

Relaciones alométricas de 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia

ARTURO BÁEZ-HERNÁNDEZ¹, GRECIA HERRERA-MEZA², MARIO VÁZQUEZ-TORRES³, ELIA NORA AQUINO-BOLAÑOS⁴ Y ARMANDO J. MARTÍNEZ^{1,5}

Botanical Sciences
94 (2): 209-220, 2016

DOI: 10.17129/botsoci.252

Resumen

La arquitectura del árbol es un componente importante que define la altura y cobertura de la copa, atributos que permiten a las especies explorar los gradientes vertical y horizontal del dosel del bosque. En este estudio comparamos las alometrías para 19 especies de árboles de la selva tropical perennifolia de México y estimamos la altura máxima, cobertura máxima y su variación entre especies por alometría. El diámetro del tronco a la altura del pecho, la altura y cobertura promedio contrastaron entre algunas especies. El diámetro del tronco a la altura del pecho promedio vs. altura y cobertura promedio de los árboles se relacionó linealmente, así como la altura vs. cobertura promedio. La alometría interespecífica del diámetro-altura y diámetro-cobertura mostró los distintos coeficientes de asociación y trayectorias de tamaño dentro del dosel. La altura máxima de los árboles también se asoció con la cobertura máxima de la copa, lo cual explica parte de las diferencias funcionales entre las especies en cuanto a los costos y beneficios de inversión en crecimiento vertical y horizontal de los árboles. Además, la distribución de alturas y coberturas está proporcionalmente más representada entre los 15 a 25 m de altura y son pocas las especies predominantes en el dosel superior. El tamaño y arquitectura de las 19 especies de árboles refleja las distintas estrategias de crecimiento dentro del gradiente vertical y horizontal del dosel y su coexistencia en la selva alta perennifolia.

Palabras clave: altura máxima, alometría, arquitectura del árbol, coexistencia, selva tropical perennifolia, tamaño.

Allometric relationships of 19 mountain tropical rain forest tree species

Abstract

Tree architecture is an important component that determines height and canopy cover, traits that allow species to explore the vertical and horizontal gradients of the forest canopy. In this study, we compared the allometry of 19 tree species of evergreen tropical forests of Mexico. We evaluated maximum tree height, maximum tree cover, and evaluated their variation between species by allometry. The trunk diameter at breast height, height and average cover showed differences between species. The average trunk diameter at breast height vs. height and average tree canopy cover was linearly related and also the height vs. average coverage. Interspecific allometry of the diameter-height and diameter-coverage showed the different coefficients of association and trajectories of size tree species under the canopy. The maximum tree height of trees was also associated with the maximum tree cover of the crown, which explains part of the functional differences between species in terms of the costs and benefits of investment in vertical and horizontal growth of trees. Also, distribution of height and cover sizes was disproportionally represented in the 15-25 m height range and we only found few dominant species in the upper canopy. The size and architecture of the 19 tree species reflected the different strategies of growth on the vertical and horizontal gradients and their coexistence in the evergreen forest.

Keywords: allometry, coexistence, evergreen tropical forest, maximum height, size, tree architecture.

¹Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México

²Unidad de Investigaciones y Desarrollo en Alimentos, Instituto Tecnológico de Veracruz, Veracruz, México

³Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México

⁴Instituto de Ciencias Básicas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México

⁵Autor para la correspondencia: armartinez@uv.mx



Las selvas tropicales se distinguen porque las especies de árboles tienen un desarrollo del dosel altamente estructurado, como consecuencia del crecimiento vertical y tamaño de copa, características que les permiten cohabitar en los distintos subniveles del dosel (Kohyama, 1992, 1993). Además, la coexistencia y variabilidad en los diseños arquitectónicos de cada especie son el producto de la presión de factores bióticos y abióticos (Küppers, 1989; Takahashi *et al.*, 2001), lo cual se refleja en las relaciones alométricas entre los distintos atributos de tamaño (Poorter *et al.*, 2006, 2010).

En selvas y bosques los árboles están bajo la influencia de un gradiente vertical de disponibilidad lumínica, el cual origina la diferenciación del nicho ecológico para diversas especies de árboles y arbustos (Kohyama *et al.*, 2003; Barker *et al.*, 2006; Abe y Yamada, 2008), condición por la que se esperaría que un árbol de copa grande limite el crecimiento y el reclutamiento de nuevos individuos, además de modificar su diseño arquitectónico (Aiba y Kohyama, 1996). Sin embargo, Kohyama (1992, 1993) indicó que la superposición de las copas de árboles de diferentes especies y tamaños dentro del dosel pueden cohabitar sin tener efectos negativos, esto ya que el incremento en altura suele ser a expensas de la inversión asociada al margen de seguridad biomecánica, lo cual implica un costo asociado para soportar un amplio tamaño de copa (Sterck y Bongers, 1998; Poorter *et al.*, 2005). Además el margen de seguridad biomecánica varía respecto a la estatura del árbol y a su condición dentro del dosel (Sterck y Bongers, 1998; Bongers y Sterck, 1998; Poorter *et al.*, 2005), así como del estado sucesional del bosque (Bohlman y O'Brien, 2006). De esta forma, cuando las especies de árboles comparten el mismo hábitat, suele ocurrir que las plantas tienen costos y beneficios, lo cual se refleja en la alometría entre altura y extensión en cobertura de la copa (Abe y Yamada, 2008).

En este sentido, algunas especies de árboles tropicales tienen relaciones alométricas que muestran la baja estatura de los individuos pero de copas amplias (Shukla y Ramakrishnan, 1986) y en otros casos, hay árboles con relación de copa pequeña y troncos altos (Sterck *et al.*, 2001). Además, hay estudios que indican patrones alométricos de copas grandes con baja altura (Aiba y Kohyama, 1996; Poorter *et al.*, 2003, 2006). Por lo tanto, la covariación entre los caracteres morfológicos de los árboles muestra parte de las relaciones funcionales asociadas al tamaño y su significado adaptativo respecto a su ambiente (Berg, 1960; Frankino *et al.*, 2005). Así que se esperaría que la selección favoreciera a las especies de árboles que tienen relación alométrica de diámetro del tronco y altura que les permita acceder al nivel superior del dosel de la selva y así expandir su copa para aumentar la probabilidad de interceptar luz (Sterck y Bongers, 1998).

De esta forma es, que por alometría, se han probado hipótesis asociadas a las condiciones ambientales, estimando la altura máxima (A_{\max}) y por ejemplo, el tamaño de copa a nivel intra-específico en ambientes como zonas áridas (Archibald y Bond, 2003; Martínez y López Portillo, 2003) y manglares (Méndez-Alonzo *et al.*, 2008). Además, comparando interespecíficamente, también se ha demostrado contraste alométrico entre especies de árboles de zonas templadas (Aiba y Kohyama, 1996), en bosques tropicales de África (Poorter *et al.*, 2005; Mugasha *et al.*, 2013), Asia (Kohyama *et al.*, 2003; Aiba y Nakashizuka, 2009; Osada, 2012) y América (King, 1990; Bullock, 2000; Delgado *et al.*, 2005). A pesar de la amplia importancia de la altura de los árboles, en muchas comunidades vegetales hay pocos estudios sobre la variación alométrica para especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales en México.

Considerando el contexto antes mencionado, el objetivo fue describir las relaciones alométricas entre tamaño horizontal y vertical para 19 especies de árboles tropicales y estimar altura máxima (A_{\max}) y expansión horizontal de la copa (C_{\max}) entre especies que coexisten dentro del gradiente lumínico que define el dosel de la selva tropical perennifolia.

Materiales y método

Sitio de estudio. El sitio se ubica en la ladera del volcán San Martín Pajapán en el municipio de Tatahuicapan, Veracruz, México, en las coordenadas 18° 33' 47" N y 95° 12' 09" O a una altitud de 600 m. El suelo es arcilloso (Ríos-Macbeth, 1952) y la pendiente está expuesta a vientos alisios húmedos dominantes del NE hacia Oeste y Sur. La precipitación varía entre los 1,500 a 3,000 mm y la temperatura anual es de más de 20 °C (García, 1970).

La selva alta perennifolia de México es definida como un bosque denso, dominado por árboles perennes de más de 30 m de altura, de los cuales menos del 25 % pierden sus hojas en la tempora-

da de menor precipitación, evento que coincide con la floración (Miranda y Hernández-X, 1963). Este tipo de selva tiene una amplia diversidad de especies (Vázquez-Torres y Onaindia, 2008), siendo algunas muy abundantes (Miranda y Hernández-X, 1963). La vegetación original contiene una alta diversidad de especies arbóreas, y en el estrato inferior son abundantes las umbrófilas, palmas, arbustos y hierbas, así como una amplia diversidad de plantas vasculares epífitas y hemiepífitas (Bongers y Sterck 1998).

Diseño del muestreo. Se realizaron recorridos caminando en el sitio de estudio para delimitar dentro de la selva las áreas que reunieran fisonómicamente las características propias de la selva alta perennifolia y que no estuviera perturbación antropogénica. El muestreo se realizó en dos franjas de 400 × 100 m, separadas por una distancia de 2 km. Se delimitaron cuatro cuadros de 100 × 100 m y se realizó el censo y registro de los árboles perennes que se distribuían en todos los cuadros. A los árboles se les midió el diámetro a la altura del pecho DAP (≥ 20 cm), altura total (m) y cobertura de copa (m^2), la cual se obtuvo a partir de la fórmula del elipse, y se estimó la densidad (ha) y el área basal (m^2) como componentes dasométricos.

En este estudio sólo se seleccionaron 19 especies de árboles de un total de 115 correspondientes a 18 familias. El criterio de inclusión fue a partir de representar a las especies con mayor cantidad de individuos (Vázquez-Torres y Onaindia, 2008) y que además estuvieran distribuidas en el estrato vertical del dosel, las especies excluidas fueron las que tenían pocos individuos puesto que dicha condición limita al proyección de los modelos de regresión. Los ejemplares botánicos colectados fueron depositados en el Herbario del Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana y Herbario del Instituto de Ecología A.C. (XAL) en los cuales se realizó su determinación taxonómica.

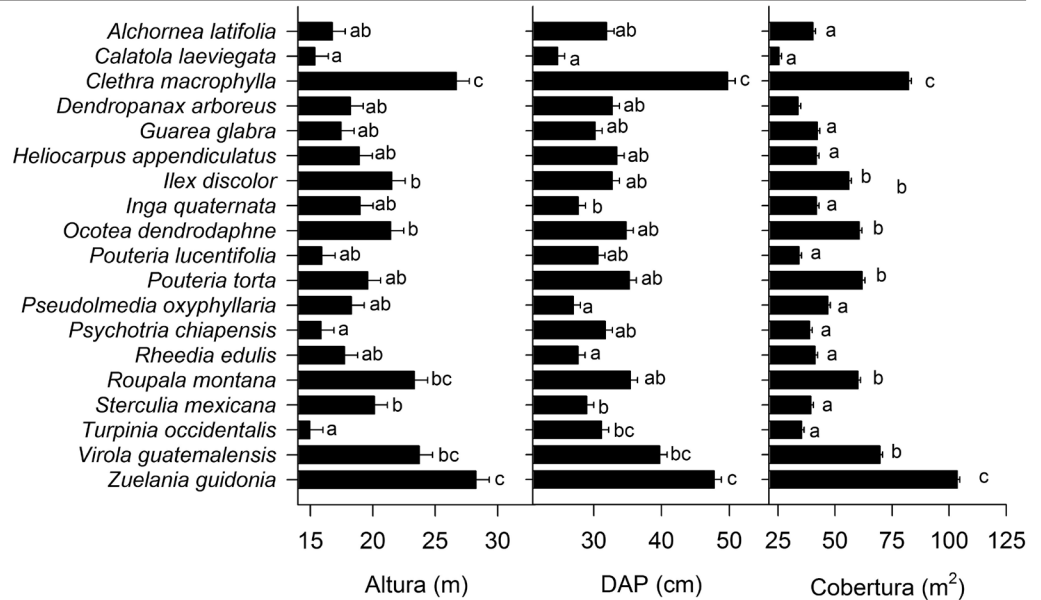
Análisis estadísticos. La altura total del árbol (DAP) y cobertura de la copa fueron contrastados entre las 19 especies utilizando Modelos Lineales Generalizados (MLG), con un modelo unifactorial con el factor especie. Además los datos fueron transformados a logaritmo base 10 para no violar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

Alometría. A partir de los valores promedio de estas variables de respuesta de las 19 especies de árboles, se obtuvieron las regresiones lineales entre el DAP, altura y cobertura de copa. También se calculó la altura máxima (A_{max}) y cobertura máxima (C_{max}), a partir del percentil 95 para cada

Tabla 1. Densidad (ha), área basal (AB), cobertura de la copa (C) por hectárea para 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia del volcán San Martín Pajapan, Veracruz, México.

Familia	Especie	Densidad	AB (m^2)	C (m^2)
Aquifoliaceae	<i>Ilex discolor</i> Hemsl.	4.4	44.19	362
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> Decne. & Planch.	4.6	54.97	236
Clethraceae	<i>Clethra macrophylla</i> M. Martens & Galeotti.	4.6	133.93	622
Clusiaceae	<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Planch. & Triana.	11.4	57.55	458
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	4.3	53.17	256
Fabaceae	<i>Inga quaternata</i> Poepp.	5.4	36.53	274
Icacinaceae	<i>Calatola laevigata</i> Standl.	3.3	21.04	101
Lauraceae	<i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez.	5.4	83.85	627
Malvaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	4.6	48.41	275
Malvaceae	<i>Sterculia mexicana</i> R. Br.	9.4	66.49	491
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> Vahl.	5.6	49.52	287
Moraceae	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	12.2	81.96	659
Myristicaceae	<i>Viola guatemalensis</i> Warb.	7.2	133.21	789
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	5.6	75.02	507
Rubiaceae	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	6.1	57.76	298
Sapotaceae	<i>Pouteria lucentifolia</i> (Standl.) Baehni	5.1	59.39	328
Sapotaceae	<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	7	101.56	553
Salicaceae	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	4.2	116.27	649
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don.	3	61.59	134

Figura 1. Valores promedio (\pm EE) de altura (A), DAP (B) y cobertura de la copa (C) para las 19 especies de especies de árboles de la selva alta perennifolia del volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Letras diferentes indican diferencias significativas.



una de las especies como lo sugiere Poorter *et al.* (2003), y se realizó una regresión lineal entre estos atributos.

Se obtuvieron los coeficientes alométricos de las 19 especies a partir de las siguientes relaciones: diámetro a la altura del pecho DAP (cm) vs. altura total (m) y DAP vs. cobertura de la copa (m²), los cuales se realizaron ajustando el modelo de regresión lineal $y = bx^k$, donde y es la magnitud de la diferencia en crecimiento para las variables de repuesta, x representa el tamaño del “soma”, k la constante de diferenciación crecimiento-proporción y b constante (ordenada al origen).

Se realizaron los ajustes de regresión lineal simple y la comparación de las pendientes, y se aplicaron pruebas de covarianza ANCOVA; para ello, la especie se consideró como un factor para diferenciar las líneas de alometría (= interacción entre especie \times covariable DAP) para así determinar la homogeneidad de pendientes. Todos los análisis se procesaron con JMP v. 6.0.1a (SAS Institute Inc. 2005, SAS System Cary, North Carolina) y las variables fueron transformados a logaritmo base 10 y se verificó cumplieran los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

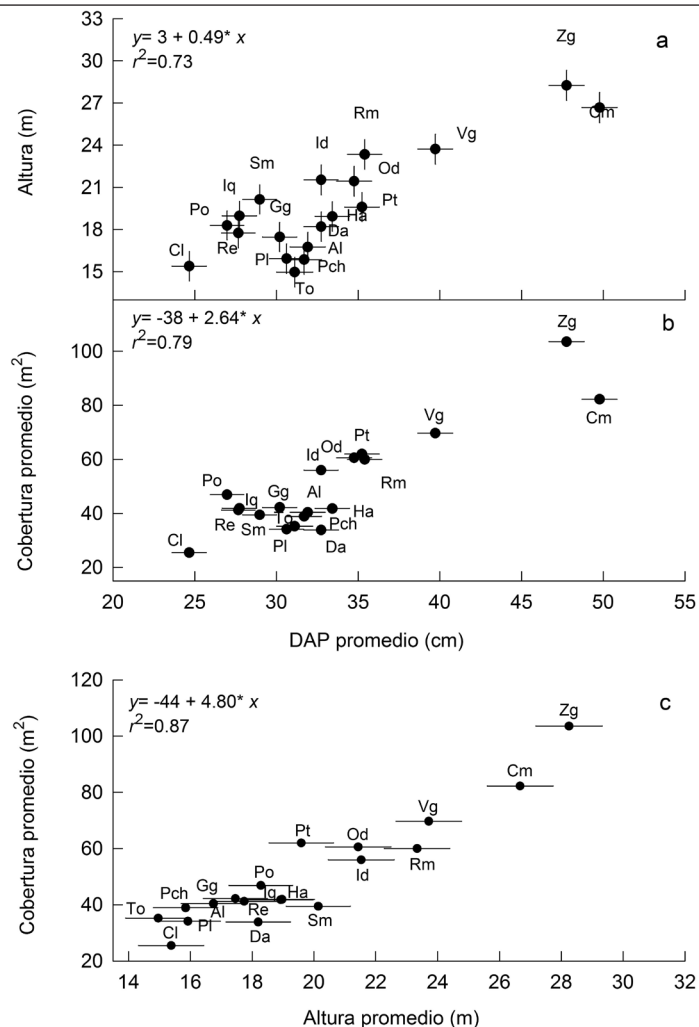
Resultados

Dasometría. Los parámetros dasométricos estimados para las 19 especies de árboles presentan amplia variabilidad. Sólo tres especies (*Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Sm., *Rheedia edulis* (Seem.) Planch. & Triana y *Sterculia mexicana* R. Br.) presentaron la más alta densidad, con un grupo intermedio representado por ocho especies (*Guarea glabra* Vahl, *Inga quaternata* Poepp., *Ocotea dendrodaphne* Mez, *Pouteria torta* (Mart.) Radlk., *Pouteria lucentifolia* (Standl.) Baehni, *Psychotria chiapensis* Standl., *Roupala montana* Aubl. y *Virola guatemalensis* Warb., mientras que *Alchornea latifolia* Sw., *Calatola laevigata* Standl., *Clethra macrophylla* M. Martens & Galeotti, *Dendropanax arboreus* Decne. & Planch., *Heliocarpus appendiculatus* Turcz., *Ilex discolor* Hemsl., *Turpinia occidentalis* (Sw.) G. Don. y *Zuelania guidonia* (Sw.) Britton & Millsp. tuvieron menor número de individuos por hectárea (Tabla 1).

El área basal por hectárea de las 19 especies de árboles también tuvo amplia variación, siendo las que tuvieron mayor contribución de este atributo *Clethra macrophylla*, *Ocotea dendrodaphne*, *Pouteria torta*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Roupala montana*, *Virola guatemalensis* y *Zuelania guidonia*. En cambio, *Calatola laevigata* e *Inga quaternata* fueron las especies con menos aporte por hectárea, conformando el resto un grupo con valores intermedios (Tabla 1).

La cobertura de la copa de los árboles también mostró variabilidad entre las 19 especies pero hubo ciertas similitudes, ya que *Clethra macrophylla*, *Ocotea dendrodaphne*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Virola guatemalensis* y *Zuelania guidonia* son las especies que contribuyen con más cobertura de sombra. Además hay un grupo de especies con cobertura de valor intermedio a

Figura 2. Relaciones entre valores promedio (\pm EE) del DAP vs. altura (A) y cobertura de la copa (B), y entre la altura vs. cobertura (C) de las 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia del volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Las letras indican el género y la especie.



alto, integrado por *Pouteria torta*, *Roupala montana*, *Sterculia mexicana* y *Rheedia edulis*, aunque ocho especies conformaron un grupo intermedio respecto a sus valores de cobertura, y fue notorio que *Turpinia occidentalis* y *Calatola laevigata* fueran las especies con menor cobertura de copa. Además, las especies de árboles que presentan mayor área basal por hectárea son las que tienen también más cobertura (Tabla 1).

Figura 3. Relación entre la A_{\max} y C_{\max} para las 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia del volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Las letras indican el nombre del género y especie.

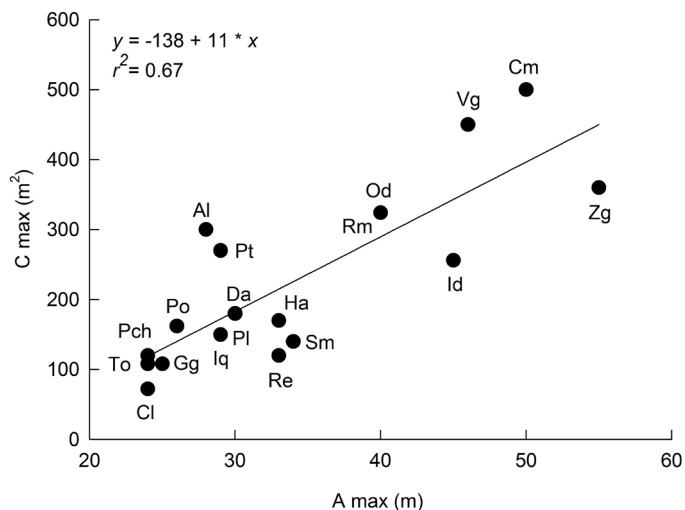


Tabla 2. Resultados de la ecuación de alometría simple para la relación entre DAP vs. altura (variables transformadas a \log_{10}), para 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia del volcán de San Martín Pajapan, Veracruz.

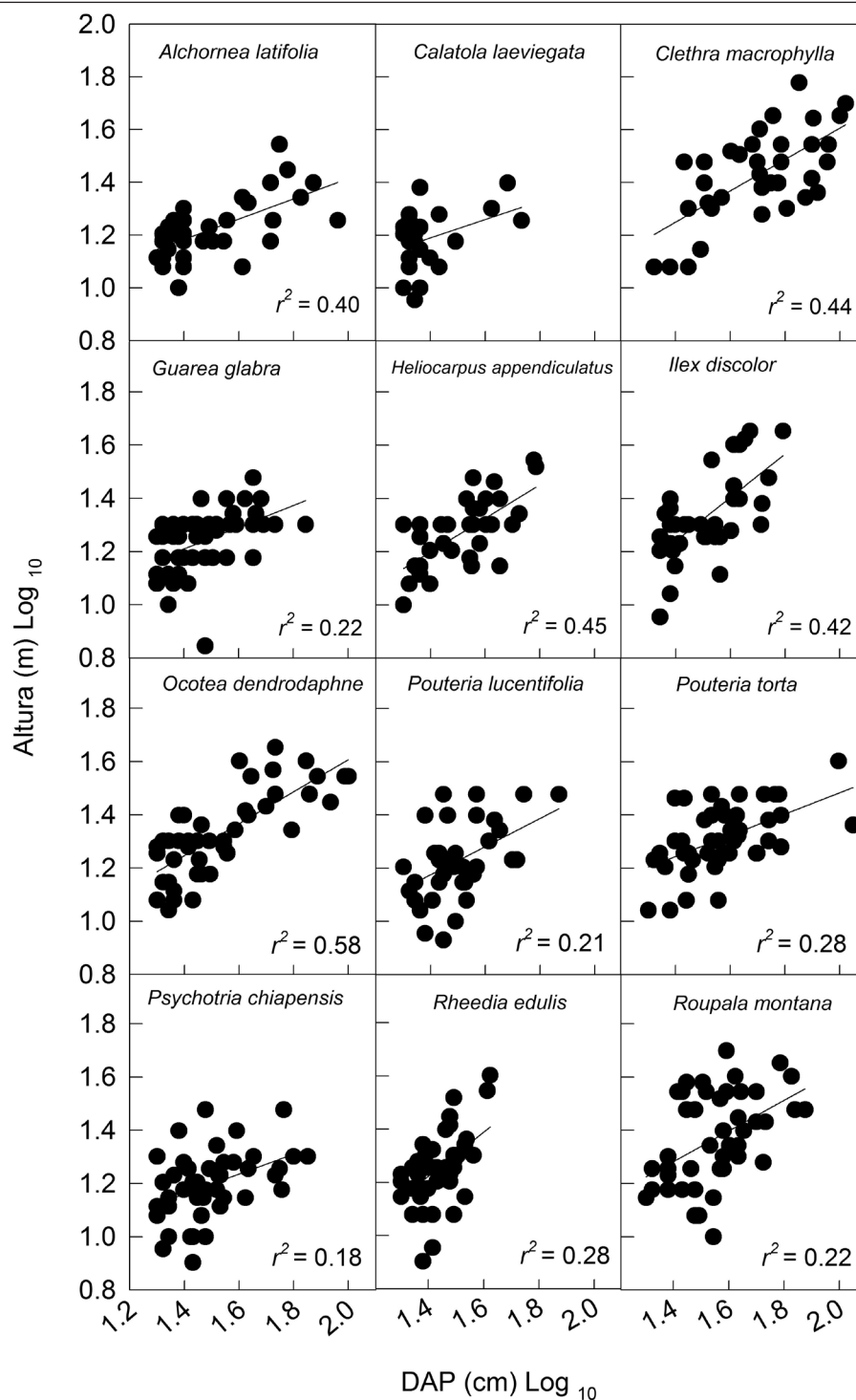
Especie	Coeficiente de alometría simple				
	a	b	r	F	P
<i>Alchornea latifolia</i>	0.64	0.38	0.63	21.7	<0.0001
<i>Calatola laevigata</i>	0.70	0.35 NS	0.38	4.18	=0.05
<i>Clethra macrophylla</i>	0.41	0.59	0.66	27.3	<0.0001
<i>Dendropanax arboreus</i>	0.62	0.42	0.59	18.8	<0.0001
<i>Guarea glabra</i>	0.63	0.40	0.47	12	<0.001
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	0.31	0.63	0.67	28.9	<0.0001
<i>Ilex discolor</i>	0.01	0.81	0.65	24.2	<0.0001
<i>Inga quaternata</i>	1.0	0.18 NS	0.18	1.2	=0.3
<i>Ocotea dendrodaphne</i>	0.40	0.60	0.76	57.4	<0.0001
<i>Pouteria lucentifolia</i>	0.43	0.52	0.45	9.3	<0.004
<i>Pouteria torta</i>	0.68	0.39	0.53	18.4	<0.0001
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	0.38	0.40	0.63	53.2	<0.0001
<i>Psychotria chiapensis</i>	0.63	0.37	0.42	9.6	<0.003
<i>Rheedia edulis</i>	0.06	0.82	0.53	20	<0.0001
<i>Roupala montana</i>	0.47	0.57	0.46	12	<0.001
<i>Sterculia mexicana</i>	0.53	0.52	0.54	24	<0.0001
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.93	0.15 NS	0.31	2.4	=0.13
<i>Virola guatemalensis</i>	0.52	0.53	0.60	23	<0.0001
<i>Zuelania guidonia</i>	0.59	0.60	0.53	12.4	<0.001

Atributos de tamaño. La altura promedio de las 19 especies de árboles fue diferente ($F_{(18, 754)} = 12$, $P < 0.001$), con lo cual se distinguió que *Calatola laevigata*, *Pouteria lucentifolia*, *Psychotria chiapensis* y *Turpinia occidentalis* fueron las leñosas con menor altura. Sin embargo, *Clethra macrophylla* y *Zuelania guidonia* se caracterizaron por ser las especies con mayor altura promedio. En cambio *Virola guatemalensis* y *Roupala montana* conformaron un grupo intermedio por sus valores promedios de alturas, lo cual contrastó con el resto de las especies de árboles en las comparaciones múltiples (Figura 1A).

Tabla 3. Resultados de la ecuación de alometría simple para la relación entre DAP vs. cobertura de la copa del árbol (variables transformadas a \log_{10}), para 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia del volcán de San Martín Pajapan, Veracruz.

Especie	Coeficiente de alometría simple				
	a	b	r	F	P
<i>Alchornea latifolia</i>	-0.05	1.0	0.61	20	<0.0001
<i>Calatola laevigata</i>	-0.72	1.5	0.67	19.9	<0.0001
<i>Clethra macrophylla</i>	-0.43	1.4	0.60	20.2	<0.0001
<i>Dendropanax arboreus</i>	0.36 NS	0.8	0.31	3.6	=0.06
<i>Guarea glabra</i>	0.93 NS	0.5	0.23	2.35	=0.13
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	-0.73	1.5	0.52	12.7	<0.001
<i>Ilex discolor</i>	-1.15	1.9	0.63	21.4	<0.0001
<i>Inga quaternata</i>	-0.009	1.1	0.43	8	<0.001
<i>Ocotea dendrodaphne</i>	-1.02	1.8	0.73	46.7	<0.0001
<i>Pouteria lucentifolia</i>	-0.67	1.5	0.59	19.1	<0.0001
<i>Pouteria torta</i>	-0.09	1.2	0.49	14.6	<0.0004
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	-0.65	1.6	0.54	31.5	<0.0001
<i>Psychotria chiapensis</i>	-1.01	1.7	0.69	39.2	<0.0001
<i>Rheedia edulis</i>	-1.56	2.2	0.62	31	<0.0001
<i>Roupala montana</i>	-0.41	1.4	0.51	15.1	<0.0003
<i>Sterculia mexicana</i>	-1.08	1.8	0.63	38.8	<0.0001
<i>Turpinia occidentalis</i>	0.79 NS	0.5	0.32	2.46	=0.13
<i>Virola guatemalensis</i>	-1.29	2.0	0.74	49.6	<0.0001
<i>Zuelania guidonia</i>	-0.65	1.6	0.75	40.3	<0.0001

Figura 4. Relaciones alométricas entre el DAP vs. altura para las especies *Alchornea*, *Calatola laevigata*, *Clethra macrophylla*, *Guarea glabra*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Ilex discolor*, *Ocotea dendrodaphne*, *Pouteria lucentifolia*, *Pouteria torta*, *Psychotria chiapensis*, *Rheedia edulis*, *Roupala montana*, de la selva alta perennifolia del volcán San Martín Pajapan, Veracruz.



El DAP también difirió entre las especies de árboles ($F_{(18, 724)} = 10$, $P < 0.001$, Figura 1B) y con este atributo se pudo distinguir que *Clethra macrophylla* y *Zuelania guidonia* fueron las especies con mayor diámetro promedio, al igual que *Pouteria torta* y *Virola guatemalensis*. Además, el resto de las especies conformaron un grupo intermedio en su tamaño promedio de DAP, destacándose *Calatola laevigata* con el menor valor en este parámetro.

La cobertura promedio de la copa también difirió al comparar entre especies de árboles ($F_{(18, 757)} = 6$, $P < 0.001$), aunque los valores para este atributo fueron menos contrastantes. Las dos especies que tuvieron mayor cobertura promedio de copa fueron *Clethra macrophylla* y

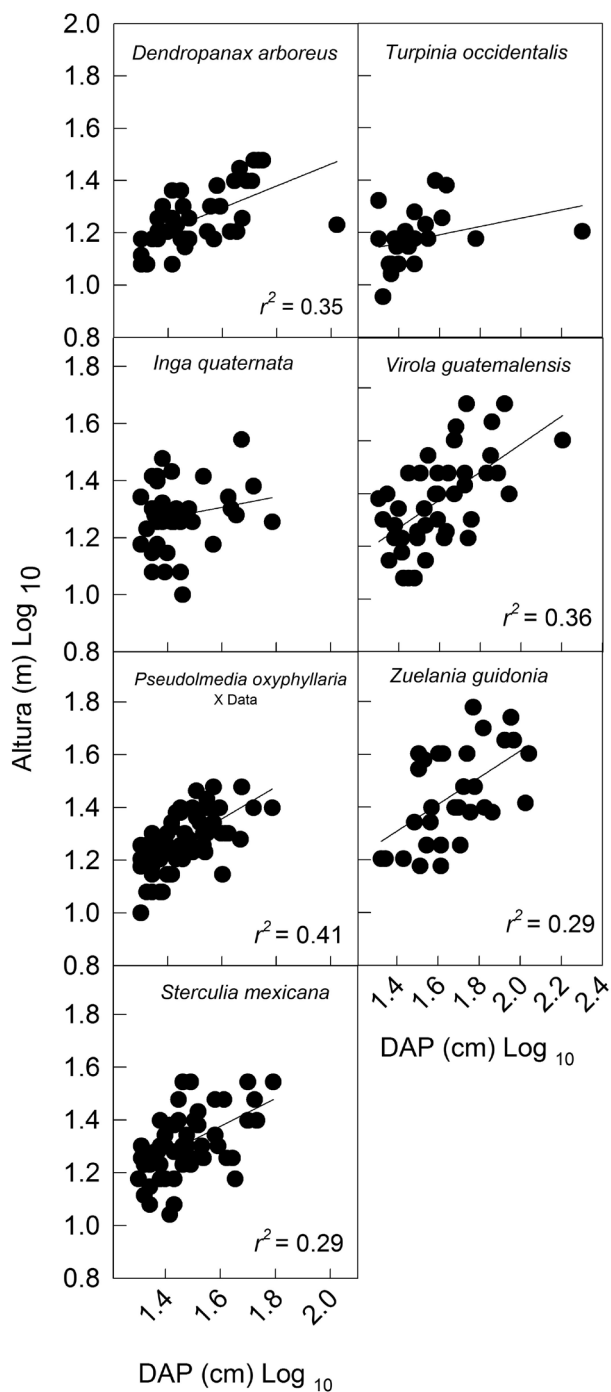


Figura 5. Relaciones alométricas entre el DAP vs. altura para las especies *Dendropanax arboreus*, *Inga quaternata*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Sterculia mexicana*, *Turpinia occidentalis*, *Virola guatemalensis* y *Zuelania guidonia* de la selva alta perennifolia del volcán San Martín Pajapan, Veracruz.

Zuelania guidonia, en tanto que *Calatola laevigata* fue la que tuvo menor cobertura promedio. Por otra parte, *Pouteria torta* y *Virola guatemalensis* tuvieron un tamaño de copa similar, y el resto de las especies conformaron un grupo que no superó los 60 m² de cobertura (Figura 1C).

DAP, altura y cobertura. El DAP y altura promedio de cada una de las 19 especies de árboles registraron una alta asociación lineal ($F_{(18, 724)} = 45$, $P < 0.0001$, Figura 2A) y también el DAP se asoció con la cobertura promedio de la copa ($F_{(18, 724)} = 45$, $P < 0.0001$, Figura 2B). Es así que estas dos alometrías indican una clara diferenciación de los estratos verticales y horizontales que conforman cada una de las especies de árboles, respuestas que junto con la proporcionalidad lineal entre la altura y la cobertura promedio de la copa, demuestran la forma en que estos atributos de tamaño se estratifican dentro del dosel en la selva ($F_{(18, 724)} = 117$, $P < 0.0001$, Figura 2C).

Altura y cobertura máxima. La altura máxima A_{\max} y cobertura C_{\max} estimada para las 19 especies de árboles fue heterogénea y tuvieron asociación lineal positiva ($F_{(18, 724)} = 35$, $P < 0.0001$, Figura 3). Se registró que los coeficientes alométricos más bajos correspondieron a *Calatola laevigata*, *Guarea glabra*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Psychotria chiapensis* y *Turpinia occidentalis*, y de forma intermedia correspondieron a *Inga quaternata*, a las dos especies del género *Pouteria* Aubl., así como a *Alchornea latifolia*. En cambio, *Dendropanax arboreus*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Rheedia edulis*, *Roupala montana* y *Sterculia mexicana* tuvieron A_{\max} de entre 30 a 40 m y C_{\max} con valores de entre 250 a 350 m². Por su parte *Clethra macrophylla*, *Ilex discolor*, *Ocotea dendrodaphne*, *Roupala montana*, *Virola guatemalensis* y *Zuelania guidonia* tuvieron valores de A_{\max} superiores a los 40 m y sus C_{\max} fueron estimaciones por arriba de los 250 m² de tamaño de copa (Figura 3).

Alometría interespecífica. El modelo alométrico aplicado a las 19 especies de árboles mostró diferencias en sus relaciones de tamaño. De las 19 proyecciones lineales se obtuvo que especies como *Calatola laevigata*, *Inga quaternata* y *Turpinia occidentalis* no tuvieron asociación entre el DAP-altura. En cambio, *Ocotea dendrodaphne* tuvo el mayor coeficiente de correlación, siendo *Alchornea latifolia*, *Clethra macrophylla*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Ilex discolor* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* las especies con los valores más bajos. Asimismo, se registraron valores intermedios en la asociación alométrica del DAP vs. altura para *Dendropanax arboreus* y *Virola guatemalensis*. En cambio, la asociación lineal de *Guarea glabra*, *Pouteria lucentifolia*, *P. torta*, *Rheedia edulis*, *Roupala montana*, *Sterculia mexicana* y *Zuelania guidonia* tuvo valores correlativos inferiores a $r = 0.55$ y *Psychotria chiapensis* tuvo el coeficiente de correlación más bajo (Figuras 4 y 5).

Los coeficientes alométricos de las 19 especies de árboles seleccionadas muestran contraste en sus tamaños. *Calatola laevigata* ($F_{(1, 26)} = 4.1$, $P = 0.05$), *Inga quaternata* ($F_{(1, 36)} = 1.2$, $P = 0.3$) y *Turpinia occidentalis* ($F_{(1, 23)} = 2.4$, $P = 0.1$) no tuvieron relación alométrica entre el DAP vs. altura. En cambio, *Alchornea latifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Guarea glabra*, *Pouteria torta* y *Psychotria chiapensis* presentaron coeficientes alométricos similares, siendo especies que corresponden al estrato bajo de la selva, en tanto que *Ilex discolor* y *Rheedia edulis* fueron las especies con mayor coeficiente alométrico, difiriendo del resto de las leñosas. Además, la espe-

cie *Pseudolmedia oxyphyllaria* también difirió de *Alchornea latifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Pouteria torta* y *Psychotria chiapensis* (Tabla 2). En este sentido, la comparación entre especies con el modelo de ANCOVA mostró los contrastes entre las pendientes alométricas de *Pouteria torta*, *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Rheedia edulis* (ANCOVA, $F_{(1,51)} = 3.3$, $r^2 = 0.34$, $P = 0.04$), las especies que representan a los grupos con bajo, medio y alto valor de pendiente alométrica (Tabla 2).

Las relaciones alométricas entre el DAP-cobertura de la copa también mostró variación interespecífica, aunque *Dendropanax arboreus* ($F_{(1,36)} = 3.6$, $P = 0.07$), *Guarea glabra* ($F_{(1,44)} = 2.3$, $P = 0.13$) y *Turpinia occidentalis* ($F_{(1,23)} = 2.4$, $P = 0.13$) no tuvieron asociación. Asimismo, destaca la asociación lineal de estos dos atributos de tamaño en *Zuelania guidonia*, especie con el mayor coeficiente de correlación al igual que *Virola guatemalensis* y *Ocotea dendrodaphne*, en contraste con lo encontrado para *Calatola laevigata*, *Psychotria chiapensis* y *Sterculia mexicana*. Por otro lado *Alchornea latifolia*, *Clethra macrophylla*, *Ilex discolor*, *Pouteria lucentifolia* y *Rheedia edulis* conformaron un grupo de especies con coeficientes de correlativos inferiores a $r = 0.63$. Además se obtuvo que *Heliocarpus appendiculatus*, *Pouteria torta*, *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Roupala montana* tienen coeficientes correlativos inferiores a $r = 0.54$ (Tabla 3). En este sentido con el análisis de covarianza se compararon las pendientes de *Inga quaternata* y *Rheedia edulis*, y se obtuvieron diferencias entre las especies que representan los dos grupos extremos respecto a los coeficientes alométricos para el DAP vs. cobertura ($F_{(18,724)} = 5$, $r^2 = 0.30$, $P = 0.02$).

Discusión

Las relaciones alométricas de las 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia reflejan parte de las respuestas en el crecimiento vertical y horizontal dentro de la selva alta perennifolia. Además se definió parte de la estratificación dentro del dosel, características que son de amplia importancia ya que permiten la coexistencia entre especies arbóreas (Grubb, 1977; Shmida y Ellner, 1984; Kohyama, 1992, 1993).

En este tipo de bosque tropical la heterogeneidad de crecimiento de las especies de árboles depende de la distribución de tamaños en el dosel, y en este sentido registramos que *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Rheedia edulis* tienen 80 % de sus individuos con DAP mayores de 40 cm, pero sus contribución en área basal es baja, mientras que la densidad de árboles es alta. Por lo que estas dos especies invierten más al crecimiento vertical y de forma intermedia, al desarrollo de la copa. En cambio, *Clethra macrophylla* tiene mayor cobertura de copa que le permite más intercepción de luz, tal como lo reportaron Poorter *et al.* (2003) en varias especies de árboles tropicales.

La alometría entre DAP y la altura define con claridad un gradiente en la composición vertical dentro del dosel con tres estratos en el área de selva tropical perennifolia estudiada. El dosel superior tiene árboles de *Ilex discolor* y *Rheedia edulis* con los coeficientes alométricos más altos, cualidad que corresponde a especies que son más demandantes del recurso lumínico. En cambio, las especies *Clethra macrophylla*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Ocotea dendrodaphne*, *Pouteria lucentifolia*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Roupala montana*, *Sterculia mexicana*, *Virola guatemalensis* y *Zuelania guidonia* integran el estrato medio del dosel, en el cual está el mayor número de especies de árboles. Esto contrasta con *Alchornea latifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Guarea glabra*, *Pouteria torta* y *Psychotria chiapensis* que fueron las que tuvieron coeficientes alométricos más bajos y que son árboles posiblemente con mayor tolerancia a la baja disponibilidad de luz.

La respuesta alométrica de las 19 especies de árboles entre el DAP vs. cobertura de copa, explica parte de la estrategia de explotación del gradiente vertical del dosel de la selva tropical perennifolia, tal como se ha demostrado para especies de árboles que muestran las variaciones relativas a la altura respecto a la disponibilidad de la luz dentro del dosel (King, 1996; Thomas, 1996; Bongers y Sterck, 1998; Poorter *et al.*, 2005; Sheil *et al.*, 2006). Es en este sentido, la variación en A_{\max} de las especies estudiadas indica el menor o mayor acceso a la luz. Esto concuerda con lo que reportan para otras especies de árboles tropicales donde A_{\max} se asocia con la demanda lumínica y a las características funcionales de cada especie (Thomas, 1996; Loehle,

2000; Bohlman y O'Brien, 2006). Además, la asignación de recursos al crecimiento en altura y extensión en cobertura de la copa de estas 19 especies de árboles a partir de la A_{\max} y C_{\max} permite distinguir el patrón de estructura vertical y horizontal en el dosel.

El tamaño de la copa de los árboles presenta diferencias proporcionales entre especies en relación a la altura, con lo que se puede inferir sobre una estrategia eficaz para utilizar recursos dentro de un gradiente vertical de luz en el bosque. Esto confiere ventajas competitivas, ya que especies con individuos más altos que sus vecinos pueden interceptar más luz, como en el caso del ensamblaje de las 19 especies estudiadas. En cambio, en otros tipos de bosques las especies de árboles adultos tienen baja estatura y más cobertura de copa aunque suele haber plantas con amplia altura y extensas copas (Aiba y Kohyama, 1996; Sterck y Bongers, 1998).

En este sentido, las 19 especies de árboles del estudio tienen asociación positiva entre A_{\max} vs. C_{\max} y con ello definimos que las especies *Clethra macrophylla* y *Virola guatemalensis* tienen los valores más altos de A_{\max} y C_{\max} , y son las dominantes en el dosel superior junto con *Zuelania guidonia*. Lo cual contrasta con las dos especies de *Pouteria*, por mencionarlo como ejemplo, puesto que árboles de este género son tolerantes a la sombra y crecen en el dosel medio a superior del bosque lluvioso. Además, Poorter (1999), indica que el género *Pouteria* responde con mayor crecimiento cuando hay mayor disponibilidad lumínica. Por lo tanto, el tamaño de *Pouteria torta* en particular, destaca debido a su mayor C_{\max} y un bajo valor de A_{\max} , en contraste con lo registrado para *Calatola laevigata*, *Guarea glabra*, *Psychotria chiapensis* y *Turpinia occidentalis*, especies con valores más bajos en ambos parámetros de tamaño. Asimismo, destacan *Ilex discolor*, *Ocotea dendrodaphne* y *Roupala montana* con respecto a su A_{\max} vs. C_{\max} , ya que muestran una cobertura de copa con tamaño relativamente intermedia pero con amplio desarrollo vertical.

Por lo tanto, el tamaño de estas 19 especies de árboles y su asociación positiva entre A_{\max} y C_{\max} muestran la ventaja funcional en su estrategia de crecimiento para acceder cada vez a una mayor altura dentro del dosel en los bosques tropicales. Por lo que, ante un predecible y un estable gradiente lumínico, es posible que las respuestas evolutivas y funcionales de estas especies deriven también en una estrecha asociación entre la A_{\max} vs. luz y trayectorias alométricas entre atributos de tamaño asociada a la cobertura, tal como lo sugiere Poorter *et al.* (2005). Sin embargo, Osunkoya *et al.* (2007) definen con 22 especies de árboles de la selva tropical en Borneo, una asociación negativa entre A_{\max} vs. cobertura de la copa, debido a que reportan que especies con baja altura tienen copas más amplias que facilitan la captación de la luz a nivel de sotobosque. Lo cual no ocurre con las alometrías de las 19 especies que estudiamos, puesto que estos árboles maximizan su crecimiento y suponemos que la restricción debe ser por carencia de luz dentro del dosel y por lo tanto crecen de más simétricamente en altura y cobertura.

En resumen, la dasometría de las 19 especies de árboles es heterogénea y las especies *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Rheedia edulis* tuvieron la mayor densidad de individuos. Además, la relación alométrica entre DAP vs. altura difirió interespecíficamente y el coeficiente alométrico más alto correspondió a *Ilex discolor* y *Rheedia edulis*. En cambio el mayor aporte de área basal por hectárea fue por *Clethra macrophylla*, *Virola guatemalensis* y *Zuelania guidonia*, especies que tuvieron los A_{\max} y C_{\max} más altos, al igual que *Roupala montana* y *Ocotea dendrodaphne*. Aunado a lo anterior, hubo asociación positiva entre A_{\max} y C_{\max} que muestra las diferencias interespecíficas en la inversión al crecimiento vertical y horizontal dentro del dosel. Por lo tanto, el diseño arquitectónico de las 19 especies estudiadas está definiendo la estrategia de crecimiento que tienen dentro del gradiente lumínico con respecto a su desarrollo vertical y horizontal dentro de los diferentes niveles de altura del dosel, una condición que a su vez delimita la posición espacial de los individuos dentro del vecindario de especies de árboles tropicales y permite o no la coexistencia dentro del dosel.

Agradecimientos

Se agradece a Santa Anna A, por la revisión a versiones previas, así como a tres revisores anónimos por sus comentarios al manuscrito. El estudio fue apoyado por los proyectos SEP-PROMEP UVER-PTC-223 y PFA C-703/2013 UV financiado a AJM, y a la beca CONACyT (377111 GHM), además se agradece el apoyo del IIP (UV) por el uso de su laboratorio.

Literatura citada

- Abe N. y Yamada T. 2008. Variation in allometry and tree architecture among *Symplocos* species in a Japanese warm-temperate forest. *Journal of Plant Research* **121**:155-162.
- Aiba S.-I. y Kohyama T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* **84**:207-218.
- Aiba M. y Nakashizuka T. 2009. Growth properties of 16 non-pioneer rain forest tree species differing in sapling architecture. *Journal of Ecology* **97**:992-999.
- Archibald S. y Bond W.J. 2003. Growing tall vs growing wide: Tree architecture and allometry of *Acacia* karroo in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* **102**:3-14.
- Barker M.G., Pinard M.A. y Nilus R. 2006. Allometry and shade tolerance in pole-sized trees of two contrasting dipterocarp species in Sabah, Malaysia. *Biotropica* **38**:437-440.
- Berg R.L. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* **14**:171-180.
- Bohlman S. y O'Brien S. 2006. Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **22**:123-136.
- Bongers F. y Sterck F.J. 1998. Architecture and development of rainforest trees: responses to light variation. En: Newbery D.M., Prins H.H.T. y Brown N.D. Eds. Dynamics of Tropical Communities: the 37th Symposium of the British Ecological Society, pp. 125-162, Blackwell Science, Oxford.
- Bullock S.H. 2000. Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest. *Biotropica* **32**:42-52.
- Delgado L.A., Acevedo M.F., Castellanos H., Ramírez H., y Serrano J. 2005. Relaciones alométricas y patrones de crecimiento para especies de árboles de La Reserva forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia* **30**:275-283.
- 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**:718-720.
- García E. 1970. Los climas del estado de Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica* **41**:3-42.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Review* **52**:107-145.
- King D.A. 1990. Allometry of saplings and understory trees of a panamanian forest. *Functional Ecology* **4**:27-32.
- King D.A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* **12**:25-44.
- Kohyama T. 1992. Size-structured multi-species model of rain forest trees. *Functional Ecology* **6**:206-212.
- Kohyama T. 1993. Size-structure tree population in gap-dynamic forest: the forest architecture hypothesis for the stable co-existence of species. *Journal of Ecology* **81**:131-143.
- Kohyama T., Suzuki E., Partomihardjo T., Yamada T. y Kubo T. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* **91**:797-806.
- Küppers M. 1989. Ecological significance of above ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Evolution and Ecology* **4**:375-378.
- Loehle C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life history model for tree species coexistence. *The American Naturalist* **156**:14-33.
- Martínez A.J. y López-Portillo J. 2003. Allometry of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan desert. *Journal of Vegetation Science* **14**:111-120.
- Méndez-Alonzo R., López-Portillo J. y Rivera-Monroy V.H. 2008. Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the Central Region of the Gulf of Mexico. *Biotropica* **40**:449-456.
- Miranda F. y Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-176.
- Mugasha W.A., Bollaandsås O.M. y Eid T. 2013. Relationships between diameter and height of trees in natural tropical forest in Tanzania. *Southern Forest* **75**:221-237.
- Osada N. 2012. Crown exposure to light and tree allometry of 11 tree species in a snowy cool-temperate forest in Japan. *Plant Ecology* **213**:783-794.
- Osunkoya O.O., Omar-Ali K., Amit N., Dayan J., Daud D.S. y Sheng T. 2007. Comparative height-crown allometry and mechanical design in tree species of Kuala Belalong rainforest Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* **94**:1951-1962.
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* **13**:396-410.
- Poorter L., Bongers L. y Bongers F. 2006. Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* **87**:1289-1301.

Recibido:
16 de septiembre de 2014

Aceptado:
23 de diciembre de 2014

- Poorter L., Bongers F., Sterck F.J. y Wöll H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* **84**:602-608.
- Poorter L., Bongers F., Sterck F.J. y Wöll H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* **93**:256-267.
- Poorter L., Hawthorne W., Bongers F. y Sheil D. 2008. Maximum size distributions in tropical forest communities: relationships with rainfall and disturbance. *Journal of Ecology* **96**:495-504.
- 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.
- Ríos-MacBeth F. 1952. Estudio geológico de la región de los Tuxtlas, Veracruz. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* **4**:325-376.
- Sheil D., Salim A., Chave J., Vanclay J. y Hawthorne W.D. 2006. Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology* **94**:494-507.
- Shmida A. y Ellner S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* **58**:29-55.
- Shukla R.P. y Ramakirshnan P.S. 1986. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. *Journal of Ecology* **74**:33-46.
- Sterck F.J. y Bongers F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* **85**:266-272.
- Sterck F.J., Bongers F. y Newbery D.M. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific differences. *Plant Ecology* **153**:279-292.
- Takahashi K., Seino T. y Kohyama T. 2001. Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broad-leaved tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **31**:1336-1347.
- Thomas S.C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany* **83**:556-566.
- Vázquez-Torres M. y Onaindia M. 2008. Tree canopy composition in the tropical mountain rainforest of los Tuxtlas, Mexico. *Revista de Biología Tropical* **56**:1571-1579.