery, 2006).

Fenómeno de timidez (FT). Para estudiar el fenómeno de timidez botánica (apertura de grieta), se analizaron rodales homogéneos de *A. acuminata*, ya que en los heterogéneos las especies tienden a entrelazar sus ramas con lo cual se dificultan las observaciones debido a la competencia interespecífica. Se capturó la apertura de grieta existente entre copas, mediante imágenes aéreas desde el

sotobosque con cámara digital Nikon B500® y desde el dosel con el dron DJI Phantom 4 Pro®; se utilizó como medida de referencia una cuerda graduada, entre copa y copa. Los tamaños de apertura fueron definidos de la siguiente forma: N₀: Apertura de grieta ausente. N₁: de 0 cm a 10 cm. N₂: de 11 cm a 30 cm. N₃: de 31 cm a 50 cm. N₄: > 51 cm de apertura. Para conocer los tamaños de apertura, se trabajó con el software Image Tool Portable®; donde se trasladaron las imágenes tomadas (lo cual incluyó una apertura con distancia conocida) y se procedió a realizar la conversión de píxeles a centímetros.

Análisis estadístico

A los datos que no cumplieron el supuesto de normalidad, se les aplicó la prueba de Kruskal Wallis (Montgomery, 2006). Para los datos que cumplieron el supuesto de normalidad y de homogeneidad, se empleó el análisis de varianza (ANOVA), con pruebas de comparación de medias por el método de Tukey ($\alpha \leq 0.05$), independientes para cada sitio de muestreo. Se trabajó con el software Minitab® 18 (Minitab, 2018).

RESULTADOS

Valor forestal, esbeltez y espacio vital

Verticalmente, la estructura forestal de *A. acuminata* estuvo representada por cinco etapas de desarrollo: brinzal, monte

bravo, vardascal, alto latizal y fustal (Fig. 2a). En ningún sitio se observaron, al mismo tiempo, las cinco etapas de desarrollo; sin embargo, 60% de los diámetros poblacionales tuvieron un DN > 31 cm (bosques con un alto valor comercial); mientras que las plántulas fueron escasas y solo representaron 2.32% de la población total (baja regeneración por monte alto). Los árboles con DN > 31 cm se encontraron en los sitios: 2-Ch2, 3-Zt1, 5-Zo1, 11-Ca1 y 14-Xo2; mientras que en el resto de los sitios los DN predominantes fueron de 6 cm a 30 cm, lo cual representó 37.75% de la población estudiada. Los DN > 50 cm solo representaron 4.57% de la población en estudio (2474 árboles).

El ÍVF fue más alto en el sitio 2-Ch2, ecorregión con bosques de niebla caracterizada por tener árboles con DN, AT y CC de mayor tamaño que en los demás sitios (Tabla 2). Mientras que el sitio con el valor más bajo fue: 9-Zi2 (10.49), ubicado en zonas ribereñas, aunque este no obtuvo los menores DN, AT y CC en sus individuos; pero si tuvo una alta regeneración natural (hasta 327 árboles·ha⁻¹) con predominio en etapa de brinzal.

La mayoría de los sitios tuvieron un arbolado poco estable al daño mecánico, a la presencia de vientos fuertes o huarances, puesto que las medias del ÍE entre las poblaciones son estadísticamente diferentes ($\alpha \leq 0.05$); solo los sitios 3-Zt1, 10-Zi3, 11-Ca1, 14-Xo2, 19-Tq3 y 20-Tq4, tuvieron ÍE normales (de 63.75 a 79.33).

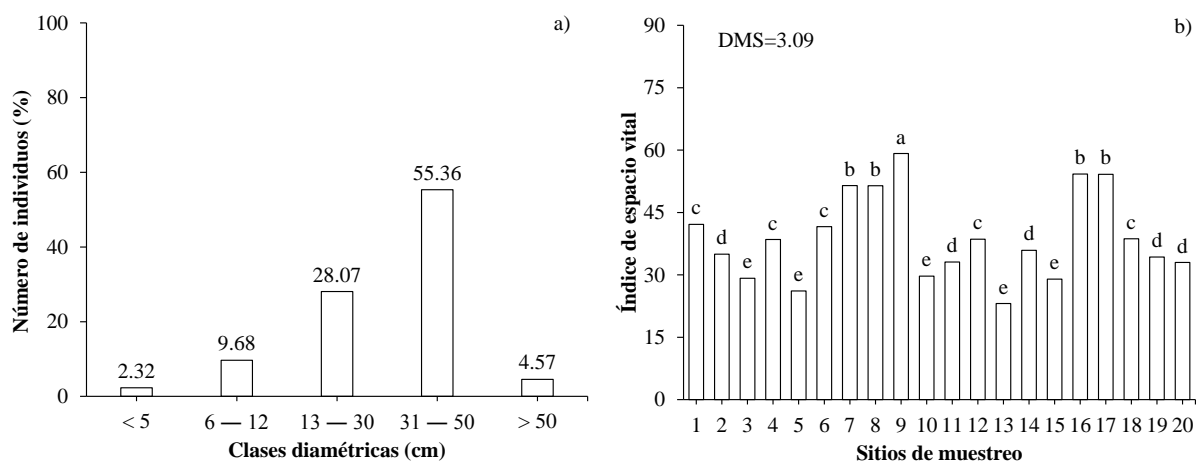


FIGURA 2. Etapas de desarrollo (n= 2474 árboles) (a), e ÍEV (b), en 20 sitios muestreados para *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla.

TABLA 2. Valor forestal y esbeltez de *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla.

Sitio	Diámetro relativo (%)	Altura relativa (%)	Cobertura relativa (%)	Índice de Valor Forestal	Índice de Esbeltez
1-Ch1	4.42	4.05	4.26	12.73	81.35
2-Ch2	6.00	6.32	9.74	22.06	90.66
3-Ztl	6.84	5.38	9.15	21.37	72.74
4-Cu1	4.29	4.92	7.57	16.79	105.40
5-Zo1	6.02	5.72	3.60	15.33	82.61
6-Zo2	5.11	5.14	2.43	12.68	87.24
7-Zo3	3.69	5.64	4.34	13.67	141.11
8-Zil	3.42	5.86	5.03	14.30	153.92
9-Zi2	3.93	3.90	2.66	10.49	86.85
10-Zi3	5.24	4.48	5.36	15.09	79.33
11-Ca1	6.78	5.05	7.71	19.54	63.75
12-Ca2	3.30	3.83	5.82	12.95	100.09
13-Xo1	5.82	5.53	4.62	15.97	84.72
14-Xo2	6.59	5.65	2.71	14.96	78.30
15-Na1	5.73	5.17	3.81	14.70	83.05
16-Zp1	3.16	4.80	3.93	11.88	135.50
17-Tq1	4.42	5.28	4.11	13.80	107.91
18-Tq2	4.65	4.81	4.12	13.57	88.62
19-Tq3	5.53	4.23	3.26	13.02	70.70
20-Tq4	5.08	4.25	5.76	15.09	76.55
	100	100	100	300	$\mu = 93.52$

El ÍE promedio para los bosques naturales de *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla fue de 93.52 (fuera de lo normal y cercano al crítico); por cada cm de diámetro que incrementa el árbol, se tiene un aumento de 93.52 cm en promedio en AT. Los DN oscilaron entre 11.65 cm y 25.23 cm en promedio para todos los sitios, mientras que las AT fueron de 12.43 m a 20.14 m (Fig. 3).

Fue en el sitio 9-Zi2 (Tetela de Ocampo localidad Zitlalcuautla) donde los árboles de *A. acuminata* se desarrollaron con poca competencia (ÍEV= 59.17); mientras que los sitios 3, 5, 10, 13 y 15 fueron los que tuvieron los ÍEV más bajos, es decir, los sitios con mayor competencia inter e intraespecífica; para tener un promedio de 38.92 en la Sierra Norte de Puebla (Fig. 2b).

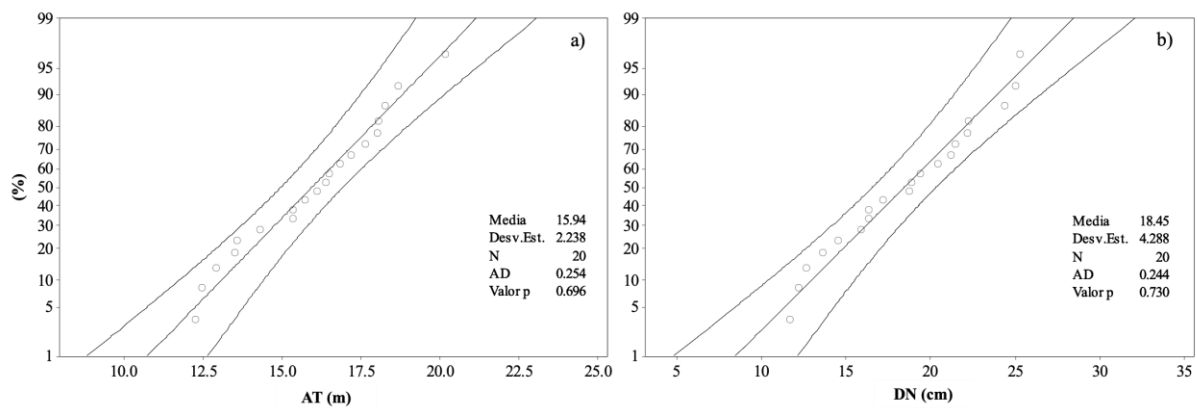


FIGURA 3. Probabilidad normal con un índice de confianza del 95%, para AT (a) y para DN (b), en árboles de *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla.

Efecto de onda y fenómeno de timidez

El efecto de onda siguió una tendencia oscilatoria donde uno fue dominante, cuatro codominantes, tres intermedios y dos suprimidos, lo cual es una generalidad para los bosques homogéneos de *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla (Fig. 4).

De 2474 árboles muestreados, 247 fueron dominantes, sus copas grandes se encontraron por encima del nivel general del dosel forestal, recibían energía solar vertical plena y parcialmente de forma lateral; 990 fueron codominantes, sus copas medianas formaron parte del nivel general del dosel, les llegaba energía solar vertical plena y poca de forma lateral; 742 fueron intermedios, sus copas chicas se extendieron bajo el dosel formado por los codominantes, absorbían poca energía solar verticalmente y nada de forma lateral; 495 fueron suprimidos, sus copas chicas se ubicaron completamente bajo el nivel general del dosel, sin recibir energía solar.

El fenómeno de timidez se puede observar mejor en la época del año en que los árboles no tienen hojas (por ser una especie caducifolia) (Fig. 5a); aunque la grieta pudo observarse aún con follaje bien desarrollado e independientemente del nivel del dosel, al incluir a los árboles dominantes, codominantes, intermedios y suprimidos (Fig. 5b).

En 25% de los sitios se tuvo una apertura de grieta > 30 cm (la más amplia observada), en los sitios: 2-Ch2, 10-Zi3, 13-Xo1, 15-Na1 y 20-Tq4. El otro 75% de los sitios se tuvo una apertura de entre 20 cm y 30 cm, en los sitios: 1-Ch1, 3-Zt1, 4-Cu1, 5-Zo1, 6-Zo2, 7-Zo3, 8-Zi1, 9-Zi2, 11-Ca1, 12-Ca2, 14-Xo2, 16-Zp1, 17-Tq1, 18-Tq2 y 19-Tq3. A lo largo de la Sierra Norte de Puebla, no hubo distinción amplia entre los sitios para una mayor o menor apertura de grieta en copas de *A. acuminata*; el tener un promedio de 27.39 cm de apertura observable entre una copa y otra (Fig. 5c).

DISCUSIÓN

Valor forestal, esbeltez y espacio vital

El valor forestal más alto para *A. acuminata* se presentó en aquellos sitios de la Sierra Norte de Puebla, donde hay bosques de niebla o bosque mesófilo de montaña, caracterizado por tener una alta concentración de niebla especialmente a nivel del dosel. Aunque en todos los sitios, se mostró un patrón espacial bidimensional y tridimensional como resultado de la competencia intraespecífica, se producen modelos que se repiten a nivel de copas (Franco y Harper, 1988; Zeide, 2011).

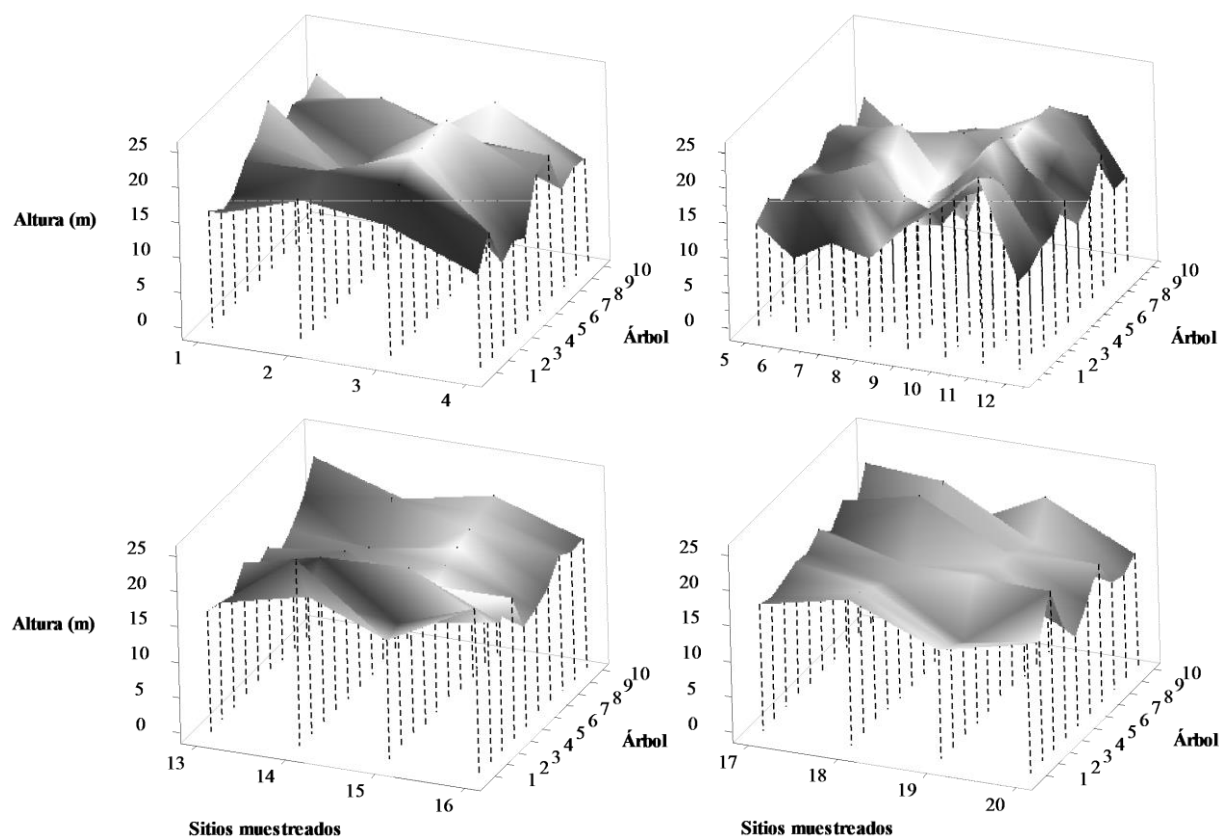


FIGURA 4. Efecto de onda en superficie de respuesta expresado para *A. acuminata* en sitios de muestreo en la Sierra Norte de Puebla. Del 1 al 4: Chignahuapan, Zacatlán y Cuautempan. Del 5 al 12: Tetela de Ocampo. Del 13 al 16: Xochitlán de Vicente Suárez, Nauzontla y Zacapoaxtla. Del 17 al 20: Tlatlauquitepec.

A nivel del sotobosque, de una muestra de 2474 árboles hubo 495 suprimidos, lo que sugiere que las plantas jóvenes se pueden adaptar a un ambiente sombreado; sin embargo, esta especie se desarrolla mejor a plena exposición solar (Conabio, 2011). El crecimiento de la copa de *A. acuminata* es angosta, irregular y abierta, en individuos con menor competencia por espacio físico y energía solar (por ejemplo: los ubicados en los bordes), aunque esta se puede desarrollar desde la base; sin embargo, en bosques homogéneos los árboles alcanzan una AT mayor, con una proporción de fuste libre de ramas y nudos debido a una poda natural (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza [Catie], 1995).

Los crecimientos en DN y AT pueden aumentar solo con presentarse una apertura del dosel, debido a una mayor tasa fotosintética (Binkley, 2004). Si bien, esta especie se

puede establecer en bosques de galería (en la ribera de los ríos), no se trata de una especie hidrófita; sino más bien de una especie de rápido crecimiento, heliófila y de madera suave que necesita mucha agua para su desarrollo (Catie, 1995). En los bosques de galería del río Xaltatempa, puede encontrarse asociada a *Ligustrum japonicum* Thunb., *Parathesis serrulata* (Sw.) Mez., *P. patula*, *Platanus mexicana* Moric. y *Q. rugosa*; y tener un valor forestal alto, solo inferior a *P. mexicana* (Aguilar-Luna, Loeza-Corte, García-Villanueva y Hernández-Fernández, 2018).

La estructura vertical de *A. acuminata* es de gran importancia para su desarrollo en los bosques homogéneos de la Sierra Norte de Puebla, donde se desarrollan árboles altos y con fuste relativamente delgado ($\bar{IE} = 93.52$); sin embargo, este \bar{IE} los ubica fuera de lo normal y cercano a lo crítico, puesto que los valores normales son cercanos a

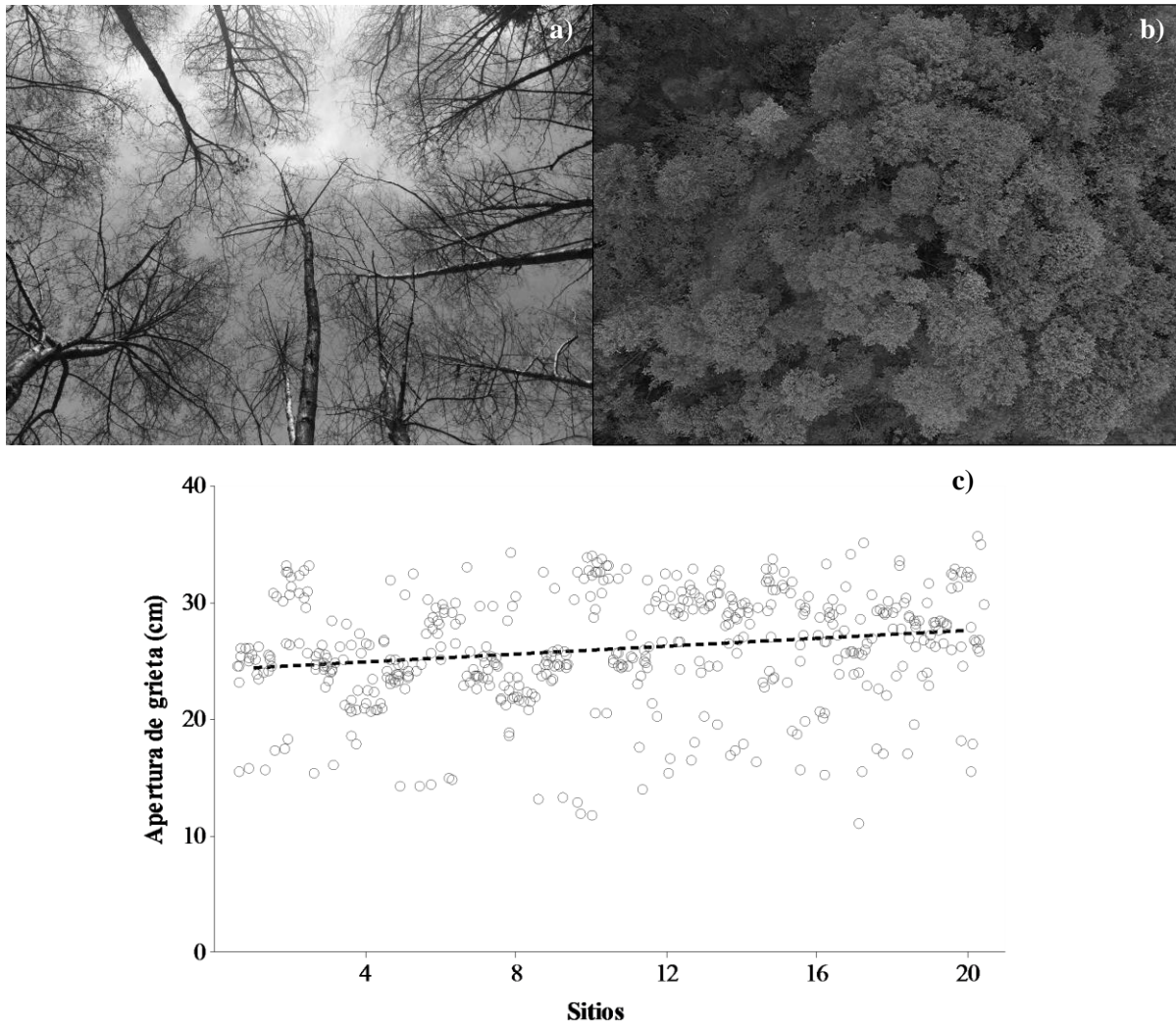


FIGURA 5. Apertura de grieta (fenómeno de timidez) en copas de *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla; copas sin follaje otoño-invierno (a), copas con follaje primavera-verano (b); y dispersión de los tamaños de apertura en las copas (n= 2474) (c).

70 y los críticos son superiores a 100 (Serrada, 2008). En un estudio comparativo con *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake, en el clima cálido-húmedo de Huimanguillo, México, se obtuvieron ÍE de $114 \text{ cm} \cdot \text{cm}^{-1}$, $118 \text{ cm} \cdot \text{cm}^{-1}$ y $122 \text{ cm} \cdot \text{cm}^{-1}$ (Hernández-Ramos *et al.*, 2017); resultados semejantes fueron obtenidos con *Eucalyptus nitens* H. Deane & Maiden, con un ÍE= 124 (Díaz, Espinosa, Valenzuela, Cancino y Lasserre, 2012); con *Hieronyma alchorneoides* L., con un ÍE= 111 y con *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell, con un ÍE= 106 (Arias, 2005).

Así entonces, al tener un valor de esbeltez alto, los árboles son poco estables al daño mecánico (Nájera-Luna y

Hernández-Hernández, 2008), se asume que son delgados y que se debe tener cuidado al aplicar intensidades de aclareo fuertes (Arias, 2005; Díaz *et al.*, 2012). A pesar de ello, la altura promedio ($AT= 15.94 \text{ m}$) y el diámetro promedio ($DN= 18.44 \text{ cm}$), sugieren una relación baja (0.86), lo cual está asociado con árboles cónicos, es decir, más esbeltos (Hernández-Ramos *et al.*, 2017); que pueden ser más resistentes a vientos fuertes, nieve y huracanes (Wilson y Oliver, 2000). La presencia de reiteraciones basales especialmente en árboles suprimidos es consecuencia directa de una alta densidad de población ($1237 \text{ árboles} \cdot \text{ha}^{-1}$) debido a la competencia por energía



solar y nutrimentos; ya que un déficit de energía solar sobre las copas puede producir una disminución en su rendimiento (Hajek *et al.*, 2015).

El ÍEV expresa cuántas veces fue mayor el DC que el DN, en relación con la ocupación que necesita este para desarrollarse sin competencia (Ibáñez-Moreno *et al.*, 2012), este índice creció a medida que el árbol engrosa en su diámetro (Arias, 2005; Nájera-Luna y Hernández-Hernández, 2008). En los bosques homogéneos con *A. acuminata* en la Sierra Norte de Puebla, fue común la competencia intraespecífica ya que en los sitios se observaron variantes en el crecimiento con efectos densodependientes, supeditados a un mayor espacio para el desarrollo individual (Vacchiano, Derose, Shaw, Svoboda y Motta, 2013).

El tamaño absoluto de *A. acuminata* fue una medida de su potencial productivo y reproductivo, pero este potencial solo se manifiesta si puede evitar que otros árboles adyacentes lo sobrepongan y sombreen, razón por la cual, por cada grupo de 10 árboles; solo uno fue dominante. AT, DC y CC menores en árboles adyacentes, pueden ser más evidentes con el tiempo, y probablemente decisivas en el resultado final de la dominancia y la supresión (Binkley, 2004); aunque los árboles tengan casi la misma altura o con una diferencia de algunos milímetros, esto es decisivo ya que al superponerse una hoja encima de otra, fotosintetiza más (Renshaw y Ford, 1984); lo cual confiere ventajas competitivas, ya que especies con individuos más altos que sus vecinos pueden interceptar más luz (Báez-Hernández *et al.*, 2016).

Esas pequeñas diferencias en AT favorecieron la formación de patrones en gradientes espaciados, lo que permitió que la transmisión de los efectos de competencia (desigualdad en la adquisición de recursos) se presentara a medida que los árboles a lo largo del gradiente comenzaron a interferir con sus vecinos en diferentes momentos. Según Ibáñez-Moreno *et al.* (2012), de la competencia entre árboles, se puede predecir una correlación negativa en el crecimiento de árboles vecinos, y un aumento en el tamaño de aquel árbol con un espacio físico disponible cada vez mayor.

Efecto de onda y fenómeno de timidez

Para determinar el patrón del efecto de onda en *A. acuminata*, fue útil la clasificación de las copas, que además sirvió como parámetro para juzgar el vigor y la madurez del árbol o del sitio; lo cual puede servir en un futuro, para prescribir algunas cortas de diferente tipo (liberación, aclareo, regeneración, etc.). El patrón que siguió el efecto de onda en esta especie tuvo un movimiento ascendente, oscilatorio y constante en su dosel; que se presentó en grupos de 10 árboles donde solo uno fue dominante; similar al estudio de Feng-Lu, Fang, Xi-Ping, Hou-Jiang y Xing-Kai (2017), quienes además afirmaron que el diámetro y la distancia de propagación de la onda, pueden influir en los patrones de propagación.

Esta onda manifiesta un efecto de competencia en la que el grado de interferencia experimentado por cada individuo depende del grado de interferencia que hayan experimentado sus vecinos (Ibáñez-Moreno *et al.*, 2012). Debido a que los árboles no pueden escapar a los efectos de la interferencia de sus vecinos al cambiar su posición, el movimiento se restringe a la plasticidad del crecimiento de la población de meristemos presentes en diferentes partes del árbol (Franco y Harper, 1988).

Otra teoría, impulsada por Hallé (2010), sugiere que este fenómeno tiene orígenes genéticos y que la configuración de las copas de los árboles no es aleatoria, sino producto de un programa específico de desarrollo, controlado por genes. Los sitios estudiados fueron incoetáneos debido al aprovechamiento selectivo de *A. acuminata* por parte de los habitantes de la localidad para combustible y para elaboración de cucharas y artesanías, lo que da origen a una regeneración de monte bajo por resalvos con diferentes edades (entre 10 años y 40 años). La regeneración (sexual) natural fue muy baja (< 5%), sin embargo, las reiteraciones han mantenido la vitalidad del bosque, al producir una competencia asimétrica; lo cual se presenta siempre que una rama o árbol muere y deja un espacio físico en el dosel al que los vecinos ya existentes o las plantas recién reclutadas pueden invadir, o cada vez que un individuo adquiere una ventaja (dominancia) sobre sus vecinos (Binkley, 2004).

Sin embargo, la formación de jerarquías y patrones espaciales en poblaciones naturales es desigual, debido a que los árboles situados a las orillas, en los bordes o sin competencia adyacente en alguno de los cuatro puntos cardinales, tienen más espacio para desarrollarse y comportarse como dominantes sobre sus vecinos más inmediatos, puesto que esta dominación libera vecinos de la competencia, lo que produce una distribución periódica de los árboles dominantes y suprimidos (Renshaw y Ford, 1984).

El fenómeno de timidez en *A. acuminata* se observó en todos los sitios muestreados de la Sierra Norte de Puebla (con una apertura de grieta promedio de 27.39 cm entre copas); lo cual puede deberse al desarrollo endógeno controlado (en árboles maduros) para evitar que las copas se junten. Con respecto a este comportamiento, observable solo en algunas especies arbóreas, diversos autores han opinado al respecto: Rudnicki, Lieffers y Silins (2003) demostraron que este fenómeno en *Pinus contorta* Douglas fue el resultado de la abrasión de las copas ocasionada por los vientos, puesto que las copas pueden chocar cientos de veces por hora.

Smith y Long (2001), al estudiar el declive relacionado con la edad en los bosques, especularon que la timidez botánica, se debe a las colisiones de las copas provocadas por el viento, lo que limita el área foliar. Delagrangé, Messier, Lechowicz y Dizengremel (2004), afirmaron que, en los bosques templados, el espacio vacío alrededor de copas de los árboles (timidez botánica) se debe a una desconexión de la copa por factores internos; aunque hay otros factores como el ÍE, la calidad del sitio o la distribución espacial de los árboles, que también pueden influir en la presencia del fenómeno (Serrada, 2008; Hajek *et al.*, 2015).

La timidez tiende a aumentar en los mejores sitios, porque el tamaño de la copa está relacionado con la fertilidad del sitio (Gillespie y Duan, 1987; Amponsah, Comeau, Brockley y Lieffers, 2004); lo cual fue observable en los bosques templados con *A. acuminata*. El enfoque de Cabrelli, Rebottaro y Effron (2006), a través de fotografías hemisféricas del dosel, proporciona relaciones funcionales

importantes entre el efecto de onda y el tamaño de la apertura de grieta; así también, las copas de los árboles sometidas a la influencia del viento y las colisiones resultantes pueden conducir al rompimiento de las ramas y abrasión del follaje (Rudnicki *et al.*, 2003).

Sin embargo, Smith y Long (2001) concluyeron que la abrasión solo representa cierta cantidad de follaje, proporcional a la que comienza a declinar con el cierre de copas. Según Hajek, Seidel y Leuschner (2015) este fenómeno también ha sido observado (con aperturas de grieta variables) en *F. sylvatica*, *F. excelsior*, *C. betulus* y *T. cordata*, lo cual tiene implicaciones importantes para el modelaje de la dinámica y gestión forestal.

CONCLUSIONES

En los bosques homogéneos de la Sierra Norte de Puebla, *A. acuminata* se encuentra a una alta densidad de población, con 1237 árboles·ha⁻¹, verticalmente representados por cinco etapas de desarrollo. Su valor forestal promedio fue de 14.99 y este fue más alto en ecorregiones con bosques de niebla. El índice de esbeltez promedio fue de 93.52, lo que hace al arbolado poco estable al daño mecánico por vientos, huracanes o nieve; aunque su marcada conicidad lo protege. El índice de espacio vital fue de 38.92, por lo cual, los árboles se desarrollan mejor con poca competencia, pero pueden sostener una ocupación en alta densidad. En el dosel, se observó un patrón con efecto de onda ascendente, oscilatorio y constante, donde por cada 10 árboles puede haber uno dominante, cuatro codominantes, tres intermedios y dos suprimidos. El fenómeno de timidez pudo observarse, especialmente cuando los árboles no tienen follaje, y se manifestó con una grieta de 27.39 cm en promedio, que evita que las copas se junten entre sí y funcionar como una estrategia del crecimiento.

REFERENCIAS

- Aguilar-Luna, J. M. E., Loeza-Corte, J. M., García-Villanueva, E. y Hernández-Fernández, L. A. (2018). Arboreal vegetation structure and diversity in the gallery forest of the Xaltatempa River, Puebla, Mexico. *Madera y Bosques*, 24(3), e2431616. doi: 10.21829/myb.2018.2431616



- Amponsah, I. G., Comeau, P. G., Brockley, R. P. y Lieffers, V. J. (2004). Effects of repeated fertilization on needle longevity, foliar nutrition, effective leaf area index, and growth characteristics of lodgepole pine in interior British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(2), 440-451. doi: 10.1139/x04-200
- Arias, D. (2005). Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. *Revista Forestal Kurú*, 2(5), 2-11.
- Báez-Hernández, A., Herrera-Meza, G., Vázquez-Torres, M., Aquino-Bolaños, E. N. y Martínez, A. J. (2016). Relaciones alométricas de 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia. *Botanical Sciences*, 94(2), 209-220. doi: 10.17129/botsci.252
- Binkley, D. (2004). A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. *Forest Ecology and Management*, 190, 265-271. doi:10.1016/j.foreco.2003.10.018
- Cabrelli, D., Rebottaro, S. y Effron, D. (2006). Caracterización del dosel forestal y del microambiente lumínico en rodales con diferente manejo, utilizando fotografía hemisférica. *Quebracho (Santiago del Estero)*, 13, 17-25.
- Cao, H., Chen, Y., Tian, Y. y Feng, W. (2016). Field investigation into wave attenuation in the mangrove environment of the South China Sea coast. *Journal of Coastal Research*, 32(6), 1417-1427. doi: 10.2112/JCOASTRES-D-15-00124.1
- CATIE [Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza]. (1995). *Jaúl: Alnus acuminata spp. Arguta (Schlechtendal) Furlow, Especie de Árbol de Uso Múltiple en América Central*. Turrialba, Costa Rica: CATIE.
- Coley, P. D. (1988). Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia (Berlin)*, 74(4), 531-536.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [Conabio] (2011). *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. México. Puebla, Mexico: Conabio, Gobierno del estado de Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Corella, J. F., Valdez, J. I., Cetina, V. M., González, F. V., Trinidad, S. A. y Aguirre, J. R. (2001). Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México*, 26(90), 73-102.
- Delagrange, S., Messier, C., Lechowicz, M. J. y Dizengremel, P. (2004). Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology*, 24, 775-784.
- Díaz, S., Espinosa, M., Valenzuela, L., Cancino, J. y Lasserre J. P. (2012). Efecto del raleo en el crecimiento y algunas propiedades de la madera de *Eucalyptus nitens* en una plantación de 15 años. *Maderas, Ciencia y Tecnología*, 14(3), 373-388. doi: 10.4067/S0718-221X2012005000009
- Farrior, C. E., Bohlman, S. A., Hubbell, S. y Pacala, S. W. (2016). Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. *Science*, 351(6269), 155-157. doi: 10.1126/science.aad0592
- Feng-Lu, L., Fang, J., Xi-Ping, W., Hou-Jiang, Z. y Xing-Kai, L. (2017). Stress wave propagation patterns in larch standing trees. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 41(3), 133-139.
- Franco, M. y Harper, J. (1988). Competition and the formation of spatial pattern in spacing gradients: an example using *Kochia scoparia*. *Journal of Ecology*, 76, 959-974.
- Frankino, W. A., Zwaan, B. J., Stern, D. L. y Brakefield, P. M. (2005). Natural selection and developmental constraints in the evolution of allometries. *Science*, 307(5710), 718-720. doi: 10.1126/science.1105409
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM. Recuperado de http://www.igeograf.unam.mx/sigg/utilidades/docs/pdfs/publicaciones/geo_siglo21/serie_lib/modific_al_sis.pdf
- Gillespie, T. J. y Duan, R. X. (1987). A comparison of cylindrical and flat plate sensors for surface wetness duration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 40(1), 61-70. doi: 10.1016/0168-1923(87)90055-4
- Goudie, J. W., Polsson, K. R. y Ott, P. K. (2009). An empirical model of crown shyness for lodgepole pine (*Pinus contorta* var. latifolia [Engl.] Critch.) in British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 257, 321-331. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.005
- Hajek, P., Seidel, D. y Leuschner, C. (2015). Mechanical abrasion, and not competition for light, is the dominant canopy interaction in a temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 348, 108-116. doi: 10.1016/j.foreco.2015.03.019
- Hallé, F. (2010). Arquitectura de los árboles. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 45(3-4), 405-418.
- Hernández-Ramos, J., De los Santos-Posadas, H. M., Valdéz-Lazalde J. R., Tamarit-Urías, J. C., Ángeles-Pérez, G., Hernández-Ramos, A., Méndez-López, B. y Peduzzi, A. (2017). Estimación del volumen comercial en plantaciones de *Eucalyptus urophylla* con modelos de volumen total y de razón. *Agrociencia*, 51, 561-580.
- Ibáñez-Moreno, B., Ávila-Castuera, J. M., Gómez-Aparicio, L., Pozuelos-Rojas, A., Gutiérrez, E., García, L. y Marañón, T. (2012). Dinámicas de vecindad y regeneración del bosque. *Almoraíma*, 43, 87-110.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. (2014). *Perspectiva Estadística Puebla*. Puebla, México: INEGI.

- Jacobs, M. R. (1955). *Growth habits of the eucalypts*. Australia. Forestry and Timber Bureau: Forestry and Timber Bureau, Department of the Interior.
- Minitab. (2018). *Software para estadísticas de Minitab, Versión 18 en español para Windows*. State College, Pennsylvania. Recuperado de <https://www.minitab.com/es-mx/products/minitab/>
- Montgomery D. C. (2006). *Diseño y análisis de experimentos*. 2da. Edición, México: Limusa Wiley.
- Nájera-Luna, J. A. y Hernández-Hernández, E. (2008). Relaciones morfométricas de un bosque coetáneo de la región de El Salto, Durango. *Ra Ximbai*, 4(1), 69-81.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z. y Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185, 481-492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- Renshaw, E. y Ford, E. D. (1984). The description of spatial pattern using two-dimensional spectral analysis. *Vegetatio*, 56(2), 75-85.
- Rudnicki, M., Lieffers, V. J. y Silins, U. (2003). Stand structure governs the crown collisions of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1238-1244. doi: 10.1139/x03-055
- Serrada, H. R. (2008). *Apuntes de Silvicultura*. Madrid, España: Universidad Politécnica de Madrid. E.U.I. Técnica Forestal.
- Smith, F. W. y Long, J. N. (2001). Age-related decline in forest growth: an emergent property. *Forest Ecology and Management*, 144(1-3), 175-181. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00369-8
- Tourn, G. M., Barthélémy, D. y Grosfeld, J. (1999). Una aproximación a la arquitectura vegetal: conceptos, objetivos y metodología. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 34(1-2), 85-99.
- Vacchiano, G., Derose, R. J., Shaw, J. D., Svoboda, M. y Motta, R. (2013). A density management diagram for Norway spruce in the temperate European montane region. *European Journal of Forest Research*, 132(3), 535-549.
- Weiner, J. y Thomas, S. C. (2001). The nature of tree growth and the "age-related decline in forest productivity". *Oikos*, 94(2), 374-376. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.940219.x
- Wilson, J. S. y Oliver, C. D. (2000). Stability and density management in Douglas-fir plantations. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(6), 910-920. doi: 10.1139/x00-027
- Zeide, B. (1993). Analysis of growth equations. *Forest Science*, 39(3), 594-616. doi: 10.1093/forestscience/39.3.594
- Zeide, B. (2011). Fractal analysis of foliage distribution in loblolly pine crowns. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(1), 106-114. doi: 10.1139/cjfr-28-1-106

Manuscrito recibido el 10 de marzo de 2019

Aceptado el 19 de mayo de 2019

Publicado el 17 de marzo de 2020

Este documento se debe citar como:

Aguilar-Luna, J. M. E., Cabrera-Barbecho, N., Barrios-Díaz, B., & Loeza-Corte, J. M. (2020). Efecto de onda y fenómeno de timidez en bosques homogéneos de *Alnus acuminata*. *Madera y Bosques*, 26(1), e2611939. doi: 10.21829/myb.2020.2611939



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.