

ARQUITECTURA ARBÓREA DE *Albizia carbonaria* Britton (MIMOSACEAE).

ROBERTO PALCHUCÁN ESPAÑA.

UNIVERSIDAD DEL QUINDÍO
FACULTAD DE EDUCACIÓN
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA Y EDUCACIÓN AMBIENTAL
ARMENIA
2006

ARQUITECTURA ARBÓREA DE *Albizia carbonaria* Britton (MIMOSACEAE).

ROBERTO PALCHUCÁN ESPAÑA.

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al Título de Licenciado en
Biología y educación ambiental.

DIRECTOR:

CARLOS ALBERTO AGUDELO HENAO. Ms. C.

UNIVERSIDAD DEL QUINDÍO
FACULTAD DE EDUCACIÓN
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA Y EDUCACIÓN AMBIENTAL
ARMENIA
2006

Nota de aceptación:

Firma del presidente del jurado.

Firma del jurado

Firma del jurado

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Dios por brindarme la vida, voluntad e imaginación para finalizar mi carrera universitaria; a mis padres por todo el amor y confianza que han entregado durante mi vida para la formación como hijo.

Los más sinceros agradecimientos a mi director Carlos Alberto Agudelo Henao por las correcciones, comentarios y adiciones hechas al documento; al personal técnico del HUQ y del CIBUQ por la ayuda y atención prestada en el desarrollo de mi trabajo.

Gracias al profesor Julio Valencia y estudiantes de sistemática vegetal por haber permitido socializar el objetivo pedagógico.

CONTENIDO

	pag.
RESUMEN.....	12
OBJETIVOS.....	13
1. JUSTIFICACIÓN.....	14
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	16
3. MARCO TEÓRICO.....	18
3.1 INFORMACIÓN DE LA ESPECIE <i>Albizia carbonaria</i> Britton.....	18
3.2 ARQUITECTURA Y ANÁLISIS ARQUITECTÓNICO.....	18
3.3 MODELO ARQUITECTÓNICO.....	20
3.3.1 Caracteres morfológicos del modelo.....	23
3.3.1.1 El tipo de crecimiento de los ejes.....	23
3.3.1.2 Patrón de Ramificación.....	25
3.3.1.3 Diferenciación morfológica de lo ejes.....	29
3.3.1.4 La posición de la sexualidad.....	30
3.3.1.5 Construcción del árbol.....	31
3.3.1.6 Plan de organización.....	33

3.4 UNIDAD ARQUITECTÓNICA.....	34
3.5 REITERACIÓN.....	36
3.6 SILUETAS DE ÁRBOLES.....	41
4. ESTADO DEL ARTE.....	43
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	48
5.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	48
5.2 ESPECIE SELECCIONADA.....	48
5.3 PROCEDIMIENTOS.....	49
5.3.1 Para el Modelo Arquitectónico.....	49
5.3.2 Para la Unidad Arquitectónica.....	50
5.3.3 Para definir el tipo de reiteraciones.....	50
5.3.4 Componente pedagógico.....	51
6. RESULTADOS.....	52
6.1 MODELO ARQUITECTÓNICO.....	52
6.2 UNIDAD ARQUITECTÓNICA.....	65
6.3 REITERACIONES.....	67
6.4 COMPONENTE PEDAGÓGICO.....	70

7. DISCUSIÓN.....	72
7.1 MODELO ARQUITECTÓNICO.....	72
7.2 UNIDAD ARQUITECTÓNICA.....	77
7.3 REITERACIONES.....	79
7.4 COMPONENTE PEDAGÓGICO.....	81
8. CONCLUSIONES.....	83
RECOMENDACIONES.....	85
BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	86
ANEXOS.....	92

LISTA DE TABLAS

pág.

Tabla 1. Unidad arquitectónica de <i>Albizia carbonaria</i>	66
---	----

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Modelos arquitectónicos representativos para la familia Mimosaceae...	22
Figura 2. Tipos de crecimiento de los ejes.....	25
Figura 3. Patrones de ramificación y diferenciación morfológica de los ejes.....	27
Figura 4. Posición de la sexualidad.....	30
Figura 5. Plan de organización.....	34
Figura 6. Unidad arquitectónica de <i>Acacia dolichostachya</i> S. F Blake.	36
Figura 7. Tipos de reiteraciones en árboles.....	39
Figura 8. Siluetas o formas de copas en especies arbóreas.....	42
Figura 9. Secuencia de aparición de ejes en <i>Albizia carbonaria</i>	54
Figura 10. Fase de arbolito con ejes cortos en <i>Albizia carbonaria</i>	57
Figura 11. Fase de arbusto con ejes A2 en <i>Albizia carbonaria</i>	57
Figura 12. Fase de arbusto-joven con ejes A3 en <i>Albizia carbonaria</i>	58

Figura 13. Fase de joven-adulto en <i>Albizia carbonaria</i>	60
Figura 14. Fase de adulto-maduro en <i>Albizia carbonaria</i>	61
Figura 15. Fase de senescente en <i>Albizia carbonaria</i>	63
Figura 16. Diagrama arquitectónico de <i>Albizia carbonaria</i>	64
Figura 17. Reiteraciones representativas en un árbol de fase adulto-maduro en <i>Albizia carbonaria</i>	69

LISTA DE ANEXOS

	pág.
Anexo 1. Fotos de <i>Albizia carbonaria</i> en diferentes condiciones y estados de desarrollo.....	92
Anexo 2. Módulo (para la clase de arquitectura arbórea).....	95
Anexo 3. Práctica de campo (del objetivo pedagógico).....	103

RESUMEN

Se realizó un estudio arquitectónico para la especie *Albizia carbonaria* en los municipios de Armenia y la Tebaida. Los objetivos fueron identificar el modelo arquitectónico y los tipos de reiteraciones de la especie, así como describir la unidad arquitectónica de la misma. Se censaron en total 67 individuos al azar, a los cuales se les aplicó la metodología de Hallé *et al.* (1978), Barthélémy (1991), Barthélémy *et al.* (1991), Édelin (1977; 1984). Se encontró que la especie crece conforme el modelo arquitectónico de “Mangenot” y está representada en siete fases de desarrollo. Se definieron seis unidades arquitectónicas con base en la secuencia de aparición de los ejes diferenciados que se presentan a nivel del árbol, la superposición simpódica de los ejes en la copa de los individuos maduros finalmente conducirá a que las últimas unidades arquitectónicas (A5 y A6) obtengan direcciones plagiótropas, además el peso en ejes delgados y extendidos pueden ejercer algunas influencias en sus direcciones. Las reiteraciones aparecen en cualquier fase ontogénica, todas siendo prolépticas; en fases inmaduras aparecen reiteraciones traumáticas parciales debido a factores ambientales que ocasionan daños en su estructura; las reiteraciones totales (adaptativas y traumáticas) se hacen más llamativas en la copa de los individuos maduros. Las traumáticas aparecen para reemplazar partes vegetativas y las adaptativas llenan los espacios hemisféricos de la copa. El despliegue de reiteraciones totales da surgimiento a reiteraciones de tipo arbóreas, no muy comunes para la especie.

Palabras clave: *Albizia carbonaria*, reiteraciones, modelo arquitectónico, unidad arquitectónica, arquitectura arbórea.

OBJETIVOS

GENERAL

Analizar la arquitectura que presentan individuos de la especie *Albizia carbonaria* Britton.

ESPECIFICOS

- Identificar el modelo arquitectónico de la especie.
- Describir la unidad arquitectónica de la especie.
- Identificar los tipos de reiteraciones que presenta la especie.
- Socializar los elementos básicos de la “Arquitectura Arbórea” a un grupo de estudiantes de Sistemática Vegetal de tercer semestre de Biología y Educación Ambiental.

1. JUSTIFICACIÓN

Hallé y Oldeman (1970) son los primeros autores en plantear que algunas especies forestales tienen un crecimiento a partir de "modelos"; ellos proponen descripciones de crecimiento paterno de especies arbóreas, y que tales formas de crecimiento dependen del ambiente y su genética. Oldeman (1974) y De Castro (1980) hablan de las "reiteraciones", las cuales, en su gran mayoría multiplican la parte aérea del árbol y dependen de condiciones energéticas ambientales para su crecimiento. Por otra parte Édelin (1977; 1984) introduce la "unidad arquitectónica", siendo la expresión específica del modelo para una planta dada.

Estudiar más detalladamente la forma, estructura y dimensiones de los árboles, es una herramienta valiosa para la botánica, en especial para la taxonomía y la ecología vegetal, ya que permite distinguir diferencias entre especies; desarrollo y crecimiento; patrones de comportamiento en el medio e influencias sobre diversos procesos para condiciones vitales internas.

Estudios como los de arquitectura arbórea son importantes en la construcción de espacios urbanos (parques, jardines, avenidas, etc.); pues ello facilita la planeación y el diseño de acuerdo a los espacios disponibles y a las características morfológicas y estructurales de las plantas, tales como los periodos de floración, altura del dosel, densidad del follaje, estructura de las ramas, expansión de la copa y altura de la planta.

Para este estudio se eligió la especie *Albizia carbonaria* Britton, la cual es fácilmente reconocible en el departamento del Quindío, en especial por la forma de su silueta y la conformación estructural de su tallo y ramas, por lo que es ampliamente utilizada como ornamental y como sombrío. Su estudio podría servir para generar estrategias que permitan darle otros usos en el campo forestal

Finalmente y dado que los estudiantes del programa de Licenciatura en Biología y Educación Ambiental de la Universidad del Quindío desconocen el tema de la arquitectura arbórea, se optó porque el componente pedagógico del trabajo de grado brindara los conocimientos sobre la temática a un grupo y así promover una visión general de esta.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En Colombia los estudios sobre la arquitectura en especies forestales son escasos tal vez por el desconocimiento del tema y los protocolos para su evaluación; para el Quindío no se reportan estudios sobre la arquitectura de los árboles, incluso para el programa académico de Licenciatura en Biología y Educación Ambiental, es de ahí de donde surge el interés de trabajar en la temática.

Hay desconocimiento de los conceptos básicos de la arquitectura arbórea, así como de la terminología relacionada con ella en los estudiantes de básica secundaria e incluso en profesionales de Ciencias Biológicas.

La información arquitectónica de especies de leguminosas (Mimosaceae) es escasa, a pesar de que estas plantas tienen una distribución muy amplia en el trópico. La mayoría de estudios realizados para la especie *Albizia carbonaria* Britton (carbonero) son de carácter fisiológico, ecológico y botánico, dando pie a que aún se desconozca toda la dinámica arquitectural (considerando a las plantas desde la germinación hasta su muerte) que tiene esta especie en particular.

Por otra parte, la arquitectura es vista como un conjunto fijo de características morfológicas separadas, y se ha confundido con la fisionomía o el hábito de crecimiento de las especies, de esta forma puede verse en estudios fragmentados, apoyándose solamente en criterios botánicos y taxonómicos, aislando las distintas partes constitutivas de la planta y perdiendo la cohesión de la estructura general de los vegetales.

La utilización de la arquitectura arbórea ha sido poco integrada a la arquitectura urbanística, sobre todo para la adecuación y ornamentación de espacios o zonas verdes, algunas dificultades se pueden ver en la arborización de las ciudades, sobre todo en las calles, avenidas y conjuntos residenciales.

3. MARCO TEÓRICO

3.1 INFORMACIÓN DE LA ESPECIE *Albizia carbonaria* Britton

El género *Albizia* consiste en árboles, arbustos y trepadoras, especialmente distribuidas en regiones tropicales de Asia, África y América. Consta de unas 118 especies de las cuales dos se encuentran en la región del Quindío (Andes Centrales). *A. carbonaria* es una especie empleada en el sombrío de cafetales y cacaoales, se reconoce con facilidad por la distribución de su follaje en capas y la corteza muerta de sus troncos que se desprenden en grandes láminas, es una especie protectora de rápido crecimiento (Vargas 2002); se le encuentra en pisos térmicos templados, la madera es utilizada en ebanistería y empaques (García y Forero 1968).

Puede alcanzar de 25-30 m. de altura y se adapta bien para el sombrío de cafetales por su ramificación en forma de surtidor algo lateral; cada árbol sombrea unos 20 m. de diámetro, da gran cantidad de residuos con sus hojas; la madera no es resistente a huracanes y sus raíces son superficiales. Tiene vida corta, de 25 a 50 años como máximo (Pérez 1978).

3.2 ARQUITECTURA Y ANÁLISIS ARQUITECTÓNICO

Los estudios de arquitectura se iniciaron en los bosques tropicales y desde sus comienzos como disciplina, han hecho énfasis en la parte aérea de los árboles (Hallé & Oldeman 1970, citados por Barthélémy *et al.*1991).

Un análisis arquitectónico es la descomposición de un sistema viviente en sus componentes o subsistemas de acuerdo a su arquitectura usando criterios de forma y adaptación. La arquitectura de una planta es la expresión morfológica de su programa genético en un momento dado; así la arquitectura de cualquier planta es el resultado del equilibrio entre los procesos endógenos de crecimiento y las restricciones exógenas ejercidas por el medio (Hallé *et al.*1978). Édelin (1984) la define de la siguiente manera: “la arquitectura de una planta reside en la disposición natural y relativa de cada una de sus partes; esto es, en un momento dado la expresión del equilibrio entre los procesos endógenos de crecimiento y las fuerzas externas del medio circundante”.

Los análisis de la arquitectura de un árbol consisten en el mapeo de ciertos patrones que muestran “reglas” o regularidades en la estructura de los individuos de una especie. Se comienzan con las observaciones botánicas de: posición de las hojas en una rama, la presencia o ausencia de ramificación vegetativa; orientación de los ejes vegetativos, sea verticales, horizontales o intermedios; tipos de crecimiento, ramificación monopodial o simpodial y posición de la sexualidad (Hallé 1995).

El número de árboles a evaluar depende de la complejidad de su arquitectura, comúnmente se revisan entre 20 y 150 individuos por especie, su estudio incluye dibujarlos y medirlos en detalle, también tomar datos de la longitud de las hojas (normal- pequeñas- grandes) en relación al eje mencionado (Vester 1997).

Para los análisis arquitectónicos de las plantas se sigue la cronología de las fases, es por ello que varios árboles son dibujados y fotografiados en cada estado de desarrollo (Hallé 1971). En cada especie, los resultados de la germinación hasta

su muerte son resumidos en una serie de “diagramas” los cuales representan la forma del árbol como su modelo arquitectural (Hallé 1971; 1995).

El desarrollo arquitectónico del árbol es un proceso continuo, cuyos cambios son graduales y sin límites abruptos, las fases solo son abstracciones (Jiménez *et al.* 2002) de la realidad. Dependiendo del modelo arquitectónico y la complejidad de las especies estudiadas, los criterios empleados para definir los distintos estados de desarrollo varían considerablemente entre las especies (Barthélémy *et al.* 1991; Vester 1997).

3.3 MODELO ARQUITECTÓNICO

El patrón de ramificación que determina las fases sucesivas de desarrollo de un árbol es llamado modelo arquitectural, el cual está genéticamente basado en un programa ontogenético que dicta las dos maneras en la cual la planta elabora tanto su forma, como su arquitectura resultante. La identificación del modelo apropiado, es fácil de observar antes de la reiteración (Hallé 1995).

En la arquitectura los caracteres son constantes a nivel específico y son ampliamente extensos a nivel genérico (Hallé 1971). Un fascinante aspecto de la forma del árbol es que el mismo modelo arquitectural aparece en plantas pertenecientes a taxones no relacionados (Hallé 1995; Vester 1997). Además muchas formas son intermedias entre dos o tres modelos, demostrando que la disyunción entre los modelos, aunque reales, no son absolutos (Hallé 1995). No hay constancia en los taxones. De este modo un solo modelo arquitectural puede estar representado para cientos de especies (Hallé 1971; 1995).

Según Hallé (1971), algunas familias de plantas son pobres o ricas arquitecturalmente, cuando se habla del modelo. Por ejemplo, la familia Myristicaceae está representada para un único modelo (modelo de Massart), conservando una pobreza arquitectural; mientras que otras tienen pocos modelos, como las Leguminosas (al menos tres modelos en el África). Sin embargo, hay riqueza arquitectural en la familia Euphorbiaceae, la cual está representada por 8 modelos arquitectónicos diferentes. Echeverry y Vester (2001), insinúan que las leguminosas presentan ocurrencia frecuente de dos modelos muy parecidos, el de Champagnat y el de Troll.

Hallé y Oldeman (1970; 1975), Oldeman (1974) y Hallé *et al.* (1978) proporcionaron y concluyeron nombres a 23 modelos arquitectónicos existentes hasta el momento. Los nombres se han dado en reconocimiento de las personas que han trabajado en la morfología de los árboles (Vester y Saldarriaga 1993; Vester 1997).

A continuación se describen las características de los modelos arquitectónicos que puede presentar la familia Mimosaceae (Según Vester y Saldarriaga 1993; Hallé 1974): el modelo de Corner (fig. 1A) corresponde a plantas que se edifican por un solo meristemo aéreo el cual producen un eje no ramificado, con crecimiento indefinido e inflorescencias laterales, tronco delgado y largos internudos. Es el modelo más simple.

El modelo de Mangenot (fig. 1B) se define por ejes mixtos. El meristema apical produce primero una parte basal vertical, luego una parte distal horizontal, muchas veces relacionada con cambio de filotaxia espiral a dística, y de hojas pequeñas a grandes. La superposición indeterminada de tales ejes al nivel de la transición

constituye la arquitectura del árbol con el tronco de las sucesivas partes proximales verticales, las ramas de las partes distales horizontales.

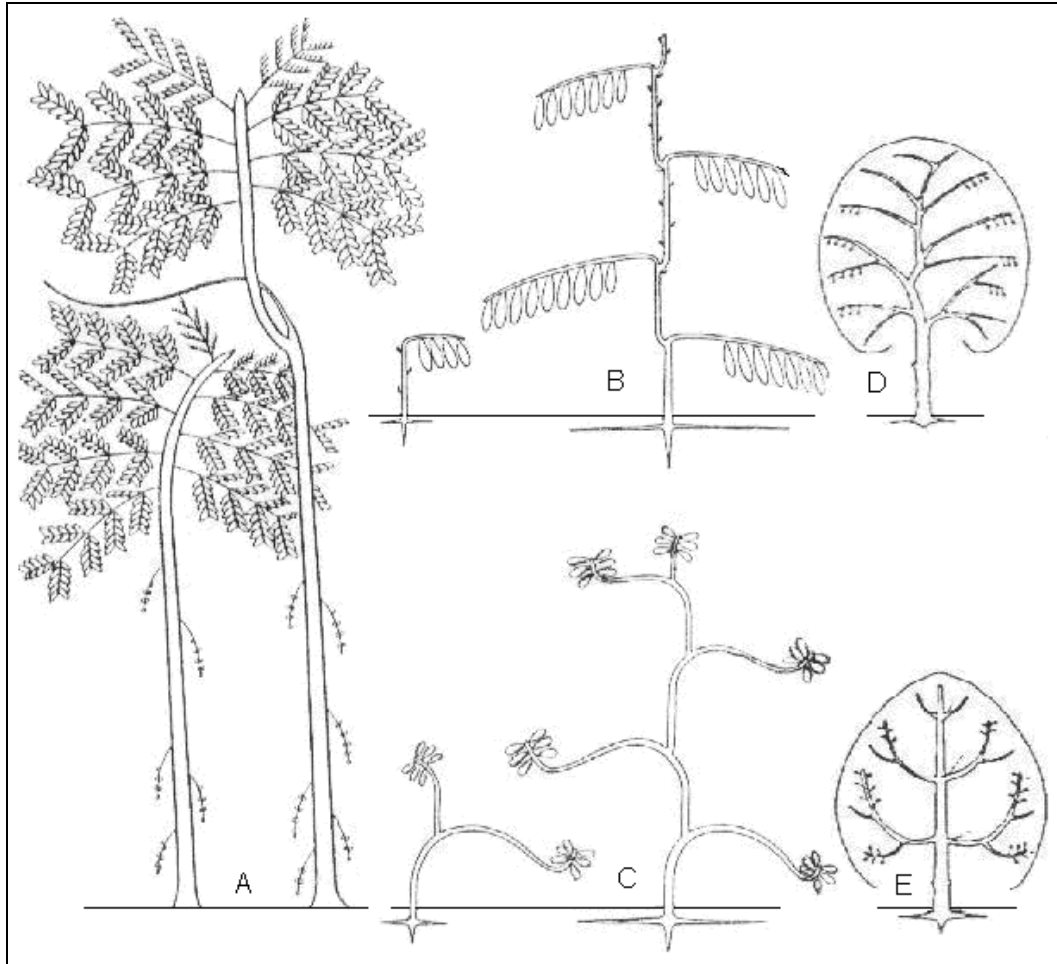


Figura 1. Modelos arquitectónicos representativos para la familia Mimosaceae (Adaptada de Hallé 1974, Barthélémy *et al.* 1990, citados por Jiménez 2000). A. modelo de Corner, árbol monocaule (*Pithecellobium hansemanii*. F. Muell.). B. Modelo de Mangenot (anónimo). C. Modelo de Champagnat (anónimo). D. Modelo de Troll. E. Modelo de Rauh.

El modelo de Champagnat (fig. 1C) se relaciona con aquellos ejes que tienen ortotropía, pero se doblan por la extensión de su crecimiento, posiblemente por la gravedad.

El modelo de Troll (fig. 1D) se define por ejes plagiótopos. La arquitectura está construida por la superposición continua de estos ejes. Los ejes principales construyen la parte del tronco y de una rama, la parte próxima se vuelve erecta (parte del tronco), muchas veces retardado después de la caída de las hojas. La parte distal del eje forma la rama sin o con crecimiento determinado, y con ejes laterales en general sin formar una parte basal erecta.

El modelo de Rauh (fig. 1E) se determina por un tronco monopódico con crecimiento rítmico el cual desarrolla pseudovercillos de ramas morfogenéticamente iguales al tronco. Las flores son siempre laterales y sin influencia en el sistema de ramas.

3.3.1 Caracteres morfológicos del modelo. La arquitectura del árbol es el resultado de la actividad meristemática apical, aérea y subterránea. Por lo tanto, directa o indirectamente las observaciones conciernen en cuanto a los meristemas, su estructura, la secuencia de diferenciación por la cual ellos pasan, su longevidad y el ritmo de la actividad (Hallé 1971). La identificación del modelo arquitectónico se apoya básicamente en la observación de cuatro grupos principales de características morfológicas: el tipo de crecimiento de los ejes, el patrón de ramificación, la diferenciación morfológica de los ejes y la posición de la sexualidad (Jiménez 2000; Jiménez *et al.* 2002).

3.3.1.1 El tipo de crecimiento de los ejes. Es continuo cuando su yema terminal (o meristema apical) no presenta periodos de descanso y asume un perfecto sincronismo de organogénesis y elongación del eje (Barthélémy 1991); puede apreciarse por que la aparición y muerte de hojas es constante, por cada hoja nueva que se inicia, una hoja vieja se cae y el crecimiento incluye una serie

continua de hojas representando todos los estados de desarrollo (Hallé *et al.* 1978) (fig. 2A).

Es rítmico cuando su yema terminal (o meristema apical) presenta cambios regulares entre los periodos de descanso y elongación del eje; en este caso los periodos de actividad del meristema forman unidades de crecimiento (UC), las cuales corresponden a la porción del eje que se desarrolla durante el periodo de elongación en el tiempo x , son fáciles de identificar ya que a menudo están limitadas por dos zonas que presentan cambios en el tamaño de las hojas que protegen el meristema apical durante el periodo de latencia (Barthélémy 1991); el crecimiento rítmico es más notable en las especies vegetales de clima templado, donde las hojas tendrán un rápido desarrollo y expansión para extender el follaje y su eje; en árboles tropicales el nuevo brote puede ser un verdadero derrame de hojas jóvenes y los vástagos iniciales cuelgan (por ejemplo: *Amherstia nobilis* y *Saraca taipingensis*), y si los brotes son retardados, los colores de las hojas contrastan con los del follaje, pudiéndose encontrar gran variedad de hojas coloridas (verdes, pálidas, blancas, rojizas, etc) (Hallé *et al.* 1978) (fig. 2B).

Es definido, o determinado, cuando el meristema apical detiene su actividad vegetativa y aborta o se transforma en una estructura no meristemática incapaz de continuar con la extensión del eje; y el meristemo puede terminar en diferentes maneras: en un domo parenquimatoso, en un zarcillo, en una flor solitaria o inflorescencia (Barthélémy 1991; Bell 1993; Oldeman 1979 citado por Jiménez 2000) (fig. 2C). Es indefinido, o indeterminado, cuando su meristema apical continúa su actividad indefinidamente; no se puede decir si se detiene ni cuando (Barthélémy 1991; Oldeman 1979 citado por Jiménez 2000) (fig. 2D).

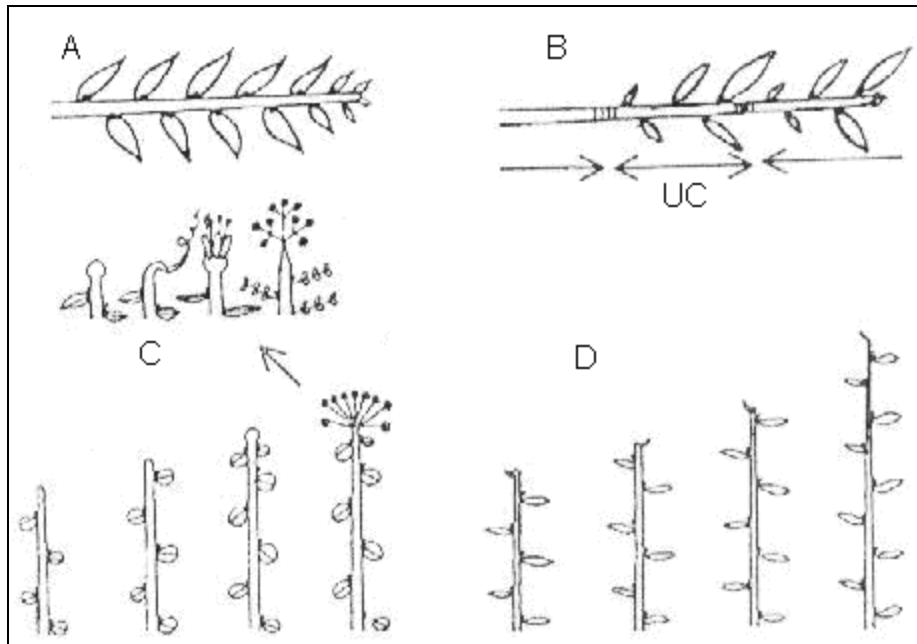


Figura 2. Tipo de crecimiento de los ejes (Adaptado de Oldeman 1979 citado por Jiménez 2000). A. Continuo. B. Rítmico (UC = unidad de crecimiento). C. Definido. D. Indefinido.

3.3.1.2 Patrón de Ramificación. El crecimiento del árbol es organizado por la actividad de los meristemos. Los meristemos apicales resultantes del crecimiento primario son los más importantes. Ellos hacen dos efectos al mismo tiempo, i.e., ellos construyen un eje (Vester y Saldarriaga 1993; Vester 1997) y participan en la regulación de la actividad de los órganos laterales, particularmente en meristemos laterales.

El patrón de ramificación tiene diferentes aspectos: la presencia o ausencia de ramificación vegetativa; ramificación continua, rítmica o difusa; ramificación proléptica o siléptica y ramificación monopódica o simpódica. Cuando hay presencia de ramificación vegetativa la parte aérea del árbol se constituye por la actividad de múltiples meristemas, y el árbol es poliaxial; ésta condición es más

frecuente entre las dicotiledóneas. Por el contrario cuando hay ausencia de ramificación vegetativa toda la parte aérea del árbol se constituye por la actividad de un único meristema, y el árbol es monoaxial.

Por otra parte, el proceso de la ramificación a través del tronco o las ramas pueden ser: continuo, rítmico y difuso; y no deben confundirse con los tipos de crecimiento ya mencionados. La ramificación es continua cuando existe una rama en la axila de cada hoja (fig. 3A); es rítmica cuando las ramas están juntas y dispuestas en niveles claramente definidos, pudiendo estar asociada o no con el crecimiento rítmico (fig. 3B); la ramificación es difusa cuando algunas axilas no portan una rama y no hay un patrón visible (Oldeman 1979) (fig. 3C).

Con respecto a su origen la ramificación puede ser proléptica o siléptica (Hallé *et al.* 1978). La prolepsis es el desarrollo discontinuo de un meristema lateral a partir de un meristema terminal, para establecer una rama, con la intervención de un periodo de descanso del meristema lateral; se reconoce por los entrenudos cortos y presencia de hojas escamosas en la parte basal de la planta (fig. 3D). La silepsis es el desarrollo continuo de un meristema lateral a partir de un meristema terminal, para establecer una rama, sin la intervención de un periodo de descanso evidente del meristema lateral; se reconoce por los entrenudos largos, sin escamas y las primeras hojas de la rama son alejadas al eje principal (fig.3E).

La estructura general de los árboles puede ser vista con base en su organización o la forma de construcción. Cuando las ramas son construidas por la extensión vegetativa de un solo meristema apical se dice que la ramificación es monopódica, y el eje así formado es un monopodio (Bell 1993) (fig.3 F).

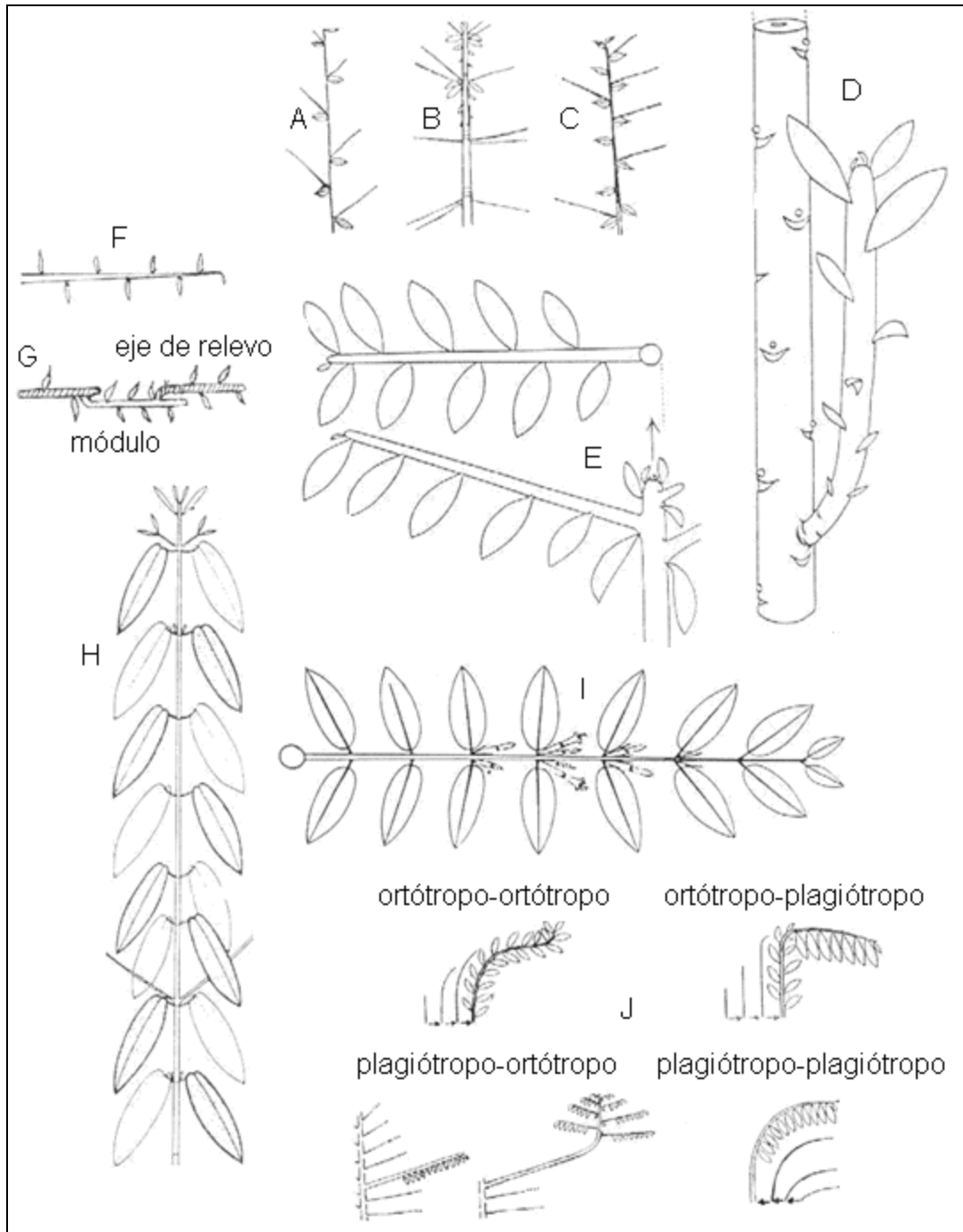


Figura 3. Patrones de ramificación y diferenciación morfológica de los ejes (Adaptado de Oldeman 1979, Oldeman & Hallé 1980, Hallé *et al.* 1978). A. Ramificación continua. B. Ramificación rítmica. C. Ramificación difusa. D. Ramificación proléptica. E. Ramificación siléptica. F. Ramificación Simpódica. G. Ramificación monopódica. H. Eje ortótropo. I. Eje plagiótropo. J. Ejes mixtos.

La ramificación monopodial parece ser la más común en ejes con filotaxia dística, las ramas resultantes son también dispuestas dísticamente, así que la dorsiventralidad es mantenida en todos los órdenes de ramificación. Entre los ejemplos más comunes se tiene a: *Myristica fragrans*, (Myristicaceae), muchas especies de *Diospyros*, *Phyllanthus* y miembros de las Annonaceae. Sin embargo, muchas coníferas expresan dorsiventralidad en los complejos de rama y su filotaxia es espiral, otras en cambio disposición de hojas decusadas, como la familia Rubiaceae (Hallé *et al.* 1978).

Cuando las ramas son construidas por una serie lineal de ejes equivalentes se dice que la ramificación es simpódica, donde cada nuevo eje (eje de relevo) se desarrolla a partir de una yema axilar situada en el eje anterior; toda la fila (serie) de ejes constituida de esta manera es un simpodio, formado por el crecimiento o construcción simpodial, donde cada miembro de la serie se deriva de un meristema apical diferente y cada segmento se denomina “unidad simpódica o módulo” (Bell 1993) (fig. 3G). Según Hallé *et al.* (1978) una rama puede proliferar aunque se haya originado de un solo meristema lateral, la estructura generada sigue funcionando como una unidad lateral, para la cual se define el término “complejo de rama”. La ramificación dentro de estos complejos puede ser monopódica o simpódica.

La ramificación simpodial de un complejo de rama puede ocurrir de dos formas posibles (Koriba 1958 citado por Hallé *et al.* 1978): crecimiento por sustitución: es el reemplazamiento de un meristema terminal por un meristema lateral después de que el meristema terminal ha tenido un aborto o más frecuentemente, se ha transformado en una flor o una inflorescencia. Crecimiento por aposición: es el desplazamiento de un meristema terminal, el cual continúa su crecimiento

vegetativo por un meristemo axilar promoviendo la futura extensión de crecimiento del complejo de rama.

Aunque la distinción simpodio/ monopodio es propia para el análisis morfológico y morfogenético, no describe la organización de los ejes en la formación del árbol (Echeverry y Vester 2001), razón por la cual Édelin (1991) introduce el término “plan de organización” (véase el numeral 3.3.1.6).

3.3.1.3 Diferenciación morfológica de los ejes. Diferentes clases de meristemas dan el surgimiento con varias propiedades biológicas o arquitecturales.

La disposición de los órganos a lo largo de un eje y su dinámica caracterizan la naturaleza y el grado de diferenciación (Hallé y Oldeman 1970; Hallé *et al.* 1978). La ortotropía y la plagiotropía son dos estados extremos sobre un continuo de diferenciación morfológica de los ejes que forman una planta. Los ejes ortótopos tiene una dirección vertical de crecimiento, presentan simetría radial y una filotaxia espiralada u opuesta decusada (fig. 3H); los ejes plagiótopos tiene una dirección horizontal de crecimiento, presentan simetría bilateral y filotaxia dística o una orientación secundaria dorsiventral de hojas (Echeverry y Vester 2001) (fig. 3I).

Sin embargo existen ejes mixtos, los cuales son transiciones entre los ejes ortótopos y plagiótopos (fig. 3J). Un eje mixto, es un eje que presenta una parte basal vertical en el papel de tronco y una parte distal horizontal, en el papel de rama, separadas por una curva de radio variable (Hallé y Oldeman 1970). Existen cuatro tipos de ejes mixtos: ortótropo-ortótropo, ortótropo-plagiótropo, plagiótropo-ortótropo y plagiótropo-plagiótropo.

3.3.1.4 Posición de la sexualidad. Según Hallé *et al.* (1978) las condiciones de los meristemos apicales en los ejes aéreos determinan el surgimiento y la posición de las flores o inflorescencias. Estos autores sugirieron dos estados morfológicos que determinan la arquitectura del árbol.

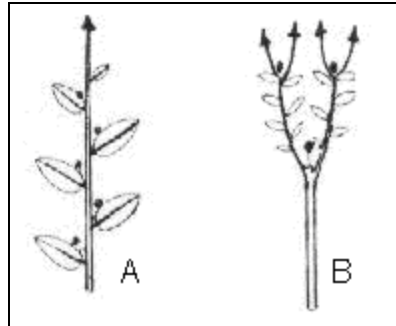


Figura 4. Posición de la sexualidad (Adaptado de Hallé *et al.* 1978). A. Lateral. B. Terminal.

La sexualidad lateral (= ejes pleonánticos) se define porque el meristema apical del vástago continúa su actividad fotosintética al mismo tiempo que produce flores o ejes florales laterales, y su actividad no será limitada por el florecimiento (fig. 4A). La sexualidad terminal (= ejes hapaxánticos) está definida porque el meristema apical del vástago se transforma por completo en un eje floral después del crecimiento vegetativo y finaliza en una flor o inflorescencia) (fig. 4B).

Aunque la construcción del árbol (Hallé *et al.* 1978) y el plan de organización (Édelin 1991) comúnmente se consideran como dos estados o características diferentes en el contexto de la arquitectura arbórea, para este estudio se incluyen en los caracteres morfológicos del modelo arquitectónico.

3.3.1.5 Construcción del árbol. La parte aérea de los árboles se constituye por la actividad de uno o más meristemas primarios (terminales). El solo meristema apical del vástago de la plántula puede dar origen al árbol de cuatro maneras diferentes descritas a continuación (Hallé *et al.* 1978 citado por Jiménez 2000).

- Árboles contruidos por un solo meristema: esta es la situación más simple, en la cual el meristema del vástago de la plántula es el único activo a lo largo de toda la vida del árbol, ya que éste origina un solo eje que permanece sin ramificarse en su estado vegetativo. En este caso, la construcción vegetativa del vástago es monoaxial.
- Árboles contruidos mediante ejes equivalentes: en éstos el meristema de la plántula prolifera por ramificación simpódica y los nuevos meristemas repiten la construcción del meristema parental de una forma precisa, en un sentido morfológico cuantitativo. Todos los meristemas son similares y repiten la construcción del eje a partir del cual se originaron. Los vástagos que producen éstos meristemas son ortótropos, los cuales poseen crecimiento definido, que usualmente terminan en una inflorescencia o mueren. Por lo tanto, el árbol se construye por una serie de unidades morfológicas equivalentes que se repiten indefinidamente. Estas unidades se denominan “módulos” y por extensión, los árboles contruidos por estos tienen una “construcción modular”. Comúnmente estos módulos forman un simpodio. Algunos árboles desarrollan un simpodio lineal y, por lo tanto, el árbol parece no estar ramificado, como en el caso de muchas *Cicas*, o más frecuentemente, dos o más módulos se repiten en la construcción del árbol el cual parece evidentemente ramificado (*Manihot esculenta*, *Ricinus communis*), más todavía en algunos árboles el tronco es una sola unidad o módulo, y el sistema de ramas es modular.

- Árboles con diferenciación entre troncos y ramas: en éstos el meristema apical se multiplica produciendo más meristemas de desigual potencial. Algunos de ellos dan nacimiento a ramas y uno o más dan nacimiento al tronco. En este tipo de construcción, el tronco tiene el papel arquitectónico más importante ya que determina la altura del árbol, conforma el sistema central de comunicación entre las raíces y la copa y mantiene la estabilidad mecánica de todo el organismo. El tronco puede ser un monopodio, el cual es producido por un solo meristema apical (*Ceiba pentandra*, *Myristica fragrans*), o un simpodio, producido por la sucesión de meristemas apicales (*Mabea caudata*, *Theobroma cacao*), cada uno de los cuales se originó como una rama (eje de relevo) a partir del meristema terminal, de tal forma que el árbol se construye por la sucesión de ejes de relevo. Por otro lado, las ramas están biológicamente especializadas para la fotosíntesis y la reproducción sexual, funciones que son llevadas a cabo mediante una gran variedad de formas. Este tipo de construcción admite muchas posibilidades arquitectónicas, dependiendo del grado de diferenciación entre el tronco y las ramas, i.e. si las ramas son ortótropas, o más o menos plagiótropas. Existen numerosos ejemplos de este tipo de construcción con diferenciación entre troncos y ramas, desde árboles tropicales (*Bertholletia exelsa*, *Coffea arabica*, *Mangifera indica*) hasta templados (*Acer* sp., *Araucaria heterophila*, *Quercus* sp.).
- Árboles con cambios en la orientación de sus ejes: en este caso el meristema terminal de la plántula se multiplica produciendo más meristemas iguales pero con un potencial mezclado; los ejes que se producen de éstos meristemas se denominan “ejes mixtos”. Esto es posible debido al cambio en la geometría y la orientación fisiológica de los ejes durante la actividad de su meristema (Hallé *et al.* 1978). Estos mismos autores (Hallé *et al.* 1978) reconocieron tres tipos, mientras Oldeman y Hallé (1980) adicionaron otra categoría, para un total de cuatro ejes mixtos: el primero muestra una base ortótropa, enderezada, con

función de tronco, que después continúa formando una extremidad colgante, también ortótropa, pero con función de rama (*Andira inermis*, *Caesalpinia pulcherrima*, *Crescentia cujete*); en el segundo, la base todavía es ortótropa mientras que la extremidad es plagiótropa (*Maieta guianensis*, *Mouriri crassifolia*, *Vismia* cf. *ferruginea*); en el tercero, ambas partes son plagiótropas (*Annona muricata*, *Chrysophyllum cainito*, *Erythroxylum coca*, *Hymenaea courbaril*, *Psidium guineense*); y en el cuarto, la base del eje es plagiótropa con función de rama y la extremidad es ortótropa con función de tronco (*Bombacopsis quinatus*, *Terminalia catappa*, *Trema orientalis*).

3.3.1.6 Plan de organización. Árboles contruidos con simpodios pueden tener la misma organización que un árbol monopódico. Para caracterizar las relaciones que existen entre los ejes de una planta cuya construcción, puede ser monopodial o simpodial, Édelin (1991) introduce el concepto de “plan de organización” y sus dos estados estructurales posibles: jerarquía y poliarquía (Édelin 1991 citado por Vester 1997; Echeverry y Vester 2001)

Jerarquía: ejes que forman un tronco distintivo por la superposición de unidades simpodiales que forman las ramas (Vester 1997). En la organización jerárquica todos los ejes son interdependientes, las correlaciones morfogenéticas fuertes que se establecen entre ellos conducen a su diferenciación en órganos especializados dispuestos jerárquicamente (Echeverry y Vester 2001) (fig. 5A).

Poliarquía: tanto las unidades monopodiales como las simpodiales llegan a un momento cuando varios complejos reiterados se constituyen como troncos por subcopas (Vester 1997). En una organización poliárquica, el sistema ramificado está formado de ejes o complejos de ejes equivalentes, los cuales poseen una

morfología idéntica y autonomía de funcionamiento (fig. 5B) (Echeverry y Vester 2001). En una organización jerárquica la influencia del meristema terminal es fuerte, y en el poliárquico es débil. Los cambios endógenos y exógenos conducen más hacia una expresión jerárquica o poliárquica (Vester 1997).

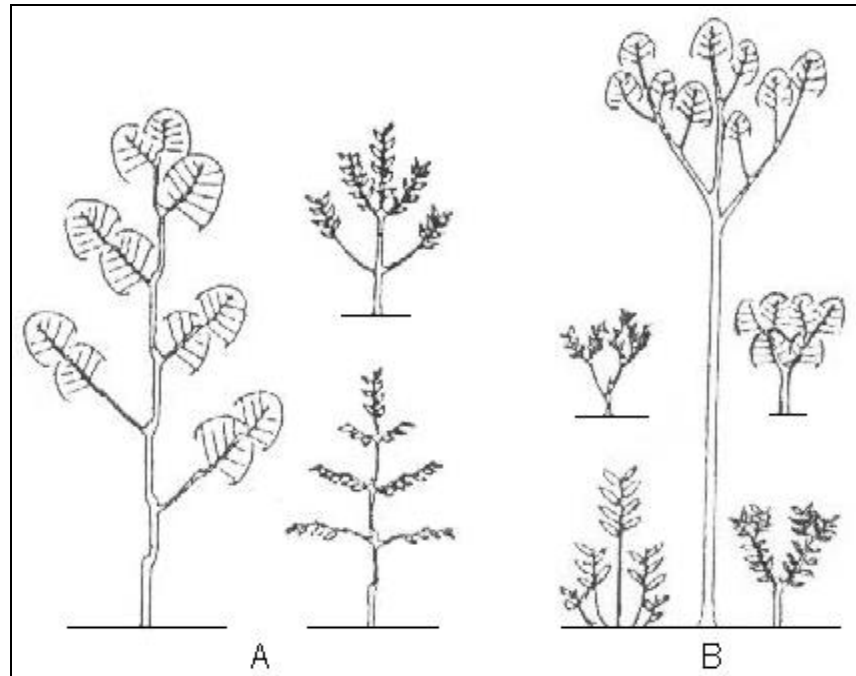


Figura 5. Plan de organización (Adaptada de Édelin 1991). A. Árboles con organización jerárquica. B. Árboles con organización poliárquica.

3.4 UNIDAD ARQUITECTÓNICA

Hallé *et al.* (1978) proporcionaron una nomenclatura para los ordenes de ramificación en los árboles utilizando los números ordinales 1º, 2º, 3º,...etc; sin embargo, Édelin (1977; 1984) trabajó y agregó otra nomenclatura para los ejes en su orden de aparición para no confundirse con los sistemas subterráneos

(raíces B1, B2,...etc) que también fueron puestos en estudio. Todos los órdenes de ramificación tienen su propia disposición de hojas, longitud y diámetro, longevidad, parte total de la actividad fotosintética y sexualidad (Hallé 1995).

De la anterior manera, para poder describir diferencias arquitectónicas más detalladas Édelin (1984) definió la unidad arquitectónica como la expresión específica de un modelo en una especie dada; es decir dos especies que presenten el mismo modelo pueden poseer unidades arquitectónicas diferentes (Echeverry y Vester 2001).

La arquitectura de una planta puede considerarse como un sistema jerárquico ramificado en el cual los ejes pueden agruparse dentro de categorías, la estructura y función de cada categoría es característica de su ubicación y para cada especie el número de ejes es finito y usualmente pequeño (Barthélémy *et al.* 1990; 1991; Hallé *et al.* 1978). Las características de todos los tipos de ejes en el árbol son colocadas en una tabla y todos los ejes son dados en un orden de diferenciación (Édelin 1991; Sanoja 1992; Loup 1994; Loubry 1994). Las combinaciones más utilizadas son: A1, A2, A3.....etc; las cuales indican el incremento en la diferenciación de cada eje (fig. 6) (Vester 1997). La identificación de la unidad arquitectónica se logra mediante un diagnóstico completo de las características funcionales y morfológicas de todas las categorías de los ejes (Barthélémy *et al.* 1990; 1991).

Hay algunos árboles (de clima estacional) que se conforman de una sola unidad arquitectural durante toda la prolongación de su vida, pero esto es excepcional, por ejemplo algunas coníferas y araucarias (Hallé 1995), que permanecen con dos o tres unidades arquitecturales y no son capaces de reiterar. Por otra parte, en la

mayoría de árboles dicotiledóneos, particularmente las especies del dosel, su arquitectura fundamental es repetida i.e., reiterando durante la ontogénesis (ver Hallé 1995).

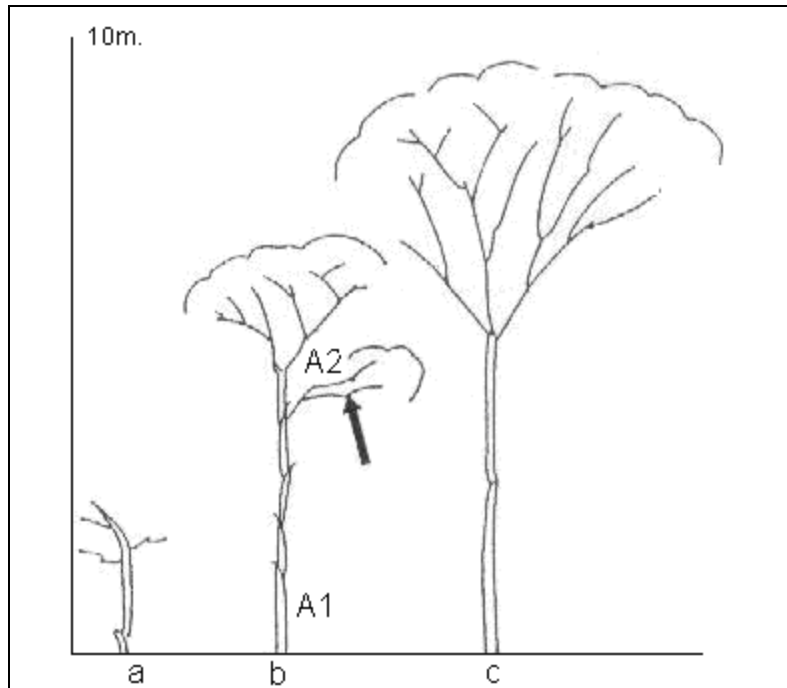


Figura 6. Unidad arquitectural de *Acacia dolichostachya* S. F. Blake (Adaptada de Echeverry y Vester 2001). a y b: árbol juvenil con sobreposición de relevos A1 y formación de pisos de ramas o complejos plagiótropos simpodiales A2 (flecha). c. árbol maduro.

3.5 REITERACIÓN

La formación repetida de la unidad arquitectural que surge de un meristemo, no de una semilla, puede ser observada como brotes nuevos en el tronco del árbol, siendo con frecuencia llamados retoños. El uso de este fenómeno es muy importante para la propagación vegetativa. Oldeman (1974) reconoció en este

proceso la repetición del modelo y lo llamó “reiteración”. Una vez enlazado a la arquitectura como principio de ramificación, diferentes rumbos de reiteraciones en relación al desarrollo del árbol fueron analizados y renombrados (Vester 1997; De Castro 1980; Édelin 1977; 1984).

La reiteración es un proceso a través del cual el organismo duplica su propia arquitectura elemental (Oldeman 1974) de su unidad arquitectural (Hallé 1995). Existen varios tipos de reiteraciones que se pueden presentar en especies arbóreas y se clasifican según la parte de la unidad arquitectónica que se repita (reiteración total o parcial), según el origen (reiteración proléptica o siléptica), según su causa y función (reiteración traumática, adaptativa y automática).

Las reiteraciones pueden brotar en el árbol rejuveneciendo los ejes del modelo arquitectónico, esta reversión puede ser completa e involucrar de nuevo toda la expresión de la unidad arquitectónica partiendo desde la primera categoría del eje (A1) hasta el último orden de ramificación, en cuyo caso se dice que la reiteración es total o puede duplicar únicamente una parte de la arquitectura de la planta, en cuyo caso se dice que la reiteración es parcial (Hallé 1995; Vester 1997).

La reiteración adaptativa surge debido al exceso de energía en un árbol con perfectas condiciones y repite el modelo conforme la estructura de ramificación del crecimiento (De Castro 1980; Vester 1997) (fig. 7A).

La reiteración traumática es el producto de un trauma o un daño causado en la estructura vegetativa de una planta (Hallé *et al.* 1978; De Castro 1980) (fig. 7B). La destrucción de los ejes, incluyendo la desaparición de su meristema terminal,

estimula el desarrollo de yemas latentes o que estaban suprimidas antes del daño, esta reiteración es llamada proléptica debido a que toda la reiteración es originada a partir de una yema latente (un rebrote) (fig. 7C), releva la parte perdida y repite la misma secuencia de ramificación (Vester 1997); aunque este tipo de reiteración también puede ser llamada reiteración traumática (De Castro 1980).

Quizás la forma más frecuente, pero ciertamente la forma menos obvia de reiteración es la automática (Vester 1997). Ésta fue descrita cuidadosamente por Édelin (1984 citado por Vester 1997) como “arbolitos ramificados” (saplings branch); él puso un obstáculo a las especies que crecen con tres ordenes (A1, A2 y A3), dentro del orden de diferenciación incrementado. El A1 es el eje epicotiledonario que forma un espiral de ramas, cada uno consiste de ordenes de ramas más diferenciados (A3) de su unidad arquitectural. En un cierto momento los ejes a lo largo del espiral comienzan a producir ejes A2 que en su retroceso forman y producen ejes A3. Édelin (1984) llamó a este proceso “metamorfosis”, donde un eje cambia la formación de su tipo a la formación de otro.

El resultado de esta noción para la organización dentro del árbol es que los ejes más diferenciados están en la periferia de la copa. Entonces, se observa como si el árbol colocara nuevos órdenes de ramas entre el eje menor y el eje más diferenciado: proceso llamado “ramificación por intercalación”. El proceso por intercalación puede continuar más allá del número de órdenes de ramificación presentes en el modelo. Si todos los ejes diferenciados son formados (A1, A2 y A3) y las ramificaciones van de esa manera, entonces el eje entre el tronco (A1) y los A2 son también A1, i.e., ellas automáticamente repiten el modelo. De esta manera en adelante hay reiteración automática (fig. 7D).

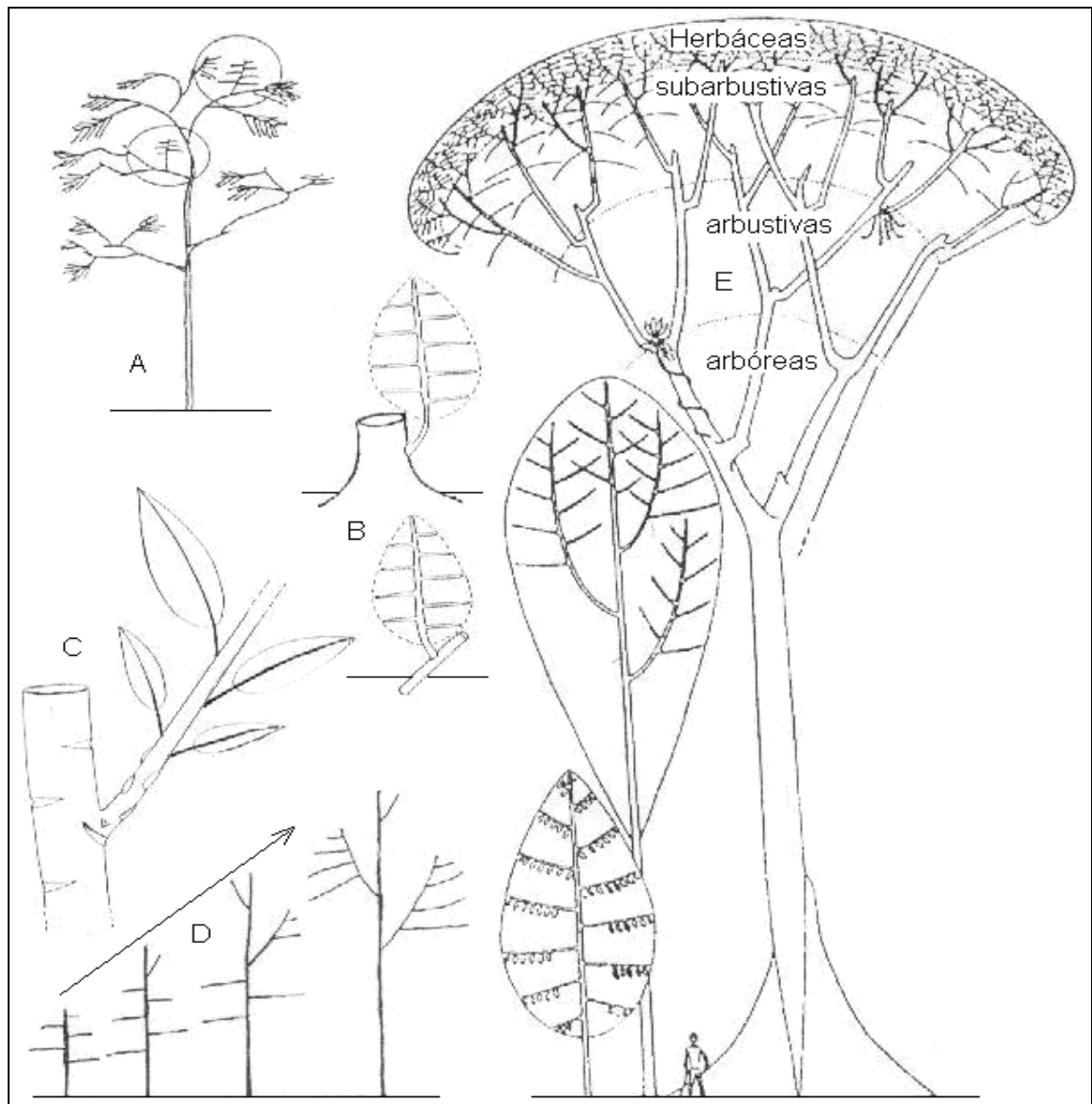


Figura 7. Tipos de reiteraciones en árboles (Adaptada de Hallé *et al.* 1978, De Castro 1980, Vester 1997). A. Reiteración adaptativa. B. Reiteración traumática. C. Reiteración proléptica. D. Reiteración automática. E. Árbol maduro exhibiendo los sucesivos pulsos o fases de reiteración arbórea, arbustiva, subarborescente y herbácea.

Los árboles que muestran reiteración automática, muestran mucha dificultad para distinguir entre una reiteración o un orden de rama extra dentro del modelo (Vester 1997). Los complejos reiterados desarrollados mediante procesos de

metamorfosis son también denominados complejos de reiteración siléptica para distinguirlos de aquellos derivados a partir de yemas latentes que constituyen una reiteración de tipo proléptica.

Hallé *et al.* (1978 citado por Jiménez 2000) diferenciaron otros tipos de reiteraciones con base en los complejos de órganos construidos, comparando los árboles que crecen dentro del bosque con los que crecen en campo abierto, liberados de la competencia con otros. En el desarrollo del árbol se presenta pulsos o fases de reiteración en su arquitectura. Los complejos reiterados pertenecientes a los pulsos sucesivos de reiteración pueden ser comparados con la arquitectura del individuo originado desde la semilla. De esta manera es posible distinguir cuatro tipos diferentes de reiteración: arbórea, arbustiva, subarbustiva y herbácea (fig. 7E).

Los complejos reiterados que nacen en el tronco o en las ramas más gruesas que habían conformado el modelo inicial se denominan reiteraciones arbóreas, y son las unidades responsables de la construcción de las ramas más grandes del árbol. Posteriormente se presenta otros pulsos de reiteraciones que generan complejos reiterados cada vez más pequeños, semejantes a arbustos, llamados reiteraciones arbustivas. Éstas nacen sobre los troncos y las ramas de los complejos reiterados previos, los arbóreos, y de las ramas intermedias que inicialmente conformaban el modelo arquitectónico. Luego, se presenta el tipo de reiteración subarbustiva, y por último las reiteraciones herbáceas que constituyen el tipo más pequeño y más numeroso, conformado por complejos miniaturizados donde el modelo se expresa proporcionalmente pero aún puede reconocerse su arquitectura, pero generalmente no su modelo.

3.6 SILUETAS DE ÁRBOLES

Los caracteres dendrológicos de una planta son básicos en la identificación de sus estructuras cuando no tienen flores o frutos (Mahecha, 1997). Para el estudio arquitectónico de *Albizia carbonaria*, se consideraron algunos caracteres dendrológicos para observar a los individuos en campo.

Igualmente se consideraron ciertos elementos de las siluetas de árboles, planteadas por Caldas (1979) en el tema de la arquitectura paisajística; caracteres como: dimensión y volumen del árbol, forma de la copa, densidad de follaje y su distribución, forma del tronco, dirección de ramas, características de la corteza, mediciones del ancho y alto de la copa.

Según Mahecha (1997), el follaje se clasifica de acuerdo a: su abundancia (abundante, medio y escaso); la densidad (espesa, media o rala); la distribución (dependiendo de como se ubica el follaje, sea aglomerado, en conos, cumuliforme, chuzos, desordenados, irregular, ramilletes, sombrillas o uniforme).

Caldas (1979) involucra una serie de cualidades que individualizan a cada especie con reconocimientos de altura, expansión y forma de la copa. La altura puede ser clasificada así: alta (más de 15 m), media (de 8 a 15 m) y baja (de 4 a 8 m). La forma del árbol se clasifica según su copa, encontrando siluetas pirámide, abanicada, elíptica, ovalada, globosa, sombrilla, irregular, hongo, etc (fig. 8) (Mahecha 1997).

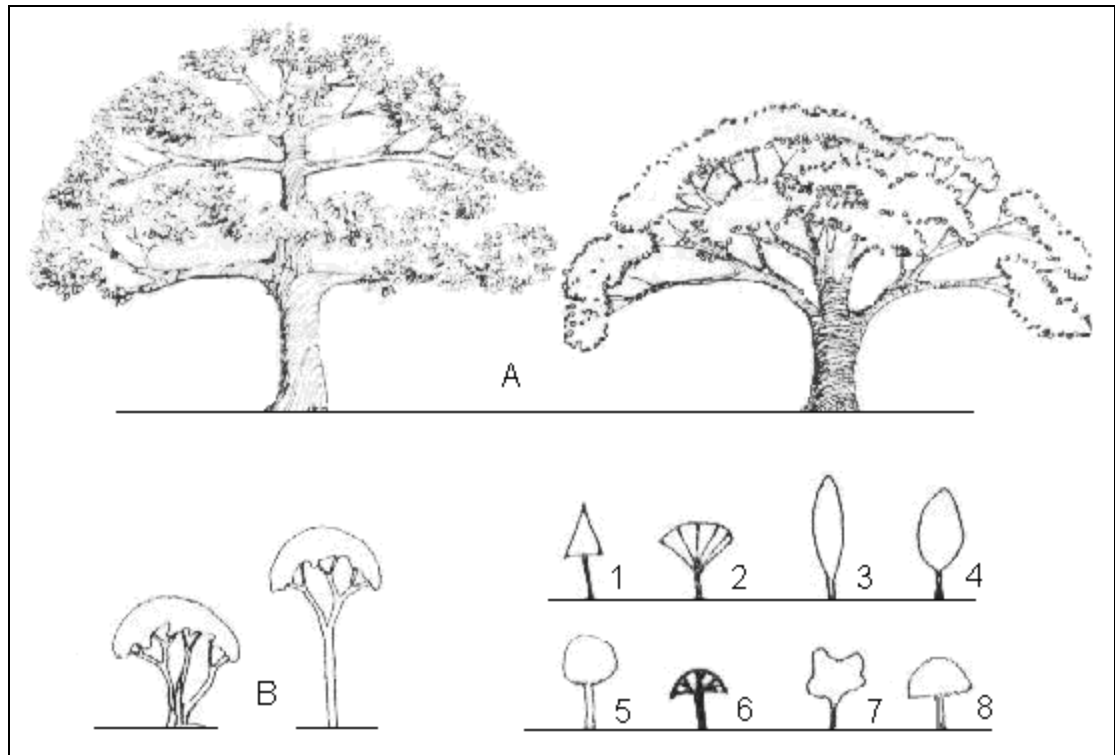


Figura 8. Siluetas o formas de copas en especies arbóreas (Adaptada de Caldas 1979, Mahecha 1997). A. Especies de gran copa con forma de hongo y sombrilla (silueta de samanes y carboneros). B. Formas biológicas de arbustos y árboles. Formas de copas: 1 triangular, 2 abanicada, 3 elíptica, 4 ovoide, 5 globosa o redondeada, 6 sombrilla, 7 irregular, 8 hemisférica o de hongo.

4. ESTADO DEL ARTE

Hallé (1971) en sus primeros estudios en bosques lluviosos del África, propuso una metodología para la evaluación de la arquitectura arbórea en su estudio “arquitectura y crecimiento de los árboles tropicales con ejemplificación de las Euphorbiaceae”. Menciona algunas figuras y su eventual crecimiento morfológico, tales como: simetría, cambios, longevidad, y actividad rítmica en los meristemas. También reporta las diferencias y similitudes polimórficas que puede darse en un modelo arquitectural (concepto de riqueza arquitectural del modelo) dentro de un mismo género, como es el caso de *Sapium*, (Euphorbiaceae), sin embargo en otros casos el modelo exhibe pobreza arquitectural como en Myristicaceae.

De Castro (1980) hizo un ensayo de la clasificación de los árboles tropicales según su capacidad de reiteración; esta es una forma de duplicar y multiplicar nuevos retoños para el modelo arquitectónico en las copas. Las reiteraciones pueden ser traumáticas o adaptativas, de esta manera se ha clasificado a los árboles en tres categorías: 1. árboles desprovistos de toda capacidad de reiteración; árboles capaces de reiteración traumática pero no de reiteración adaptativa; árboles en los cuales la reiteración toma forma de multiplicación vegetativa, 2. árboles en los cuales el modelo inicial queda permanentemente, 3. árboles en los cuales el modelo inicial es precozmente enmascarado por la reiteración.

Fisher y Hibbs (1982) evaluaron los cambios de plasticidad en la estructura dentro del “modelo de Aubreville” con individuos jóvenes y adultos de *Terminalia latifolia* L. y *T. catappa* L. en hábitats de Jamaica, oeste de las Indias, y *Manilkara* sp.

(Sapotaceae) de Miami, Florida. Los árboles jóvenes de las 3 especies (aunque tienen el mismo modelo) exhiben diferencias (en las unidades del complejo de rama, dirección de las hojas en la unidad, cantidad de hileras en el tronco e irregularidad de apariciones en nuevas unidades) en la “arquitectura determinada” de los individuos, indicando efectos muy significantes en la copa geométrica. Por otra parte la “arquitectura oportunista” de los árboles adultos está influenciada básicamente por el surgimiento de reiteraciones en la copa; además los cambios morfológicos del modelo están afectados por la edad, la declinación del vigor de las ramas y la bifurcación de los complejos de rama.

Borchert y Tomlinson (1984) describieron el desarrollo de la copa en *Tabebuia rosea* una especie distribuida en América central y que ocupa diversidad de hábitats, la especie expresa una disposición de ramas geométricas; se utiliza un programa de computador "Branch", el cual simula el sistema de ramas. El objetivo básico es prever explicaciones casuales en las formas de arquitectura, teniendo en cuenta "el plan de crecimiento genético", del desarrollo que pueden tener los árboles por controles internos y que obedecen a factores externos.

En dicho trabajo se hace una descripción de la morfología y desarrollo de las yemas, así como el proceso de ramaje. El modelo de la copa descrita es igual al modelo de Leeuwenberg, ya que presentan bifurcación simpodial en sus ramas; se encontraron tres fases de crecimiento al observar la fenología de las ramas y la adaptación geométrica del sistema de ramas.

En Colombia existen pocos estudios sobre la Arquitectura Arbórea, entre ellos cabe resaltar a:

Caldas (1979), quien realizó un estudio de arquitectura paisajística donde involucró elementos de la flora implementados para la ornamentación urbana; utilizó la flora tropical existente teniendo en cuenta la estética y la funcionalidad y dio una aplicabilidad de forma coherente a los espacios de construcciones urbanas. De acuerdo al desarrollo que tienen las plantas, definió especies propias para parques, zonas verdes de urbanizaciones, jardines, y corredores de avenidas.

Jiménez *et al.* (2002), realizó un estudio arquitectónico de tres especies de Myristicaceae en dos bosques amazónicos de tierra firme. Se evaluó el desarrollo del modelo arquitectónico, la conformación de la unidad arquitectónica, los tipos de reiteración, el plan de crecimiento a nivel del árbol, la similitud arquitectónica entre las especies, las semejanzas con otras especies de la familia y cómo el desarrollo arquitectónico favorecía a los árboles para alcanzar el dosel. En los resultados las 3 especies de myristicáceas mostraron gran similitud y se asemejan al modelo propuesto por Massart; ya que alcanzan tres órdenes de ejes en su unidad arquitectónica y los árboles tienen gran capacidad de reiteración, además en su gran mayoría fueron prolépticas.

Se identificaron 8 fases de desarrollo; en las fases del futuro (plántulas) se establecieron plantas potenciales con capacidad para expandir la copa, en las fases del presente (juveniles) adoptan una arquitectura más compleja y tienen una máxima capacidad en el desarrollo de las copas, los árboles del pasado (maduros) se caracterizan por la disminución del tamaño de las copas ya que el árbol está en la senescencia.

Vester y Saldarriaga (1993) hicieron un estudio con base en el espectro arquitectural de los árboles en el bosque de la región Araracuara. Describieron la dinámica de cinco áreas de bosque secundario en procesos de sucesión con edades de 8, 11, 18, 30 y un bosque maduro. En el análisis se encontró 3 fases de arquitectural de las parcelas así:

Fase 1: bosque secundario de 8 años, presenta cobertura de árboles del futuro con grupos de árboles más altos.

Fase 2: bosque secundario de 11 y 18 años, que presentan un dosel de árboles del presente, en partes discontinuo y en partes con un subdosel.

Fase 3: bosque secundario de 30 años y bosque maduro, muestra una desintegración parcial del dosel en donde se encuentran los árboles del pasado; sigue existiendo el subdosel con árboles del presente, además de grupos de árboles o árboles individuales del futuro que reaccionan al abrirse el dosel para llenar los espacios.

Los modelos más exitosos en las áreas de bosque secundario en procesos de sucesión fueron: Rauh, Roux y Troll; siendo el más exitoso entre estos el modelo de Roux. Para el bosque maduro fue el modelo de Massart.

Echeverry y Vester (2001) estudiaron el desarrollo arquitectónico de tres especies de Acacia, en el jardín botánico Dr. Alfredo Barrera Marín, en el sur de Cancún, México. Las especies seleccionadas fueron: *A. collinssi*, *A. cedilloi* y *A. dolichostachya*; que evidentemente mostraban el modelo de Troll y de Champagnat. La finalidad del trabajo fue determinar comportamientos a nivel evolutivo arquitectural en especies cercanas (del mismo género). No se encontró que las especies exhibieran el modelo de Troll; sin embargo la expresión completa de su genética solamente se muestra después de varios relevos del eje principal

inestable, comúnmente a cierta altura de las plantas; demostrando que los factores externos son limitantes para la expresión del modelo. Los autores sugieren que para estudios posteriores con caracteres filogenéticos, serían relevantes, teniendo en cuenta comportamientos con otros modelos arquitectónicos semejantes.

Arias (2004) estudió la arquitectura de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* y *V. macrophylla* (Clusiaceae), los sistemas de raíces de ambas especies presentaron características similares en los ejes. *V. macrophylla* tiene un orden jerárquico menos que *V. baccifera* y su unidad arquitectónica se completa más rápidamente. *V. baccifera* presenta el modelo arquitectónico de Attims, mientras *V. macrophylla* exhibe el modelo de Troll. No se encontró coincidencia ni simultaneidad entre las etapas de desarrollo de raíces y de vástagos. En ambas especies se encontró un mayor número de ejes en las raíces con respecto a los vástagos. Con referencia a otras especies del género estudiadas anteriormente, se encontraron diferencias en la arquitectura caulinar principalmente en lo relacionado a la plagiotropía secundaria, los monopodios inestables y la localización de las inflorescencias.

Entre otros trabajos realizados se tiene a: Echeverry (1993) quien realizó un estudio arquitectural en palmas de la región de la Araracuara; Vester (1997) que evaluó el desarrollo de los bosques secundarios y otras especies y Ríos (1996) quien estudio los cativales en la región de Urabá.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

Las observaciones se realizaron en reductos de vegetación natural ubicados al azar en los municipios de Armenia y La Tebaida (Quindío), que corresponden a sitios con distribución de la especie, en altitudes entre 1200 a 1800 m.

5.2 ESPECIE SELECCIONADA

Se seleccionó para el estudio a la especie *Albizia carbonaria* perteneciente a la familia Mimosaceae. Para la escogencia de la especie y los individuos se siguieron las recomendaciones de Londoño (1993) citado por Jiménez (2000) y Jiménez *et al.* (2002) y que hacen referencia a: que sean de alta importancia dentro del bosque, facilidad de identificación en el campo, buena visibilidad desde el suelo (principalmente sus copas), sin excesiva carga de epifitas, lianas, bejucos, o estranguladoras.

Selección de individuos. Las observaciones fueron directas, se utilizó binóculos e incluso algunas veces se subió al árbol para tener una buena visibilidad de las estructuras de copas complejas y grandes. Se tomaron individuos en todas las fases de desarrollo: plántulas, juveniles, adultos, senescentes. Se tuvieron en cuenta características morfológicas y taxonómicas para su identificación en el campo; así como también el paisaje (campo abierto o cerrado (Bosque); pendiente del terreno, plano o inclinado).

5.3 PROCEDIMIENTOS

La metodología se desarrolló de acuerdo a los objetivos planteados:

5.3.1 Para el Modelo Arquitectónico. Se evaluaron las siguientes características propuestas por Hallé *et al.* (1978), Barthélémy (1991), Barthélémy *et al.* (1991):

- Tipo de crecimiento de los ejes: continuo, rítmico, definido o indefinido.
- Patrón de ramificación: se analizó de acuerdo a la presencia o ausencia de ramificación vegetativa (monoaxial o poliaxial); el proceso de ramificación continuo, rítmico o difuso; ramificación monopódica o simpódica; respecto al origen de la ramificación, proléptica o siléptica.
- Diferenciación morfológica de los ejes: se analizó si la orientación de los eje es ortótropa o plagiótropa.
- Posición de la sexualidad: se determinó la posición de la flor o inflorescencia, siendo lateral o terminal.
- Tipo de edificación del árbol: se definió si el árbol es construido por un solo meristema terminal; si es construido mediante ejes equivalentes; si tiene diferenciación entre el tronco y las ramas; y si presenta cambios en la orientación de sus ejes.
- Se identificó el diagrama arquitectónico (secuencia de dibujos) de acuerdo a conjuntos estructurales de cada una de las distintas fases de desarrollo (67 individuos entre plántulas, jóvenes, adultos y senescentes). Se incluyó en este mismo apartado la descripción de la copa y su follaje basado en la metodología de Caldas (1979) y Mahecha (1997), por tanto se tuvo en cuenta: medir la

altura total del árbol, la silueta o forma en la copa (Hongo, sombrilla, piramidal, eje vertical, globosa, ovoide, oblonga, irregular, etc.) y el follaje teniendo en cuenta su abundancia, densidad y distribución (irregular, en pisos, cúmulos, uniforme, etc.), para el tronco se tomó mediciones de DAP por cada individuo.

- Para el plan de organización en el árbol se tuvieron en cuenta los sistemas de Édelin 1991: Poliárquico y jerárquico.

5.3.2 Para la Unidad Arquitectónica. Se definió de acuerdo a la metodología de Édelin (1977; 1984). El primer paso consistió en definir y describir cuáles son los niveles de órdenes que presentan los ejes con base en el patrón de ramificación, las características encontradas se registraron en protocolos de campo para luego ser analizadas.

5.3.3 Para definir el tipo de reiteraciones.

- Se identificaron con base en su origen, para lo cual se pueden encontrar: prolépticas o silépticas (Barthélémy 1991; Barthélémy *et al.* 1991; Hallé *et al.* 1978).
- Según su causa y función: reiteraciones adaptativas, traumáticas (Oldeman 1974; De Castro 1980), y automáticas (Édelin 1984).
- Según la parte de la unidad arquitectónica que se repita: reiteraciones totales y parciales (Hallé *et al.* 1978; Barthélémy 1991; Barthélémy *et al.* 1991).
- Dependiendo del sitio en que se encuentren en el árbol (Hallé *et al.* 1978): reiteraciones arbóreas, arbustivas, subarbustivas y herbáceas.

Las observaciones de cada individuo seleccionado y censado se consignaron en protocolos de campo en el cual se incluyó su ilustración a escala y su fotografía. Algunas muestras se procesaron como ejemplares de herbario siguiendo la metodología de Lot y Chiang (1986), por lo cual se prensaron y se secaron en el horno a 60 grados centígrados, posteriormente se montaron en cartulinas dúplex, para luego ingresarlos a la colección del Herbario Universidad del Quindío – HUQ bajo la numeración de R. Palchucan.

5.3.4 Componente pedagógico. Para dar cumplimiento al objetivo pedagógico se efectuó una socialización de manera Teórico-práctica (clase y salida de campo) con estudiantes de Sistemática Vegetal de tercer semestre del Programa de Biología y Educación Ambiental. Antes de la práctica se les brindó información básica para comprender la teoría de la Arquitectura Arbórea.

6. RESULTADOS

6.1 MODELO ARQUITECTÓNICO

El Modelo. Siguiendo los métodos de Hallé *et al.* (1978), Barthélémy (1991), Barthélémy *et al.* (1991) se encontró que la especie *A. carbonaria* crece conforme el modelo arquitectónico de “Mangenot”, en el cual el árbol en su gran mayoría se edifica por ejes mixtos, es decir que en la parte basal el eje es vertical (ligeramente inclinado) y apicalmente son plagiótropos, además la construcción se completa por la superposición simpódica de estos ejes.

Tipo de crecimiento. El crecimiento de los ejes es continuo e indefinido. Continuo porque puede apreciarse que la aparición y muerte de hojas es constante y el crecimiento incluye una serie continua de hojas representando todos los estados de desarrollo. Además es indefinido porque el meristema apical continúa su actividad sin detenerse.

Patrón de ramificación. El patrón de ramificación vegetativo de la especie es poliaxial, en plántula porta yemas pequeñas que darán edificación a un arbolito de varios ejes y que con su crecimiento formará ramas abundantes en la copa del árbol maduro. El proceso de ramificación es difuso ya que no siempre hay una rama por cada nudo.

El patrón de ramificación monopódico (anexo 1, foto 2) se presenta en fase de plántula y simpódica en fases posteriores, sin embargo las ramas simpódicas pueden proliferar y seguirán funcionando como un complejo de rama.

Secuencia de aparición de ejes. La aparición de los ejes más diferenciados en el árbol se repite constantemente y edifican la copa de la siguiente manera: sobre el eje A1 se originan en las axilas ramas silépticas (25 a 35) que se mantienen como “ejes cortos”, con longitud que varía entre 15 y 45 cm., todas las ramas se ubican en el dorso del eje (fig. 9A); pero de 4 a 6 ramas se elongan y crecen tanto como el eje A1, dando lugar a la aparición de “ejes desarrollados”; los ejes restantes aunque pueden ramificarse se mantienen como ejes cortos.

Los ejes desarrollados pasan a ser los más diferenciados y conforman los ejes A2 propiamente dichos (fig. 9B). Sin embargo, de los ejes A2 nuevamente se originan ejes cortos, de los cuales solo unos pocos crecen óptimamente, los demás no. Los ejes así desarrollados constituirán los ejes A3 (fig. 9C); la secuencia de aparición se repite en adelante para cada nuevo eje diferenciado (= unidades arquitectónicas A4, A5 y A6). Los ejes diferenciados A2, A3, y A4 con su posterior crecimiento constituirán complejos de rama en árboles jóvenes y maduros (fig. 9D).

Toda la copa del árbol es edificada por la aparición de estos dos tipos de ejes (desarrollados y cortos), pero entre los ejes desarrollados se conforma la estructura más importante de ramificación simpódica bifurcada. En fases de desarrollo inmaduras la secuencia de aparición de ejes es básicamente siléptica y tanto los ejes cortos como los ejes diferenciados portan el follaje de la copa

mientras que en las fases maduras el follaje de la copa está en su gran mayoría sobre los ejes cortos de origen proléptico.

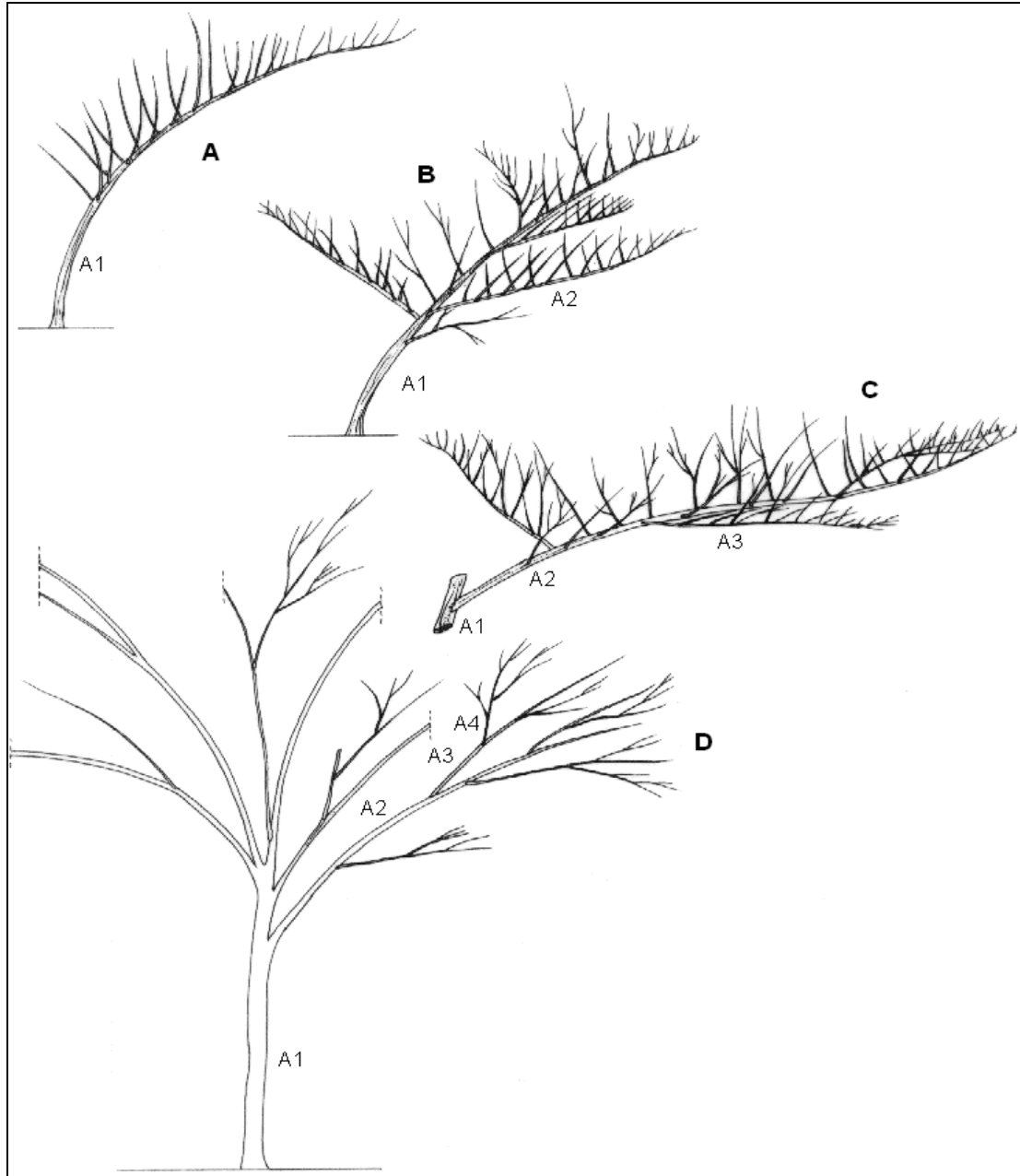


Figura 9. Secuencia de aparición de ejes en *A. carbonaria* (Representación en pasos A, B, C y D en negrita). A: ejes cortos sobre el eje A1. B: elongación de ejes A2 con ejes cortos. C: aparición de ejes A3. D: complejo de rama ramificado por tres ejes diferenciados (A2, A3 y A4).

Diferenciación morfológica de los ejes. Se presenta orientación ortótropa en plántula (anexo 1, foto 1) y ejes mixtos o plagiótropos en las demás fases (anexo 1, foto 3, 4); y es inherente al tipo de edificación del árbol.

Posición de la sexualidad. Es predominantemente lateral, pero también es terminal (anexo 1, foto 8), las inflorescencias surgen de los ejes cortos lignificados de los ejes A3, A4, A5 y A6. Comúnmente los ejes cortos que portan los frutos secos (legumbres) mueren.

Tipo de edificación del árbol. Muestra cambios en la orientación de sus ejes, siendo ortótropos al principio, posteriormente obtienen una plagiotropía secundaria que los conlleva a ser mixtos, incluso algunos serán completamente plagiótropos y colgantes-curvos.

Diagrama arquitectónico. Con base en los 67 individuos censados al azar en campo abierto (pastizales), se establecieron las fases de desarrollo y se ilustran diagramas arquitectónicos representativos de cada una. Los individuos evaluados se distribuyen por fases así: fases inmaduras (antes de la floración): plántulas 9, arbolitos 8, arbustos 8, arbusto-joven 8; fases maduras (después de la floración): joven-adulto 11, adulto-maduro 12 y árboles senescentes 11.

Basados en particularidades de conjuntos estructurales tales como: la dirección y morfología de los ejes diferenciados y de ejes cortos, patrones de ramificación, madurez en complejos de rama, forma de la copa y reiteraciones presentes la especie presenta siete fases de desarrollo, a saber:

- Fases Inmaduras

Fase de plántula: las plántulas fueron halladas en campos abiertos, lo más común es que el eje parental A1 sea ortótropo y ligeramente inclinado pero en algunos casos puede ser completamente ortótropo, situación causada por la interacción con ramas de gramíneas y posiblemente por la búsqueda rápida de luz por los primordios foliares apicales.

En esta fase la planta alcanza hasta 1.20 m (anexo 1, foto 1) de altura y puede evidenciarse la ramificación difusa y monopódica, ya que hay nudos basales sin hojas, ni yemas, solamente la parte apical porta yemas pequeñas además de hojas (6-11). Los entrenudos en la base del tallo son cortos (0.5 a 1.5 cm.), pero a medida que se da el crecimiento y la extensión se vuelven más largos (3 a 4.5 cm.) y crecen en zig-zag, siendo más apreciable hacia la parte apical.

Fase de arbolito: en esta fase los individuos tienen alturas de 1.20 a 2 m (anexo 1 foto 2). La planta es edificada básicamente por ramificaciones silépticas (ejes cortos) que repiten la morfogénesis del eje parental en estado de plántula (fig. 10); sin embargo no todos los meristemas de las ramas sobre el eje A1 se desarrollan, ya que algunos permanecen inactivos (no brotan) o inclusive rara vez brotan pero se desarrollan muy lentamente (ramas prolépticas).

Los ejes A2 son ortótropos ligeramente inclinados, todos se ubican en la parte dorsal del eje parental A1 y se diferencian de acuerdo a lo descrito para la secuencia de aparición de ejes (fig. 9B). Sin embargo los dos tipos de ejes (desarrollados y cortos) portan de 6 a 9 hojas por eje y la disposición en zig-zag se

mantiene en posteriores apariciones de ejes diferenciados A2, A3, A4, A5 y A6. La copa tiene una forma triangular extendida.

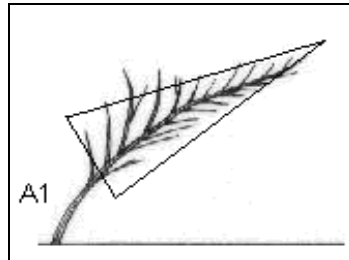


Figura 10. Fase de arbolito con ejes cortos en *Albizia carbonaria*.

Fase de arbusto: son individuos con tallas de 2.0 a 6.0 m. de altura. A medida que el árbol crece los ejes que lo edifican se van diferenciando y cada eje siléptico que va madurando tiene nuevas ramificaciones. El eje A1 y los A2 desarrollados de la pequeña copa así formada se dirigen hacia uno de los lados, adoptando una posición unidireccional, en general la copa va perdiendo su forma triangular extendida (fig. 11).

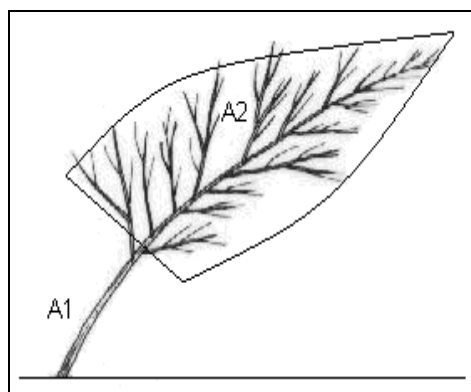


Figura 11. Fase de arbusto con ejes A2 en *Albizia carbonaria*.

En esta fase puede o no apreciarse el cambio en la dirección de los ejes mixtos. El eje A1 es curvo en su parte basal y se torna plagiótropo apicalmente, los ejes A2 desarrollados son plagiótropos (algunas veces mixtos) y los ejes cortos tienen una ligera inclinación vertical. Regularmente las plantas pueden presentar hasta la tercera unidad arquitectónica (A3).

Fase de arbusto-joven: incluye individuos con procesos de desarrollo que oscilan entre arbustos y jóvenes con alturas de 6.0 y 10 m. Se caracterizan por la bifurcación de los ejes (A1 vs. A2, A2 vs. A3), pero principalmente por la bifurcación del eje parental en la parte apical (fig. 12), razón por la cual no se diferencia el meristemo que dio origen al árbol, es aquí donde se pierde la dominancia apical del meristemo (anexo 1 foto 3).

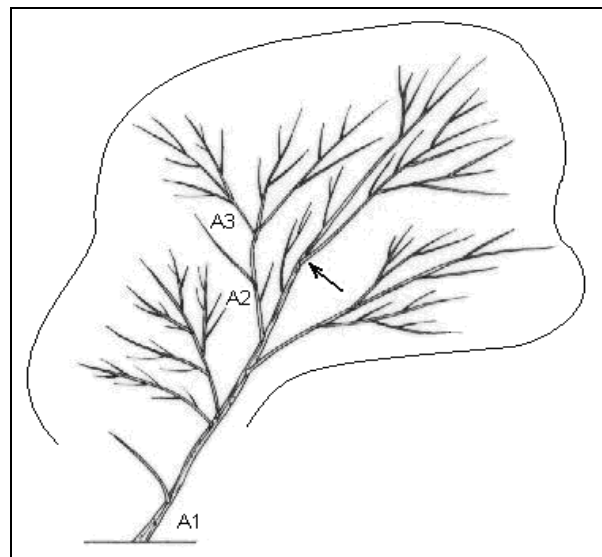


Figura 12. Fase de arbusto-joven con ejes A3 en *Albizia carbonaria*.

El eje parental (A1) se alcanza a denotar porque es curvo y de mayor grosor desde la base hasta el ápice, pero en general se acentúa con un comportamiento

más plagiótropo hacia la parte apical del árbol por el peso de la copa. La copa se extiende por el alargamiento de los ejes A2, los cuales sostienen el follaje y cambian su forma completamente.

El árbol ha completado el desarrollo de tres unidades arquitectónicas (A3), y da comienzo a la diferenciación de los ejes A4. En esta fase de desarrollo puede o no presentarse reiteraciones de tipo prolépticas, parciales y traumáticas, causadas por daños ambientales tales como el viento y lluvias torrenciales.

- Fases Maduras

Fase de joven-adulto: árboles que miden de 10 a 13 m., exhiben el modelo completo de “Mangenot”, por la superposición de ejes mixtos (fig. 13). La base del eje A1 opta por una posición vertical (aunque no siempre), son notables algunas fisuras en la corteza del árbol; la parte media sostiene los ejes A2, los cuales son medianamente verticales y hacia su parte apical son plagiótropos, estos se ramifican (de A3 hasta A5) a su vez y conforman complejos de rama (fig. 9D) dirigiéndose hacia un solo lado de la copa y se empiezan a organizar en estratos de follaje.

Algunos ejes A2 se dirigen en dirección contraria, en busca de espacio para todo el follaje, en sí la forma global de la copa es cónica pero se alcanza a denotar una silueta de sombrilla. Las inflorescencias surgen de los ejes cortos que están sobre los diferenciados A3, A4 y A5, ubicándose en la parte de arriba de la copa.

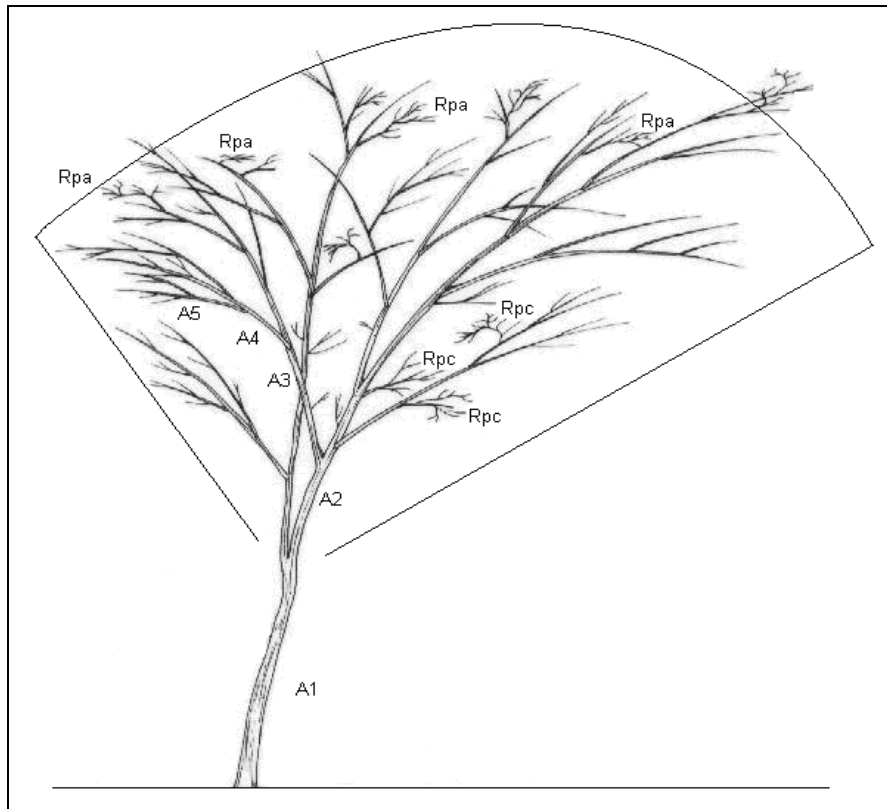


Figura 13. Fase de joven-adulto en *Albizia carbonaria*. Individuo con cinco unidades arquitectónicas. Rpa: reiteración parcial adaptativa. Rpc: reiteración parcial colgante.

Fase adulto-maduro: Árboles que alcanzan de 13 a 25 m. de altura, es la fase que exhibe una copa completamente expandida, es decir multidireccional (anexo 1 foto 4), debido a que los complejos de rama conforman estratos planos de follaje en distintas direcciones en la parte apical de la copa. Este fenómeno completa la estabilidad mecánica del árbol, ya que el crecimiento se ha dirigido en sentido contrario y en todas las direcciones al ocurrido inicialmente, tomando una forma simétrica desde cualquier lado de observación (fig. 14). En general la copa muestra una silueta tipo sombrilla.

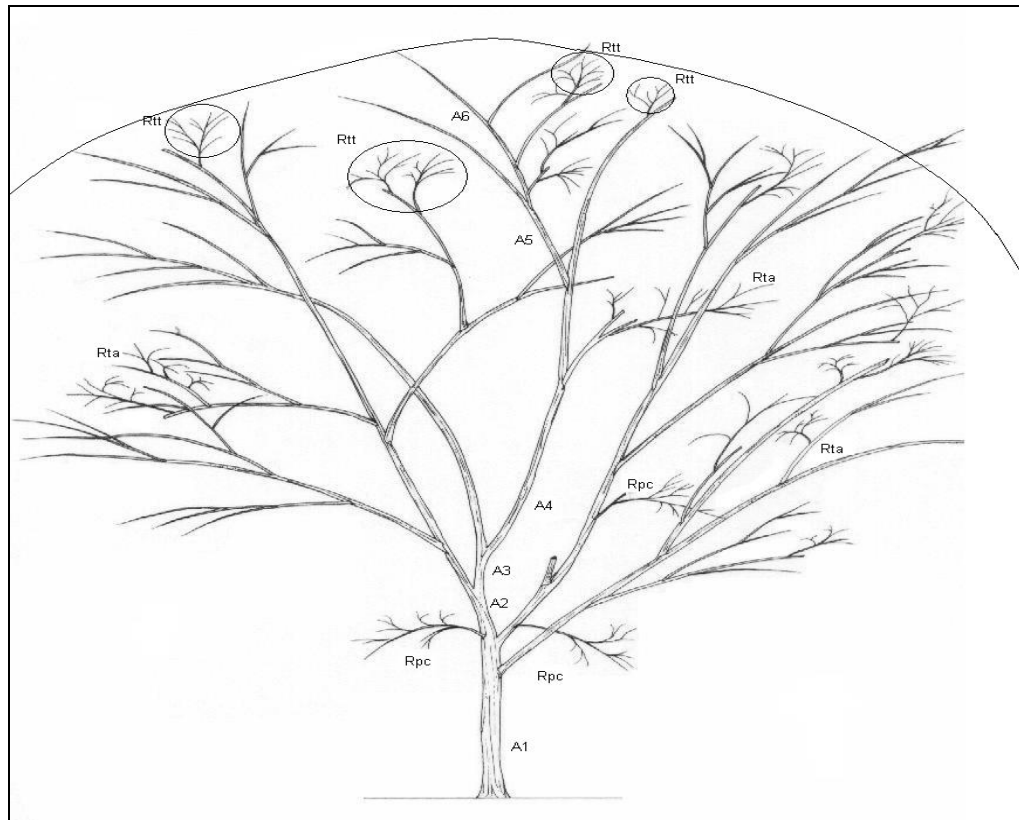


Figura 14. Fase de adulto-maduro en *Albizia carbonaria*. Individuo con la copa totalmente expandida. Rtt: reiteración total traumática (algunas en círculo). Rta: reiteración total adaptativa. Rpc: reiteración parcial colgante.

El tronco (A1) es vertical (por lo menos hasta los primeros ejes A2) y tiende a escarificarse. Los ejes A2 tienen igual grosor, causa por la cual no se diferencia el eje parental (A1) que les dio origen. Se destaca que algunos de los ejes A3, A4 y A5, son delgados y cuelgan por su peso y efecto de la gravedad e inclusive algunos son plagiótopos. Los ejes A6 son plagiótopos y pueden diferenciarse claramente. Los estratos de follaje se ubican en capas en el árbol, unos debajo de otros, posiblemente en busca de la luz y la ocupación de espacios libres. La densidad y abundancia del follaje depende del continuo surgimiento de los ejes cortos prolépticos.

En árboles de 25 m. de altura la escarificación de la corteza en el eje A1 aumenta considerablemente, provocando el desprendimiento y posterior caída de tramos importantes de corteza (anexo 1, fotos 11 y 12), incluso zonas que poseen reiteraciones en sus primeras fases de desarrollo (unidades mínimas).

Fase senescente: árboles que alcanzan 25 a 40 m. de altura. El proceso de escarificación en el tronco y los ejes A2 es abundante y desprende tramos importantes de la corteza (anexo 1, fotos 11 y 12). En la copa se notan daños en los ejes más diferenciados (anexo 1, fotos 7 y 8), causados en ocasiones desde la base hasta su ápice o traumatismos más localizados (fig. 15).

La forma de la copa es irregular y deformada, principalmente por envejecimiento de ejes. Aunque, algunas veces, los complejos de rama que se mantienen vigorosos hacen ver al árbol con una cierta silueta de sombrilla. Esta fase de desarrollo depende exclusivamente de las hojas de los ejes cortos prolépticos y ejes cortos de las reiteraciones.

En fases inmaduras los ejes cortos silépticos cumplen la función de soportar las hojas, el follaje en su abundancia es escaso y la densidad es rala; lo contrario sucede en la copa de fases adultas donde el follaje surge exclusivamente de los ejes cortos prolépticos, y el follaje en abundancia y densidad es medio. La estratificación del follaje empieza a ser evidente desde las fases inmaduras, cuando los ejes A2 se expanden formando complejos de rama dispuestos en estratos de follaje unos debajo de otros (Fases, arbusto-joven y fase de joven-adulto).

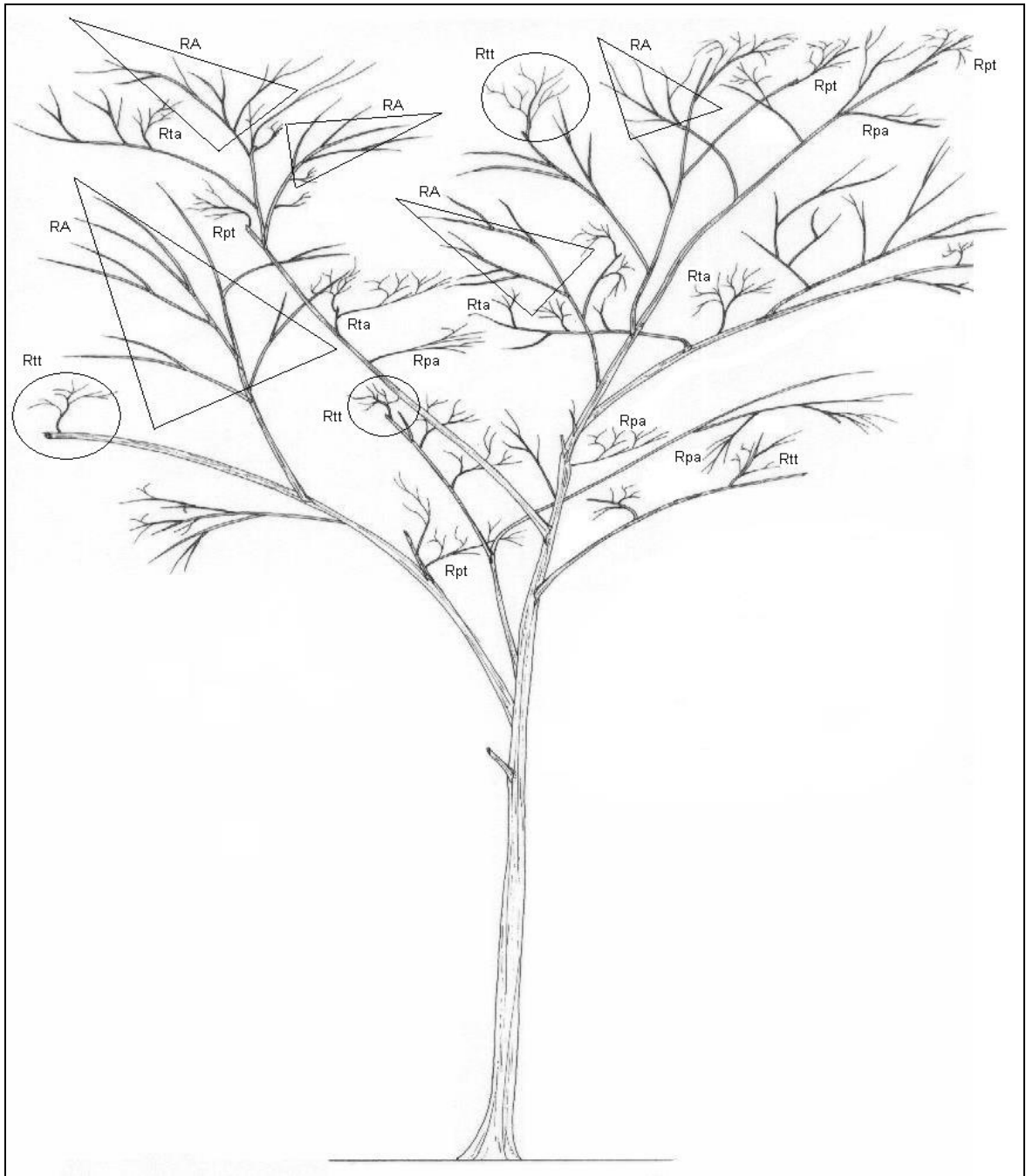


Figura 15. Fase senescente en *Albizia carbonaria*. RA: reiteraciones arbóreas (en triángulos). Rtt: reiteración total traumática (algunas en círculo). Rta: reiteración total adaptativa. Rpa: reiteración parcial adaptativa. Rpt: reiteración parcial traumática.

Las siete fases descritas se sintetizan en el siguiente diagrama (fig. 16):

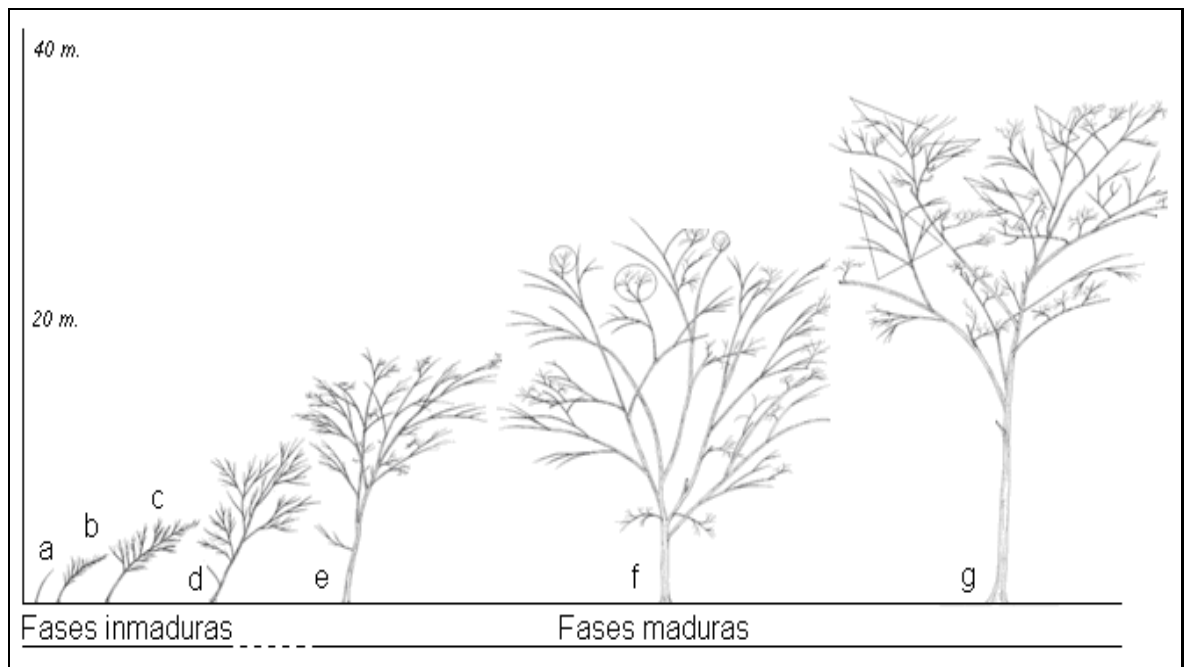


Figura 16. Diagrama arquitectónico de *Albizia carbonaria*. Se representa las fases de desarrollo: Fases inmaduras: a plántula, b arbolito, c arbusto, d arbusto-joven. Fases maduras: e joven-adulto, f adulto-maduro, g árbol senescente.

Plan de organización del árbol. Dentro de las primeras cinco fases ontogénicas el árbol tiene un plan de organización jerárquico. Los ejes diferenciados A2 hasta A5 se extienden con progreso conformando una estructura de ejes superpuestos y su avance da formación a complejos de rama más destacados en la copa.

Cada meristemo de los ejes diferenciados tiene una dominancia apical fuerte que determina su altura y subordina a los ejes cortos soportados. Aunque los ejes cortos pueden ramificarse, no llegan a tener grosores y extensiones (como los ejes diferenciados) considerables; incluso algunos se secan y mueren.

En las dos últimas fases ontogénicas las reiteraciones totales progresan constituyendo las de tipo arbóreas (fig. 15-RA) y los complejos de rama se representan por subsistemas separados y hacen que el árbol se organice por subcopas, lo que conduce a un plan de organización poliárquico.

6.2 UNIDAD ARQUITECTÓNICA

Se definieron seis unidades arquitectónicas (tabla 1), todos los ejes se nombran con respecto al orden de diferenciación que presentan a nivel del árbol. El tallo parental en la plántula constituye el eje A1, es monopódico y ortótropo (con simetría radial y filotaxia espiralada) hasta una altura de 1.20 m; a medida que la plántula crece se extiende curvamente y el meristemo apical cambia la filotaxia de las hojas a dísticas pero las inserciones de los pecíolos siguen siendo espiraladas, las hojas realizan una reorientan en un solo plano por la torsión de los entrenudos y pecíolos, un fenómeno llamado plagiotropía secundaria (Hallé *et al.* 1978).

Los ejes A2 brotan ortótopos ligeramente inclinados pero cuando comienzan a elongarse y crecer más toman una plagiotropía secundaria, luego permanecen como ejes mixtos.

Todo eje diferenciado (A3, A4, A5 y A6) surge inicialmente ortótropo pero luego cambia hacia una plagiotropía secundaria y dependiendo de las condiciones de la copa, los ejes pueden ser: mixtos (inclinados en su base y apicalmente plagiótrops), plagiótrops (A5 y A6) o inclusive colgar curvamente.

La diferenciación de los ejes se nombra en su orden de aparición solamente si se han formado completamente pues no todos edificaran la copa del árbol.

Tabla 1: Unidad arquitectónica de *Albizia carbonaria*.

Característica	Eje A1	Eje A2	Eje A3	Eje A4	Eje A5	Eje A6
Naturaleza	monopódico	simpódico	simpódico	simpódico	simpódico	simpódico
Tipo de eje inicialmente	ortótropo curvo	eje mixto	eje mixto o plagiótropo	eje mixto o plagiótropo	plagiótropo	plagiótropo
Dirección posterior del eje (madurez)	recto	inclinado	inclinados, horizontal colgante- curvo	inclinado, horizontal colgante- curvo	horizontal colgante- curvo	colgante- curvo
Filotáxia	espiral	dística	dística	dística	dística	dística
Simetría en hojas apicales	radial	bilateral	bilateral	bilateral	bilateral	bilateral
Nº de hojas	6-11	6- 9	6- 9	6- 9	6- 9	6- 9
Crecimiento	continuo	continuo	continuo	continuo	continuo	continuo
Origen de ramificación	siléptica	siléptica	siléptica	siléptica	proléptica siléptica	proléptica siléptica
Sexualidad	no	no	si	si	si	si

Cuando un eje engrosa su diámetro el carácter de superposición de los ejes simpódicos en el árbol se hace evidente y toman una forma de bifurcación en las inserciones axilares entre eje y eje.

Los ejes A2 (todos mixtos) de los complejos de rama son los más principales en la copa del árbol ya que la edifican y llegan a medir entre 7 y 15 m. de altura, estos complejos se ramifican y soportan los demás ordenes diferenciados (fig. 9D).

Los ejes A3 y A4 en su mayoría son mixtos, algunas veces plagiótopos, pero con su posterior maduración pueden moderadamente ser inclinados, completamente horizontales o inclusive colgantes-curvos. Los ejes A5 y A6 cuando tienen un engrosamiento son plagiótopos, y cuando son delgados cuelgan curvamente. Inicialmente los complejos de rama se dirigen hacia un solo lado de la copa organizándose en estratos (fase de joven-adulto), pero con la madurez se dirigen hacia la parte contraria del árbol completando una copa en general simétrica (estabilidad mecánica por cambio de direcciones) (fase de adulto-maduro y senescente).

6.3 REITERACIONES

Las reiteraciones se presentan en cualquier fase de crecimiento; pueden desarrollarse dependiendo de las necesidades del árbol y de acuerdo a los traumatismos que presenten los ejes. En general se encontró que todas las reiteraciones se originan por prolepsis (anexo 1, foto 5) ya que surgen de meristemas inactivos; de acuerdo a la causa y función que tiene en la copa pueden ser adaptativas y traumáticas. Según el desarrollo futuro de las mismas y la parte de la unidad arquitectónica que repitan optan por ser totales o parciales.

Se encontraron reiteraciones de primer orden, que a su vez se ramificaban y daban origen a reiteraciones de segundo y tercer orden. Por la posición se encontraron reiteraciones de tipo arbóreas. En las fases de desarrollo inmaduras los daños ambientales son pocos, pero a causa de esto se identificaron reiteraciones prolépticas y traumáticas cuya función es reemplazar el eje lesionado, por lo tanto se despliegan reiteraciones parciales, rara vez totales.

Por otra parte con base en observaciones de arbolitos podados (por factores antrópicos), se apreció que la especie tienen gran capacidad de reiterar. Cuando los daños son sobre el eje A1 tienden a producir de 2 hasta 8 “reiteraciones apiñadas” en un solo lugar o nudo (anexo 1, foto 9), reemplazando el eje parental podado. Las mismas características se evidenciaron en los ejes A2 de árboles jóvenes y adultos podados, con la diferencia de que estas reiteraciones no se desarrollan óptimamente, se mantienen como ejes cortos ramificados (anexo 1, foto 10) y rara vez logran ser reiteraciones parciales.

En fases de desarrollo maduras del árbol, las reiteraciones aparecen en la copa de la siguiente manera: por una parte en los ejes A2 y A3 surgen reiteraciones prolépticas-adaptativas, que podrían clasificarse como unidades mínimas (anexo 1, foto 6) (Barthélémy 1988; 1991), la mayoría de ellas mueren y algunas pocas progresan constituyendo reiteraciones parciales colgantes (fig. 13, 14 y 17-Rpc.).

En la fase de adulto-maduro hay además reiteraciones parciales, totales y traumáticas. Los complejos de rama hacia su parte apical mueren, lo que hace que las reiteraciones traumáticas dominen cerca de los sitios donde han ocurrido las lesiones, también hay reiteraciones de 1º y 2º orden (fig. 17).

En la fase senescente las reiteraciones pueden a su vez reiterar total o parcialmente y además lo hacen dos o tres veces en la misma reiteración (fig. 17Rta, 1º, 2º y 3º orden). Una vez las reiteraciones totales progresan dan pie a las reiteraciones arbóreas (fig. 15RA). Las reiteraciones parciales colgantes en la parte basal de los ejes A2 y A3 están constituidas por ejes delgados y extendidos, sus sistemas ramificados conforman también estratos de follaje

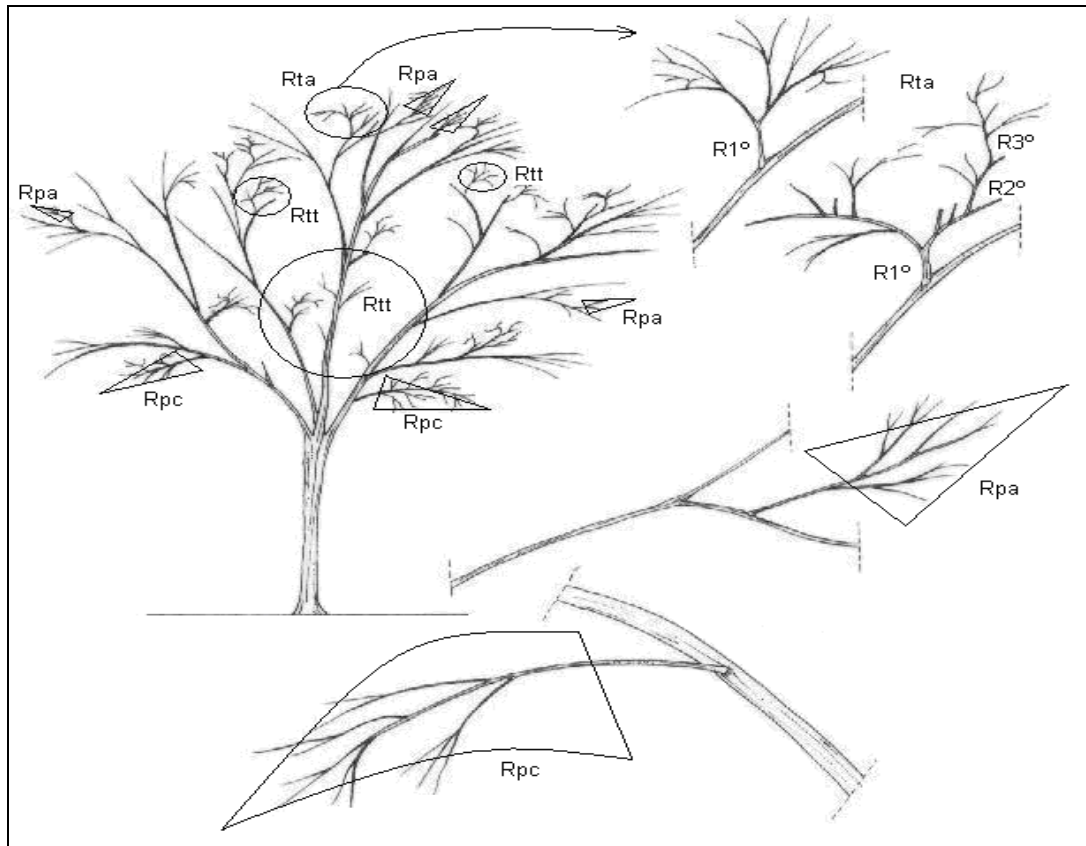


Figura 17. Reiteraciones representativas en un árbol de fase adulto-maduro en *Albizia carbonaria*. Rta: reiteración total adaptativa; la flecha indica las reiteraciones de primer, segundo y tercer orden. Rtt: reiteración total traumática (en círculo). Rpa: reiteración parcial adaptativa. Rpc: reiteración parcial colgante.

Por el contrario sobre los ejes A4, A5 y A6 aparecen reiteraciones totales o parciales y son más vigorosas según el eje en que se encuentren. Las parciales adaptativas se camuflan con los ejes diferenciados (A4, A5, A6) porque se desarrollan rápidamente y optan por ser plagiótropas (fig. 13 y 15, Rpa).

Las totales adaptativas se identifican por ser más verticales y crecen como pequeños arbolitos lignificados con ramificaciones en distintas direcciones (fig. 14,

15 y 17, Rta); cuando las reiteraciones totales sufren traumatismos es posible encontrar reiteraciones de primer, segundo y tercer orden (fig. 17).

Los traumatismos en ejes diferenciados y partes apicales de los complejos de rama son sustituidos por reiteraciones traumáticas sean totales o parciales en la parte hemisférica o periférica de la copa respectivamente (fig. 14 y 15-Rtt, Rpt). Una reiteración total puede progresar en amplitud (fase madura) de sus ejes conformando una reiteración de tipo arbórea (fig. 15RA).

6.4 COMPONENTE PEDAGÓGICO

La socialización del trabajo se realizó con 23 estudiantes de Sistemática Vegetal de tercer semestre de Licenciatura en Biología y Educación Ambiental. Se eligió a este grupo, porque manejan al menos algunos conceptos de botánica, en el desarrollo se empleó la información teórica de este estudio y se hizo una práctica de campo.

Para dar una mejor comprensión de la “Arquitectura Arbórea” se elaboró un módulo (anexo 2) el cual brindó la información básica de los temas (el modelo arquitectónico, la unidad arquitectónica y la reiteración) y se aplicó en una clase; además, se diseñó un protocolo (anexo 3) para que cada estudiante lo desarrollara en una salida de campo que se realizó a la Estación Biológica Cedro Rosado de la Universidad del Quindío.

La socialización a partir de estas actividades permitió distinguir que para todos los estudiantes la terminología empleada y las formas de ver la naturaleza desde el punto de vista de la arquitectura eran desconocidas y novedosas.

Aunque no hubo encuestas, evaluaciones o pruebas que resalten el aprendizaje en los estudiantes, se incluye en estos resultados algunas de las preguntas planteadas (al autor) durante la clase:

El modelo tiene que ver con las formas de la copa.

En la expresión del modelo implica su genética.

Para que sirve el diagrama arquitectural.

La unidad arquitectural es la misma estructural del árbol.

Varía el modelo entre los diferentes climas.

La reiteración es como un retoño en las plantas.

7. DISCUSIÓN

7.1 MODELO ARQUITECTÓNICO

De acuerdo a la metodología de Hallé *et al.* (1978); Barthélémy (1991) y Barthélémy *et al.* (1991) se demostró que la especie *A. carbonaria* crece conforme el modelo de Mangenot, donde los ejes que construyen al árbol son mixtos. El seguimiento detallado de los ejes mixtos A2 revela un cambio de dirección cuando los ejes se estructuran en la copa del árbol maduro. Un igual comportamiento tienen los ejes A3 y A4 con la diferencia de que estos últimos frecuentan variadas posiciones y ubicaciones dependiendo de la fase de desarrollo; por el contrario los ejes A5 y A6 se caracterizan por su plagiotropía.

Estas variaciones de los ejes con respecto a la construcción del modelo posiblemente surgen de necesidades en el modo de edificación requeridas por el árbol ante el ambiente, tal como lo sugieren Eheverry y Vester (2001) ya que la expresión genética del potencial de ramificación no es visible en cada momento, y puede estar relacionada con un desarrollo mínimo del aparato vegetativo o una situación ambiental externa al árbol.

Las características morfológicas y arquitectónicas evaluadas revelan que el modelo en *A. carbonaria* puede ser ventajoso, por cuanto permite al árbol construirse mediante ejes variados (mixtos, plagiótropos y curvos), lo cual podría explicar el rápido crecimiento que según Vargas (2002) posee la especie;

igualmente este hecho podría explicarse por el crecimiento continuo e indefinido de los ejes y por el poco follaje que presenta, por lo cual los individuos se ven inducidos a tener una constante organogénesis de hojas (en ejes cortos silépticos y prolépticos) para obtener los recursos fotosintéticos necesarios para la planta.

Hallé *et al.* (1978) supusieron que en un bosque secundario los modelos con crecimiento continuo y ramas plagiótropas (por ejemplo el modelo de Roux) repercuten en un crecimiento rápido con intercepción eficaz de luz. El rápido crecimiento es ventajoso por cuanto permite a las especies quedar siempre entre los árboles más altos (Vester y Saldarriaga 1993).

Sobre la secuencia de aparición de ejes en *A. carbonaria* puede decirse que esta se asemeja a la “secuencia normal de diferenciación” descrita por Hallé *et al.* (1978), donde las ramificaciones silépticas siempre forman inicialmente el modelo arquitectural. Si bien la construcción y ramificación de los ejes diferenciados es básicamente siléptica (por lo menos hasta la fase de arbusto-joven), los ejes prolépticos son los más destacados en la periferia de la copa del árbol adulto, ya que siempre tienden a originar ejes cortos prolépticos para continuar con la producción del follaje.

Según Jiménez *et al.* (2002) un solo individuo no es suficiente para comprender el comportamiento general de una especie en un estado ontogenético determinado, esto pudo corroborarse plenamente, ya que para identificar las fases de desarrollo de la especie y poder llegar a formular el diagrama arquitectónico se requirió censar al menos siete tipos de individuos para establecer una secuencia de observación con cronologías adecuadas. No obstante el número debe ser mayor para lograr reunir toda la variación que el modelo presenta.

Vester (1997) representó para *Vismia macrophylla* Kunth en áreas boscosas de la Araracuara cinco pasos del diagrama arquitectural (árbol sin ramificar, el establecimiento de la unidad arquitectural, reiteración automática, muerte del eje epicotiledonario meristemático y la reiteración automática), en *A. carbonaria* ocurren algunos de estos, sin embargo el paso de la reiteración automática se omite y los demás pasos se han modificado de acuerdo a los conjuntos estructurales, la fisionomía y el hábito de la especie; como resultado se representan siete fases de desarrollo que se plasman en el diagrama arquitectural.

Es común que la fisionomía y hábitos de las plantas (Caldas 1979) se consideran como características que facilitan la identificación de especies en campo (Mahecha 1997); es evidente que al caracterizar morfológicamente cada fase de desarrollo y asignarle un nombre (plántulas, arbolitos, arbustos, arbusto-joven, joven-adulto, adulto-maduro y árboles senescentes) a cada momento del ciclo biológico aportan elementos que contribuyen al reconocimiento de *A. carbonaria* en condiciones naturales y a la cualificación de ésta rama de la botánica.

Aunque la madurez no define la sexualidad (Hallé *et al.* 1978), para este estudio, las inflorescencias se tomaron como caracteres de madurez (fase de adulto-joven) referente al crecimiento del árbol. Una particularidad fenológica de los ejes cortos es el surgimiento de las inflorescencias laterales y terminales, una vez los frutos han pasado por la maduración mueren, aunque los daños por su muerte no son de importancia ya que no modifican la estructura del modelo. Características muy similares se reportan para *Vismia macrophylla* Kunth (Vester 1997), en el cual un eje corto proléptico “especializado” da surgimiento a las inflorescencias, que generalmente después de la fructificación mueren.

A. carbonaria puede crecer en sitios abiertos y cerrados (bosque), pero la mayoría de los individuos (51 individuos en distintos estados de desarrollo) se censaron en campo abierto. Su presencia abundante en estos sitios podría ser una respuesta a factores ambientales (luz, suelo, competencia, etc.) de la especie, en cualquier caso este hecho favoreció que la especie exhibiera el modelo arquitectónico completo por tener un espacio libre para extender los ejes normalmente, en cierta forma, se edifica y expande la copa en dimensiones considerables al no tener limitantes ni competencia con árboles circundantes.

El desprendimiento de la corteza genera un traumatismo para el árbol, ya que las reiteraciones de origen epicórmico y las unidades mínimas se secan antes de desplegar sus hojas, incluso mueren porque la corteza al desprenderse se las lleva. Este fenómeno impide la formación de elementos vegetativos, especialmente hojas que podrían aportar nutrientes a la planta en las fases más críticas (senescencia) de la planta.

Respecto al plan de organización jerárquico y poliárquico propuesto por Édelin (1991) se observa que concuerda con la organización por la cual pasan los individuos de *A. carbonaria*. El árbol visto como un todo se organiza por sistemas (ramificaciones o complejos de rama) compuestos por ejes y todos los meristemas de los ejes ejercen una fuerte influencia en la estructura del árbol.

Cabe hacer notar, que la estructura superpuesta de ejes mixtos simpódicos se representan en estratos planos de follaje unos debajo de otros, dispuestos organizadamente formando una copa cónica (fase de adulto-joven). Además la jerarquía se hace evidente con la subordinación de los ejes cortos, que comúnmente se secan y mueren; una causa puede ser la continua extensión y la

fuerte dominancia apical de los ejes diferenciados en los complejos de rama que opaca el desarrollo de los ejes cortos. Dicho de otra manera, el árbol solo necesita de los ejes más diferenciados (A2, A3 y A4) para expandir y ampliar su copa.

Las reiteraciones totales que logran progresar constituirán reiteraciones de tipo arbóreas. Desde este momento y hasta la muerte del árbol, empiezan a aparecer subcopas dentro de la copa del árbol, como individuos independientes que compiten entre sí (Torquebiau 1979) por recursos de luz y espacio. La copa en *A. carbonaria* está formada de acuerdo a lo definido por Édelin (1991) como poliarquía con subsistemas separados, los cuales poseen una morfología idéntica y autonomía de funcionamiento.

La copa se transforma por el cambio de dirección de los ejes y por continuas apariciones de reiteraciones adaptativas y parciales; en general las reiteraciones son pequeñas y no reproducen la estructura de la copa (Vester, 1997) ya que son un reemplazamiento de los ejes cortos y se encuentran ubicadas en la parte alta del árbol. Sin embargo las unidades mínimas que surgen de los ejes A2 y A3 mueren como lo reporta Barthélémy (1988; 1991), raras veces se desarrollan como reiteraciones parciales colgantes hacia la parte basal de los ejes (A2 y A3) abarcando más espacio para el follaje.

El eje mixto permite a la copa tener una estructura construida por ejes con muchas inclinaciones y direcciones, lo cual probablemente favorece el equilibrio final de la misma y una mejor distribución del peso, que a su vez se puede traducir en una ventaja para permanencia en pie de la planta, aún en condiciones ambientales, difíciles, tales como fuertes vientos.

A manera de síntesis podría sugerirse que en *A. carbonaria* hay variaciones estructurales que permitieron caracterizar las fases de desarrollo que presenta la especie con un alto nivel de seguridad.

Entre otros modelos que se destacan para la familia de Leguminosas son: el de Champagnat, Troll, Rauh y Corner (revisiones en: Hallé 1971; Echeverry y Vester 2001; Vester y Saldarriaga 1993), pero en realidad la familia carece de variedad de modelos (Hallé 1971). Sin embargo, entre tales modelos arquitecturales existen particularidades semejantes, sobre todo en las expresiones morfológicas de las estructuras en ejes: plagiótropos, mixtos o colgantes por la gravedad (modelo de Champagnat y Troll) y algunos tipos de crecimiento, tal como se evidenció en *A. carbonaria*.

7.2 UNIDAD ARQUITECTÓNICA

Con base en la secuencia de aparición de ejes se encontraron seis unidades arquitectónicas, las cuales se hacen evidentes antes (fase de joven-adulto) y después de haber formado el modelo arquitectónico (fase de adulto-maduro).

Entre las leguminosas poco es lo que se sabe de la unidad arquitectural. Echeverry y Vester (2001) reportaron que el género *Acacia* posee de tres a cuatro unidades arquitecturales. *A. carbonaria* sería una de las especies que posee un mayor número de unidades arquitecturales para la familia Leguminosaceae. Su altura total (40 m) y el libre crecimiento de la copa tienden a organizar una estructura con más unidades arquitectónicas, pero no muy complejas debido a que se constituye de ejes mixtos.

En detalle, las características de cada eje diferenciado se registraron tal como Vester (1997) lo plantea, pero aunque se sugiere que no debe registrarse sus transformaciones o cambios, si se ha efectuado para *A. carbonaria*, ya que presenta inicialmente ejes ortótopos (ejes cortos ligeramente inclinados), luego rápidamente obtienen una plagiotropía secundaria que los conlleva a ser mixtos o plagiótropos; en efecto, este cambio merece también registrarse de acuerdo a las direcciones que cada eje diferenciado pueda tener y se completa con los caracteres de patrones de ramificación como lo definió Édelin (1984) para cada unidad arquitectónica.

El modelo de Mangenot esta representado para las plantas que se estructuran por ejes mixtos (Hallé *et al.* 1978). El hecho de que los ejes diferenciados inicialmente sean ortótopos y luego presenten una plagiotropía secundaria antes de ser mixtos o plagiótropos sugiere que los meristemas en cada eje están condicionados a seguir “un comportamiento” genético determinado (o sea predispuesto a ser mixtos) a pesar de las altas incidencias de luz que les llega en campo abierto. Además algunas de las expresiones morfológicas se completan por cambios de dirección en las ramas, e incluso se afectan con la edad (Fisher y Hibbs (1982) como en el caso de los ejes plagiótropos (A5 y A6).

La función estructural de la superposición simpódica de los ejes es soportar más ejes, uno encima del otro, dependiendo del grosor y altura que tengan los ejes mas comprometidos. Así por ejemplo, los ejes A2 continúan la función del eje A1 (como tronco), formando nuevas ramificaciones que estructuran y soportan la gran mayoría de ejes (A3 y demás) en la copa del árbol. La comparación de los ejes A2 respecto al eje A1 con función de soportar más ejes diferenciados también ha sido reportada por Echeverry y Vester (2001) en especies del género *Acacia*.

Los ejes pueden optar direcciones variadas dependiendo de la madurez ontogénica del árbol. Dichas variaciones permiten ampliar la periferia de la copa y dar una silueta de sombrilla (en árboles adultos). Fisher e Hibbs (1982) sugieren que la forma de sombrilla se debe al libre crecimiento de los árboles y a la carencia de dorsiventralidad de los complejos reiterados; sin embargo, en *A. carbonaria* además de estas condiciones, la silueta de sombrilla la define la presencia de ejes cortos (poco ramificados) acompañados de escaso o medio follaje y el cambio de dirección de los complejos de rama (estabilidad mecánica) en individuos que han completado las seis unidades arquitectónicas (fase de joven-adulto).

7.3 REITERACIONES

La especie *A. carbonaria* tiene gran capacidad reiterativa, todas son de origen proléptico. Resultados similares fueron reportados por Jiménez (2000) y Jiménez *et al.* (2002) para tres especies de Myristicaceae. La presencia de la reiteración proléptica afirma que el vástago permite la renovación de ejes que portan apéndices y participa en el aumento del área fotosintética (Arias 2004).

Las reiteraciones aparecen en cualquier fase ontogénica, acrecentándose sobre todo en fases maduras; la expresión de su “tipo” (adaptativas, traumáticas, totales, parciales o arbóreas) es frecuente en cualquier fase y dependen del cuerpo vegetativo (ejes gruesos), lugar o posición (periferia o hemisferio de la copa) y la necesidad energética que requieran los individuos. La capacidad de adaptación al ambiente de los individuos puede estar dada a través de dichas repeticiones (Arias 2004).

El surgimiento de reiteraciones en fases inmaduras se debe a factores ambientales externos que ocasionan traumatismos, por lo tanto la respuesta es promover el desarrollo de meristemas inactivos que producen reiteraciones parciales traumáticas cuya función es reemplazar el eje dañado.

Cuando los daños son antrópicos y el traumatismo reposa sobre el eje A1 las reiteraciones pueden aparecer apiñadas siendo una respuesta inmediata para reestablecer el eje y la parte fotosintética, pero solo una reiteración toma el lugar del modelo inicial y el crecimiento continúa como si el traumatismo no hubiera tenido lugar (De Castro 1980), relevando el crecimiento del árbol. Mientras que en árboles jóvenes y adultos podados, las reiteraciones apiñadas tienen baja capacidad reiterativa, pues cuando los ejes A2 son cortados desde su base, estos pueden reiterar pero sin agrandar en máximo el área vegetativa (ejes y hojas) y comúnmente la reiteración tiende a secarse al igual que el individuo.

El rápido crecimiento que tienen las reiteraciones parciales puede estar asociado con el prospero desarrollo totipotente del meristemo, que se activa ante las incidencias de luz o traumatismos y hace posible que se camuflen entre los ejes diferenciados, dificultando la identificación y localización en la copa. Las reiteraciones parciales adaptativas también se localizaron sobre los ejes A2 y A3, éstas son unidades mínimas como lo reporta Hallé (1995) y Barthélémy (1988; 1991), es decir, son “ramitas” con hojas pequeñas, tienen menos de 30 cm. y con frecuencia el meristemo apical se seca o es abortado.

Por otra parte, las reiteraciones totales se hacen más frondosas en la copa de los individuos maduros (fases de adulto-maduro y senescentes). Es muy común observar en estas fases ontogénicas estructuras únicamente con ejes

diferenciados que soportan reiteraciones, como si sobre los troncos más gruesos hubieran pequeños injertos de arbolitos. Las mismas características han sido consideradas en árboles tropicales por varios autores (Hallé 1995; Torquebiau 1979; Jiménez 2000; Jiménez *et al.* 2002).

En árboles adultos-maduros la apertura de las reiteraciones totales adaptativas es un proceso espontáneo cuya función es llenar los espacios hemisféricos (internos) de la copa a pesar de que llegue poca incidencia de luz, sin embargo estas se desarrollan como un mecanismo inherente en la construcción de árbol (Jiménez 2000; Jiménez *et al.* 2002) y permiten expandir la copa más allá de los límites impuestos por el modelo arquitectónico (Hallé *et al.* 1978).

Las reiteraciones totales traumáticas aparecen para reemplazar partes vegetativas y llenar espacios antes ocupados por el follaje de los ejes muertos. Dicho de otra manera, las reiteraciones totales traumáticas son oportunistas, ya que surgen como mecanismo de respuesta a los daños sufridos en la estructura vegetativa del árbol (Jiménez 2000; Jiménez *et al.* 2002).

7.4 COMPONENTE PEDAGÓGICO

Socializar es sinónimo de transferir. Tomando como referencia el anterior enunciado y teniendo en cuenta la metodología para el componente pedagógico, se cumplió con el objetivo propuesto. La aplicación del trabajo pedagógico llevado a cabo, brindó una comunicación sobre los temas en estudio, por una parte el módulo suministró la terminología necesaria y por otra, el protocolo fue poner en práctica lo aprendido en clase.

Cabe destacar que el protocolo para la práctica de campo aunque tuvo un objetivo, este no era evaluativo y por lo tanto no aparece como anexo.

A pesar que la información de la arquitectura arbórea es relativamente una disciplina que lleva un amplio recorrido (Hallé y Oldeman 1970), para los estudiantes de Sistemática Vegetal no había sido mencionada antes y el tema socializado fue nuevo, esto se demuestra con las preguntas que plantearon; el desarrollo de la clase y la salida de campo fueron de interés y enriqueció su lenguaje.

El empleo de una herramienta pedagógica teórico-práctica sencilla y conocida es útil en el momento de la socialización de la arquitectura arbórea y por tanto permitió brindar nuevas visiones y conocimientos a los estudiantes de Sistemática Vegetal de tercer semestre del programa de Licenciatura en Biología y Educación Ambiental.

8. CONCLUSIONES

- El modelo que más se ajusta para la especie *Albizia carbonaria* de acuerdo a lo propuesto por Hallé *et al.* (1978) es el de Mangenot.
- El eje mixto proporciona al modelo ventajas para la planta por cuanto permite al árbol construirse por ejes variados, en muchas inclinaciones y direcciones.
- La unidad arquitectónica presenta seis ejes diferenciados con una estructura simpódica superpuesta.
- Los ejes A2 de los complejos de rama en el árbol son los más definidos en su dirección (se mantienen como ejes mixtos) en comparación con los demás (A3, A4, A5 y A6) que pueden cambiarla.
- La superposición simpódica de ejes conduce finalmente a que las últimas unidades arquitectónicas posean direcciones colgantes-curvas (A5 y A6); permitiendo al modelo de Mangenot alcanzar más espacios disponibles en la parte baja y periferia de la copa para así ampliar su área fotosintética.
- Las reiteraciones son de tipo variable, pueden presentarse en cualquier fase ontogénica pero se aumentan con la madurez de los individuos, éstas dependen del cuerpo vegetativo (ejes gruesos), lugar o posición (periferia o hemisferio de la copa) y la necesidad energética que requieran los individuos.
- El seguimiento consecutivo de los caracteres morfológicos arquitectónicos (modelo, unidad y reiteración) en una especie arbórea es una buena

alternativa para buscar respuestas biológicas que intrínsecamente estén involucradas en los caracteres externos exhibidos por la planta.

- Las observaciones detalladas del hábito en cada fase ontogénica de una especie permite distinguir transformaciones secuenciales de su fisionomía.
- Las observaciones que describen la expresión de los individuos es útil para la arquitectura paisajística y la planeación de los espacios públicos y urbanos.
- La dinámica de los ejes y la copa permite predecir hasta que punto *A. carbonaria* puede alcanzar altura y expansión de los ejes en el espacio y tiempo. Esta dinámica podría ser considerada en la adecuación ornamental de parques, en procesos de reforestación y en agroforestería.
- El empleo de una herramienta pedagógica teórico-práctica es útil en el momento de la socialización de la arquitectura arbórea y por tanto permitió brindar nuevas visones y conocimientos a los estudiantes de sistemática vegetal de tercer semestre del programa de Licenciatura en Biología y Educación Ambiental.

RECOMENDACIONES

- Una buena estrategia de campo para el análisis arquitectónico de las especies arbóreas es el censo de individuos en cada estado de desarrollo por el cual están pasando, razón por la cual se recomienda que las observaciones inicien con individuos inmaduros (plántulas, arbolitos y arbustos) y posteriormente con los maduros (jóvenes, adultos y senescentes); esta secuencia ontogénica hace posible observar transformaciones y cambios graduales en las estructuras de los individuos censados.
- Los estudios arquitecturales de las especies arbóreas encontradas en campo abierto son muy distintos a los estudios arquitecturales en bosques. Sin embargo, ambos dan una posible respuesta a los distintos comportamientos de los individuos con su ambiente, por tal razón se recomienda que futuros estudios se realicen en distintos ambientes evaluando los cambios estructurales en su construcción.
- Es importante dar continuidad a los objetivos pedagógicos (cartillas, guías, catálogos, y demás) con los temas de proyectos en estudio (trabajos de grado e investigaciones); por lo tanto uno de los fines de futuros “licenciados en Biología y educación ambiental” sea proyectar nuevas propuestas pedagógicas aplicables al Programa de Licenciatura en biología y educación ambiental.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

ARIAS, Tatiana. Arquitectura de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* y de raíces de *Vismia macrophylla* (Clusiaceae). En: *Caldasia*. Vol. 26, No. 2 (2004); p. 333-358

BARTHÉLÉMY, D. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatiques. Montpellier (Francia), 1988, 262 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

_____. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. En: *Acta Biotheoretica*. Vol. 39 (1991); p. 309-323

_____; ÉDELIN, C & HALLÉ, Francis. Architectural concepts for tropical trees. En: HOLM-NIELSEN, L. B.; NIELSEN, C., & BALSLEV, H (eds). *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. 2 ed. Londres: Academic, 1990. p. 89-100.

_____; _____ & _____ Canopy architecture. En: RAGHAVENDRA, A. S. (ed). *Physiology of trees*. New York: John Wiley, & Sons, 1991. p. 1-20

BELL, A. D. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford: Oxford University Press, 1993.

BORCHERT, R and TOMLINSON, P. B. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). En: *American Journal of Botany*. Vol. 71, No. 7 (1984); p. 958- 969

_____ and HONDA H.. Control of development in the dichotomous branch system of *Tabebuia rosea*: a computer simulation. En: Bot. Gaz. Vol. 145, No. 2 (1984) (in press).

CALDAS DE BORRERO, Lyda. La flora ornamental tropical y el espacio urbano. 1 ed. Cali, Colombia: Talleres Gráficos Banco Popular, 1979. 459 p.

DE CASTRO E SANTOS, Aline. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. En : Biotropica. Vol. 12 (1980); p. 187-194

DRÉNOU, C. Approche Architecturale de la sénescence des arbres: le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales. Montpellier, 1994, 261 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

ECHEVERRY, Amparo. Formas de crecimiento, producción de hojas y distribución de palmas *Phenakospermum guianense* (L. C. Rich). Endlicher ex Miquel (Strelitziaceae) en una cronosecuencia sobre terrazas bajas del río Caquetá en la Amazonia Colombiana. Medellín, 1993. Trabajo de grado (Biología). Universidad de Antioquia.

_____ y VESTER, Henricus Franciscus Maria. Desarrollo arquitectónico de tres especies de *Acacia*. En: Boletín de la Sociedad Botánica de México. Vol. 69, (2001); p. 7-14

ÉDELIN, C. Images de l'architecture des coniferes. Montpellier, 1977, 256 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

_____ L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Montpellier, 1984, 258 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

_____ Nouvelles donnés sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. En: ÉDELIN, C: L'arbre; biologie et développement. Montpellier: Instituto de botánica, Universidad de Montpellier II (Suplemento Especial, Naturalia Monspeliensia), 1991. p. 127- 154.

FISHER, Jack. B. Branching patterns and angles in trees. En: GIVNISH, T.J. On the economy of plant form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 493-523.

_____ and HIBBS, David. E. Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Aubreville's model. En: American Journal of Botany. Vol. 69, No. 5 (1982); p. 690- 702

GARCIA, B. H y FORERO G. E. Catálogo ilustrado de las plantas de Cundinamarca. Bogotá, D. E: Imprenta Nacional, 1968. v.2, p. 90.

HALLÉ, Francis. Architecture and growth of tropical tress exemplified by the Euphorbiaceae. En: Biotropica. Vol. 3, No. 1 (1971); p. 56-62

_____ Architecture of tress in the rain forest of Morobe District, New Guinea. En: Biotropica. Vol. 6, No 1 (1974); p. 43-50

_____ Canopy architecture in tropical trees: a pictorial approach. En: LOWMAN, M. D and NADKARNI, N. M. Forest canopies. San Diego, California: Academic Press, (Series Physiological Ecology), 1995. p. 27-44.

_____ and OLDEMAN, R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris : Masson, 1970. 178 p.

_____ and _____. _____. Malaya, Kuala Lumpur: Universidad de Penerbit, 1975. 156 p.

_____; _____ and TOMLINSON, P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Heidelberg: Springer Verlag, 1978. 441 p.

JIMÉNEZ, Eliana Maria. Arquitectura de tres especies de Myristicaceae en dos bosques de la región de Araracuara (Amazonía Colombiana). Medellín, 2000. Trabajo de grado (Ingeniería forestal). Universidad Nacional de Colombia.

_____; LONDOÑO. A. C. V. y VESTER, Henricus Franciscus Maria. Descripción de la arquitectura de *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis* (Myristicaceae). En: Caldasia. Vol. 24, No. 1 (2002); p. 65-94

KORIBA, K. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with referente to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of resting bud. En: Gardens bull. vol. 17, No. 1 (1958); p. 11-81. Citado por: HALLÉ, Francis; OLDEMAN, R. A. A. and TOMLINSON, P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Heidelberg: Springer Verlag, 1978. 441 p.

LONDOÑO, A. C. Análisis estructural de dos bosques asociados a unidades fisiográficas contrastantes, en la región de Araracuara (Amazonia Colombiana). Medellín, 1993. Trabajo de grado (Ingeniería Forestal). Universidad nacional de Colombia.

LOT, A. & CHIANG, F. Manual de herbario. México: Consejo nacional de la flora de México, 1986. 120 p.

LOUBRY, D. Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N). Paris, 1994, 2 vol. Tesis de doctorado. Universidad de París 6.

LOUP, C. Essai le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres : le cas de quelques espèces tropicales. Montpellier, 1994. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

MAHECHA, V. G. Fundamentos y metodología para la identificación de plantas de campo. Santa Fé de Bogotá. D. C: Proyecto Biopacífico, 1997. 282 p.

OLDEMAN, R. A. A. Forests: elements of silvology. Berlin: Springer Verlag, 1990. 624 p.

_____ L'architecture de la forêt Guyanaise. Orstom, Paris: (Memorias Orstom N° 73), 1974. 204 p.

_____ Scale-drawing and architectural analysis of vegetation : field guide for the research group. Wageningen: Department of silviculture agricultural, University of Wageningen, 1979. 42 p.: il.

_____ and HALLÉ, Francis. Sobre los ejes mixtos plagio-ortótopos en algunos árboles tropicales. En: Miscellaneus Papers, Wageningen Agricultural University. Vol. 19 (1980); p. 281-287

PÉREZ, Arbelaez Enrique. Plantas útiles de Colombia. 1 ed. Bogotá: Litografía Arco, 1978. 831 p.

RIOS, S. Estudio de la arquitectura de la comunidad de *Prioria copaifera* Grisebach, (Caesalpinaceae), en un bosque inundable de la región del bajo Atrato,

Choco, Colombia. Bogota, 1996. Trabajo de grado (biología). Universidad Nacional de Colombia.

ROLOFF, A. Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten. Habilitationsschrift Universität Göttingen, 1988.

SANOJA, E. Essai d'application de l'architecture vegetale a la systematique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae. Montpellier, 1992, 444 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

TORQUEBAU, E. The reiteration of the architectural model: a demographic approach to the tree. Montpellier, 1979. Memoria D. E. A. Universidad de Montpellier II.

VARGAS, William. Guía ilustrada de las plantas de las altas montañas del Quindío y los Andes Centrales. 1 ed. Manizales, Colombia: Universidad de Caldas, 2002. 813 p.

VESTER, Henricus Franciscus Maria. The trees and the forest: the role of the tree architecture in canopy development; a case study in secondary forest (Araracuara, Colombia). Amsterdam, 1997, 180 p. Tesis de doctorado. Universidad de Amsterdam.

_____ y SALDARRIAGA, Juan. Algunas características estructurales, Arquitectónicas y florísticas de la sucesión secundaria sobre terrazas bajas en la región de Araracuara (Colombia). En: Revista de la facultad Nacional de Agronomía (Medellín). Vol. 1 y 2 (1993); p. 15- 45

ANEXO 1

Fotos de *Albizia carbonaria* en diferentes condiciones y estados de desarrollo.



Foto 1. Fase de plántula.



Foto 2. Fase de arbolito (con ejes cortos).



Foto 3. Fase de arbusto-joven.



4. Árboles de la fase adulto-maduro.



Foto 5. Reiteración proléptica.



Foto 6. Unidades mínimas.



Foto 7. Senescencia en ejes.



Foto 8. Inflorescencias (terminal y lateral).



Foto 9 y 10. Reiteraciones apiñadas en árboles inmaduros y jóvenes.



Foto 11 y 12. Proceso de escarificación en la corteza de árboles maduros.

ANEXO 2

**UNIVERSIDAD DEL QUINDÍO
PROGRAMA DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA Y EDUCACIÓN AMBIENTAL
FACULTAD DE EDUCACIÓN**

MÓDULO PARA LA CLASE DE ARQUITECTURA ARBÓREA

Por: Roberto Palchucán.

ANÁLISIS ARQUITECTURAL

Un análisis arquitectónico es la descomposición de un sistema viviente en sus componentes o subsistemas de acuerdo a su arquitectura usando criterios de forma y adaptación. La arquitectura es la expresión morfológica, visible, del programa genético del crecimiento orgánico y del desarrollo de una planta (Hallé *et al.* 1978). Édelin (1984) la define de la siguiente manera: “la arquitectura de una planta reside en la disposición natural y relativa de cada una de sus partes; esto es, en un momento dado la expresión del equilibrio entre los procesos endógenos de crecimiento y las fuerzas externas del medio circundante”.

Los estudios de arquitectura se iniciaron en los bosques tropicales y desde sus comienzos como disciplina, han hecho énfasis en la parte aérea de los árboles (Hallé y Oldeman 1970, citados por Barthélémy *et al.* 1991). El objetivo del análisis arquitectónico es identificar estos procesos endógenos que controlan el crecimiento y la forma de todo el árbol, por medio de la observación (Vester 1997).

La arquitectura considera a la planta como un todo, desde la germinación hasta su muerte; su análisis es visto desde su concepción integral y dinámica, y maneja tres conceptos fundamentales: el modelo arquitectónico (Hallé & Oldeman 1970, citados por Barthélémy *et al.* 1991), la unidad arquitectónica (Édelin 1977) y la reiteración (Oldeman 1974).

EL MODELO ARQUITECTÓNICO

Es la expresión del patrón que determina las fases sucesivas de crecimiento. El modelo es inherente a la estrategia de crecimiento, la cual define tanto el modo como la planta elabora su forma, como su arquitectura resultante (Hallé 1995). La identificación del modelo arquitectónico se apoya básicamente en la observación de cuatro grupos principales de características morfológicas: el tipo de crecimiento de los ejes, el patrón de ramificación, la diferenciación morfológica de los ejes y la posición de la sexualidad.

El tipo de crecimiento de los ejes: Es continuo cuando su yema terminal no presenta periodos de descanso y asume un perfecto sincronismo de organogénesis y elongación del eje; puede apreciarse por que la aparición y muerte de hojas es constante, por cada hoja nueva que se inicia, una hoja vieja se cae y el crecimiento incluye una serie continua de hojas representando todos los estados de desarrollo (Hallé *et al.* 1978).

Es rítmico cuando su yema terminal (o meristema apical) presenta cambios regulares entre los periodos de descanso y elongación del eje; en este caso los periodos de actividad del meristemo forman unidades decrecimiento (UC), las cuales corresponden a la porción del eje que se desarrolla durante el periodo de elongación en el tiempo x, son fáciles de identificar ya que a menudo están limitadas por dos zonas que presentan cambios en el tamaño de las hojas que protegen el meristema apical durante el periodo de latencia. El crecimiento rítmico es más notable en las especies vegetales de clima estacional, donde las hojas tendrán un rápido desarrollo y expansión para extender el follaje y su eje; en árboles tropicales el nuevo el brote puede ser un verdadero derrame de hojas jóvenes y los vástagos iniciales cuelgan (por ejemplo: *Amherstia nobilis* y *Saraca taipingensis*), y si los brotes son retardados los colores de las hojas contrastan con los del follaje, pudiéndose encontrar gran variedad de hojas coloridas como verdes pálidas, blancas, rojizas, etc (Hallé *et al.* 1978).

Es definido cuando su meristema apical detiene su actividad vegetativa y se aborta o se transforma en una estructura no meristemática incapaz de continuar con la extensión del eje; el meristemo puede terminar en diferentes maneras: en un domo parenquimatoso, en un zarcillo, en una flor solitaria o inflorescencia.

Es indefinido cuando su meristema apical continua su actividad indefinidamente; no se puede decir si se detiene ni cuando.

El patrón de ramificación: Tiene diferentes aspectos: La presencia o ausencia de ramificación vegetativa; de ramificación continua, rítmica o difusa; y de ramificación monopódica o simpódica.

Cuando hay presencia de ramificación vegetativa la parte aérea del árbol se constituye por la actividad de múltiples meristemas, y el árbol es poliaxial; esta condición es mas frecuente entre las dicotiledóneas. Por el contrario cuando hay ausencia de ramificación vegetativa toda la parte aérea del árbol se constituye por la actividad de un único meristema, y el árbol es monoaxial.

La ramificación es continua cuando existe una rama en la axila de cada hoja; es rítmica cuando las ramas están juntas y dispuestas en niveles claramente definidos; es difusa cuando algunas axilas no portan una rama y no hay un patrón visible.

Cuando las ramas son construidas por la extensión vegetativa de un solo meristema apical se dice que la ramificación es monopódica (o eje monopódico); cuando las ramas son construidas por una serie lineal de ejes equivalentes se dice que la ramificación es simpódica, donde cada nuevo eje (eje de relevo) se desarrolla a partir de una yema axilar situada en eje anterior; toda la fila (serie) de ejes constituida de esta manera es un simpodio (eje simpódico o simpodial), donde cada miembro de una serie se deriva de un meristemo apical diferente y cada segmento se denomina "unidad simpódica o módulo" (Bell 1993).

Con respecto a su origen la ramificación puede ser proléptica o siléptica: la prolepsis es el desarrollo discontinuo de un meristema lateral a partir de un meristema terminal, para establecer una rama, con alguna intervención de un periodo de descanso del meristema lateral; las ramas prolépticas tienen una o más hojas escamosas en su base, usualmente una serie de hojas transicionales (en forma y tamaño) y entrenudos cortos. La silepsis es el desarrollo de un meristema lateral a partir de un meristema terminal, para establecer una rama, sin la intervención de un periodo de descanso evidente del meristema lateral; se reconoce por los entrenudos largos, sin escamas y las primeras hojas de la rama son alejadas al eje principal, estas hojas son de tamaño y forma normal al del tamaño adulto del follaje (Hallé *et al.* 1978).

La diferenciación morfológica de lo ejes: se refiere a la distinción entere los ejes ortótopos y plagiótopos. Los ejes ortótopos crecen verticalmente con filotáxia espiralaza, mientras que los ejes plagiótopos crecen horizontalmente con filotáxia dística. Existen también ejes mixtos los

cuales presentan cambios en su orientación; por ejemplo, algunos ejes comienzan con un crecimiento ortótropo, luego la actividad meristemática cambia y se tornan plagiótropos. Esto es posible debido al cambio en la geometría y la orientación fisiológica de los ejes durante la actividad de su meristema (Hallé *et al.* 1978).

La posición de la sexualidad: puede ser lateral o terminal y juega un papel muy importante en la construcción del árbol ya que muchos ejes florales pueden detener o no el crecimiento vegetativo del eje principal (Hallé *et al.* 1978). En los ejes con posición terminal el meristema apical se transforma por completo en un eje floral (=crecimiento definido) después del crecimiento vegetativo y termina en una flor o inflorescencia. En los ejes con posición lateral el meristema terminal continúa su crecimiento vegetativo a la vez que produce axilarmente flores o ejes florales y su crecimiento vegetativo no está interrumpido por la floración.

LA UNIDAD ARQUITECTÓNICA

Es la expresión específica del modelo la cual describe en detalle el patrón de ramificación de una especie (Édelin 1977). La arquitectura de una planta puede considerarse como un sistema jerárquico ramificado en el cual los ejes pueden agruparse dentro de categorías, la estructura y función de cada categoría es característica de su ubicación y para cada especie el número de ejes es finito y usualmente pequeño (Barthélémy *et al.* 1991; Hallé *et al.* 1978).

Hallé *et al.* (1978) dieron una nomenclatura para los ordenes de ramificación en los árboles, utilizando los números ordinales 1°, 2°, 3°,...etc; con el tiempo Édelin (1977) agregó la letra "A" que antecede al número, para evitar confundirse con los sistemas subterráneos (raíces B1, B2, ...etc) que también fueron puestos en estudio. . Las combinaciones (para los sistemas arbóreos aéreos) más utilizadas son: A1, A2, A3 etc; las cuales indican el incremento en la diferenciación de cada eje (Vester 1997). La identificación de la unidad arquitectónica se logra mediante un diagnóstico completo de las características funcionales y morfológicas de todas las categorías de los ejes.

En árboles monopodiales es muy fácil distinguir los órdenes de ramificación y en los árboles simpodiales el orden puede ser difuso.

LA REITERACIÓN

Es un proceso morfogenético a través del cual duplica o repite su arquitectura elemental (Oldeman 1974). Se clasifican según la parte de la unidad arquitectónica que se repita (reiteración total o parcial) (Hallé *et al.* 1978; Barthélémy 1991; Barthélémy *et al.* 1991), según el origen (reiteración proléptica o siléptica) (Barthélémy 1991; Barthélémy *et al.* 1991; Hallé *et al.* 1978), según su causa y función (reiteración traumática, adaptativa y automática) (Oldeman 1974; De Castro 1980) (Édelin 1984).

La reiteración adaptativa surge debido al exceso de energía en un árbol con perfectas condiciones y repite el modelo conforme la estructura de ramificación del crecimiento (De Castro 1980; Vester 1997).

Las reiteraciones pueden brotar en el árbol rejuveneciendo los ejes en el modelo arquitectónico, esta reversión puede ser completa e involucrar de nuevo toda la expresión de la unidad arquitectónica partiendo desde la primera categoría del eje (A1) hasta el último orden de ramificación, en cuyo caso se dice que la reiteración es total o puede duplicar únicamente una parte de la arquitectura de la planta, en cuyo caso se dice que la reiteración es parcial (Hallé 1995).

La destrucción de los ejes, incluyendo la desaparición de su meristema terminal, estimula el desarrollo de yemas latentes o que estaban suprimidas antes del daño, esta reiteración es llamada proléptica debido a que toda la reiteración es originada a partir de una yema latente (un rebrote); este tipo de reiteración también es llamada traumática.

Édelin (1984) describe un nuevo tipo de reiteración llamada automática, la cual es originada a partir de un proceso de "metamorfosis", este proceso se define como el cambio en el potencial del meristema apical para generar ramas, generalmente desde una posición plagiótropa a una ortótropa; los ejes ortótopos pueden exhibir de nuevo todo el modelo arquitectónico en la reiteración automática. Los complejos reiterados desarrollados mediante procesos de metamorfosis son también denominados complejos de reiteración silépticos para distinguirlos de aquellos derivados a partir de yemas latentes que constituyen una reiteración de tipo proléptica.

Por otra parte, el desarrollo del árbol presenta pulsos o fases de reiteración en su arquitectura (Hallé *et al.* 1978). Los complejos reiterados que nacen en el tronco o en las ramas más gruesas que habían conformado el modelo inicial se denominan reiteraciones arbóreas; posteriormente se presenta otros pulsos de reiteraciones que generan complejos reiterados cada vez más pequeños, llamados reiteraciones arborescentes, estas brotan de los anteriores reiteraciones; luego se presenta el tipo de reiteración subarborescente, y por último las reiteraciones herbáceas que constituyen el tipo más pequeño y más numeroso conformado por complejos miniaturizados en la copa del árbol (Hallé *et al.* 1978).

BIBLIOGRAFÍA

BARTHÉLÉMY, D. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. En: Acta Biotheoretica. Vol. 39 (1991); p. 309-323

_____; ÉDELIN, C & HALLÉ, Francis. Canopy architecture. En: RAGHAVENDRA, A. S. (ed). Physiology of trees. New York: John Wiley, & Sons, 1991. p. 1-20.

BELL, A. D. Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford: Oxford University Press, 1993.

DÉ CASTRO E SANTOS, Aline. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. En : Biotropica. Vol. 12 (1980); p. 187-194

EHEVERRY, Amparo y VESTER, Henricus Franciscus Maria. Desarrollo arquitectónico de tres especies de *Acacia*. En: Boletín de la Sociedad Botánica de México. Vol. 69, (2001); p. 7-14

ÉDELIN, C. Images de l'architecture des conifères. Montpellier, 1977, 256 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

_____. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Montpellier, 1984, 258 p. Tesis de doctorado. Universidad de Montpellier II.

HALLÉ, Francis. Canopy architecture in tropical trees: a pictorial approach. En: LOWMAN, M. D and NADKARNI, N. M. Forest canopies. San Diego, California: Academic Press, (Series Physiological Ecology), 1995. p. 27-44.

_____ and OLDEMAN, R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris : Masson, 1970. 178 p.

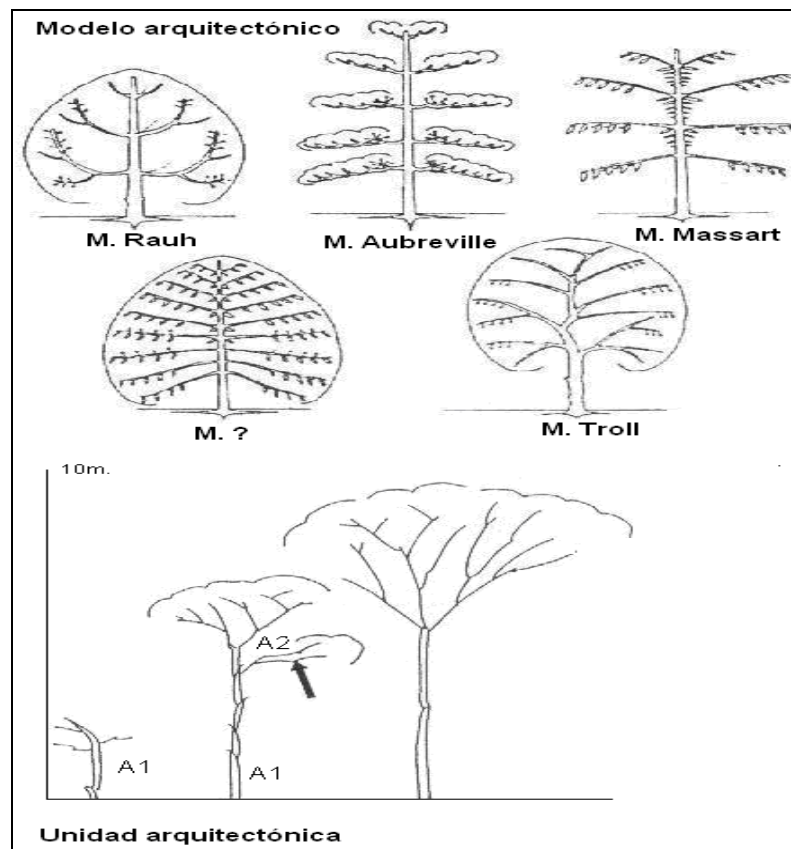
_____ ; _____ and TOMLINSON, P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Heidelberg: Springer Verlag, 1978. 441 p.

JIMÉNEZ, Eliana Maria. Arquitectura de tres especies de Myristicaceae en dos bosques de la región de Araracuara (Amazonía Colombiana). Medellín, 2000. Trabajo de grado (Ingeniería forestal). Universidad Nacional de Colombia.

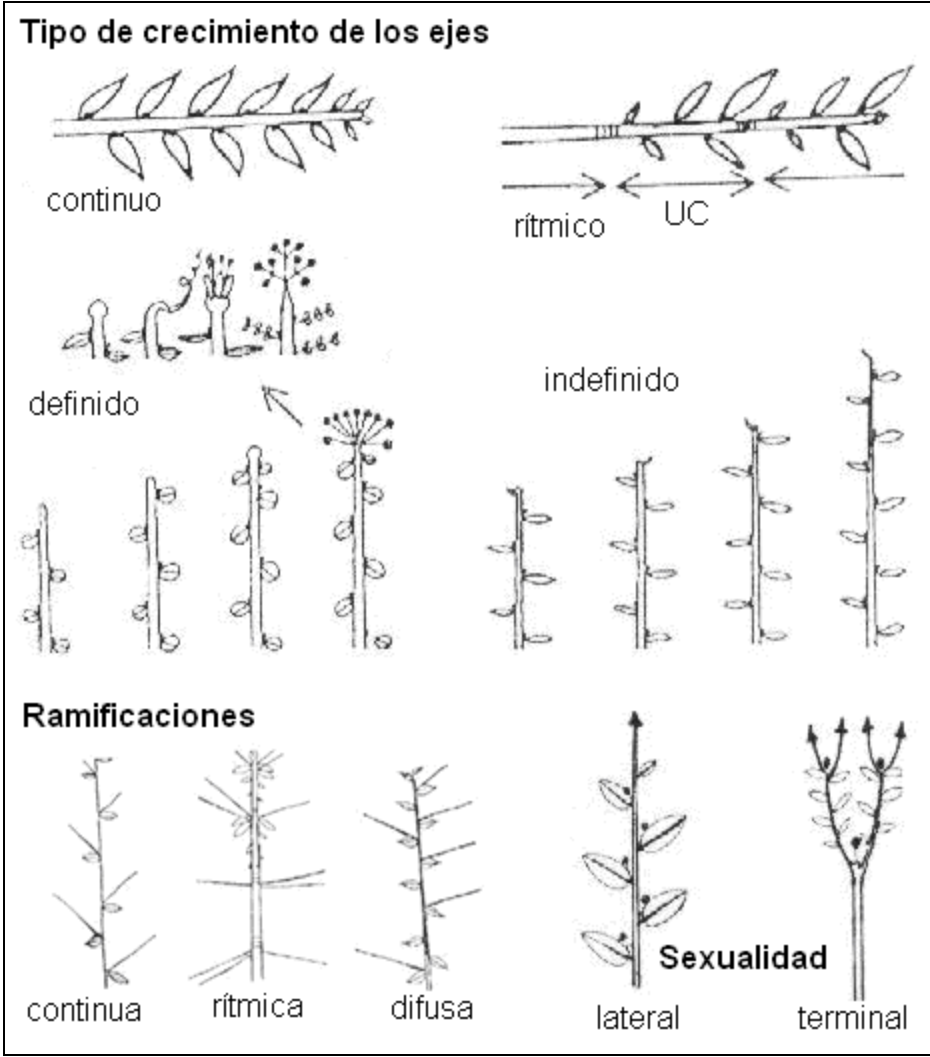
OLDEMAN, R. A. A. L'architecture de la forêt Guyanaise. Orstom, Paris: (Memorias Orstom N°. 73), 1974. 204 p.

_____ and HALLÉ, Francis. Sobre los ejes mixtos plagio-ortótopos en algunos árboles tropicales. En: Miscellaneous Papers, Wageningen Agricultural University. Vol. 19 (1980); p. 281-287

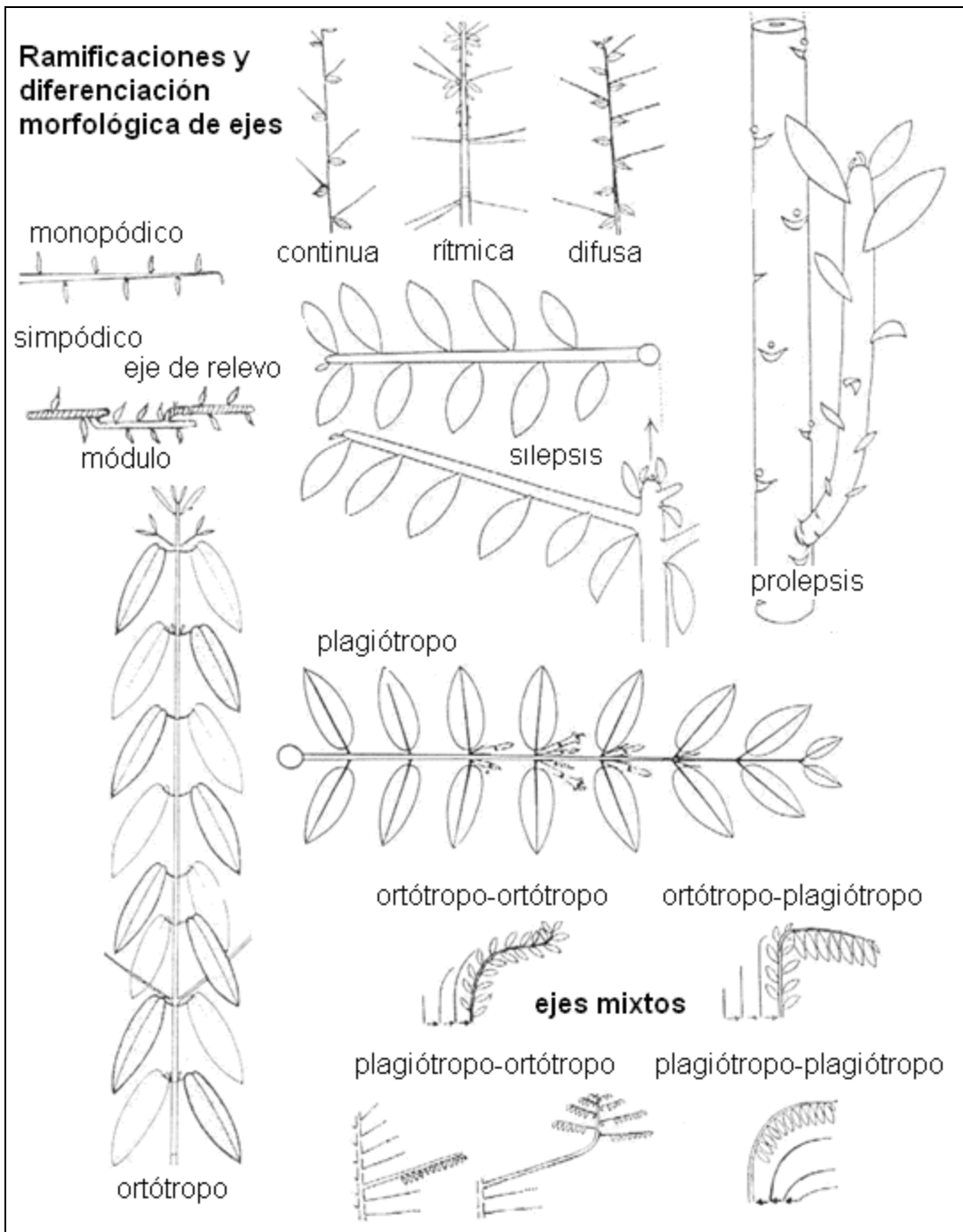
VESTER, H. F. M. The trees and the forest: the role of the tree architecture in canopy development; a case study in secondary forest (Araracuara, Colombia). Amsterdam, 1997, 180 p. Tesis de doctorado. Universidad de Amsterdam.



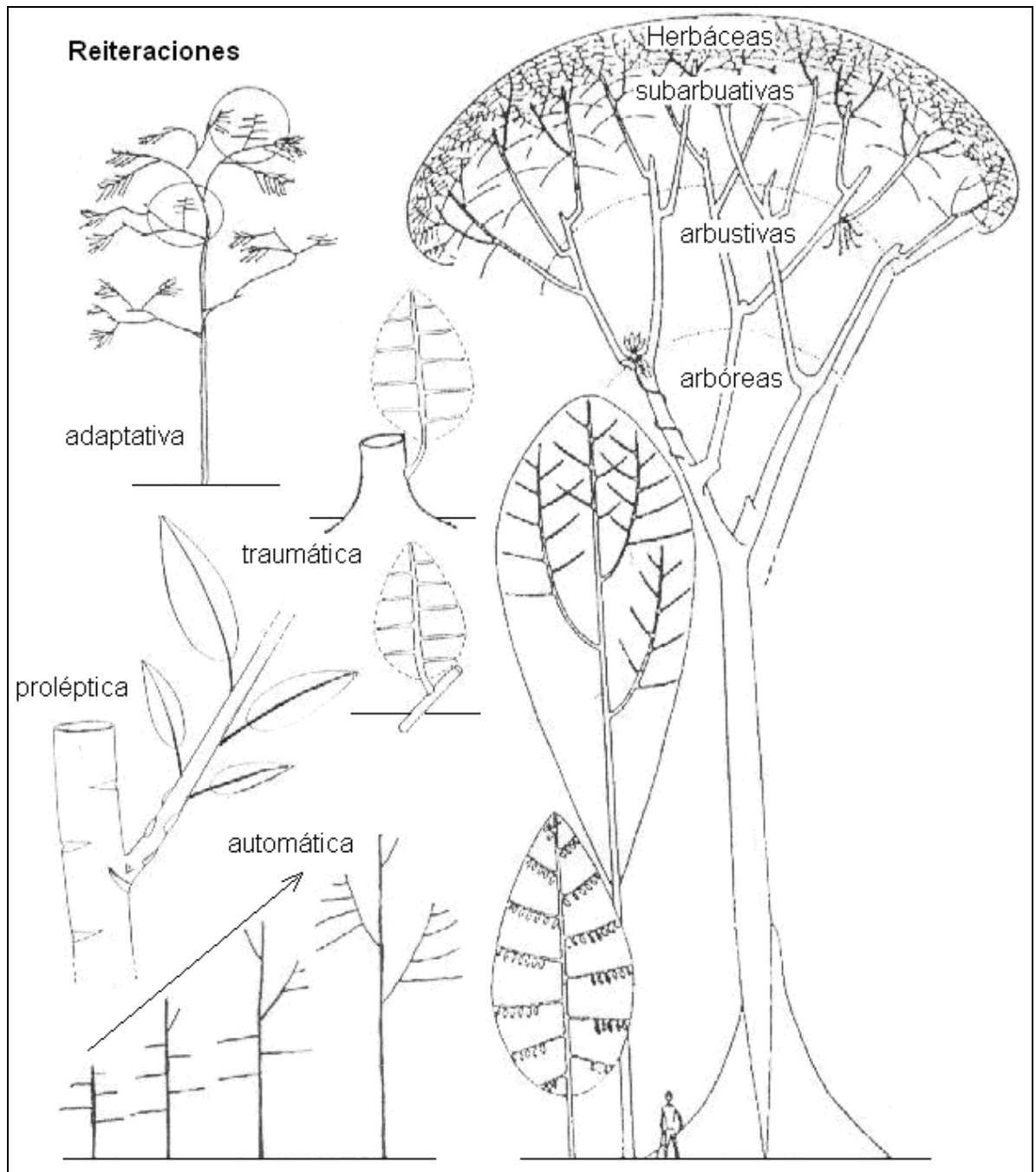
Modelos arquitectónicos; adaptados de Oldeman 1974 citados por Jiménez 2000. Unidad arquitectónica; adaptada de Echeverry y Vester 2001.



Adaptado de Jiménez 2000, Hallé *et al.* 1978.



Adaptada de Oldeman & Hallé 1980, Hallé *et al.* 1978.



Reiteraciones en árboles, adaptada de Hallé *et al.* 1978, De Castro 1980, Vester 1997.

ANEXO 3

UNIVERSIDAD DEL QUINDÍO
PROGRAMA DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA Y EDUCACIÓN AMBIENTAL
FACULTAD DE EDUCACIÓN

PRÁCTICA DE CAMPO

Objetivo: Analizar la arquitectura de la especie *Otoba gordoniiifolia* (Myristicaceae) (plántula, joven y adulto) en el Centro de Biodiversidad de la Universidad del Quindío.

Modelo Arquitectónico:

Tipo de crecimiento de los ejes: Continuo---- rítmico---- definido---- indefinido----

Patrón de ramificación: Monoaxial---- poliaxial----

Continuo---- rítmico---- difuso----

Monopódica---- simpódica----

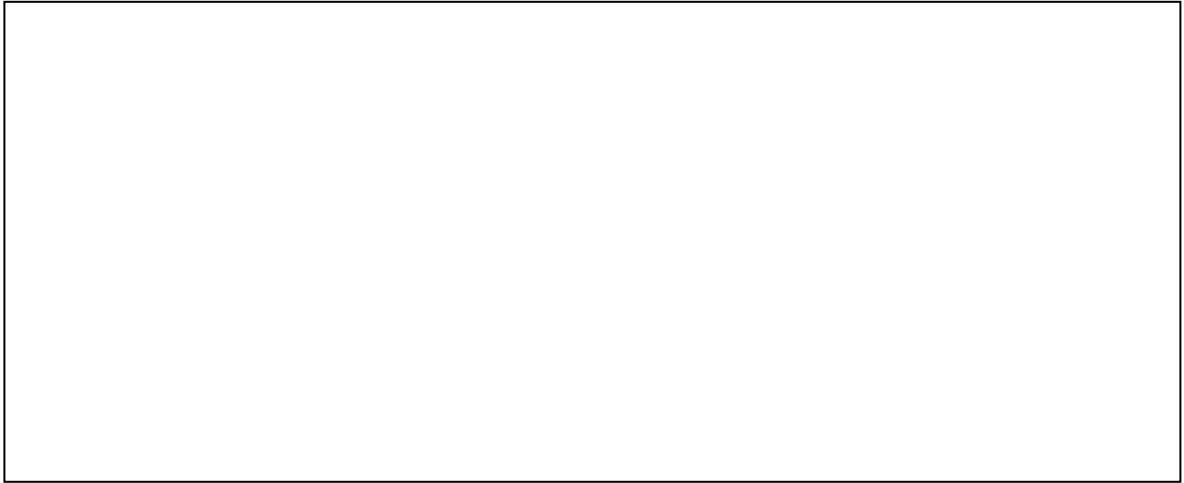
Proléptica---- siléptica.

Diferenciación morfológica de los ejes: Ortótropa---- A1---- A2---- A3---- A4----

Plagiótropa---- A1---- A2---- A3--- A4----

Posición de la sexualidad: Lateral---- Terminal----

Dibuje lo que podría ser el Diagrama arquitectónico de la especie.



Unidad Arquitectónica:

Describe la organización de la unidad arquitectónica de los ejes encontrados, (A1, A2, A3,.....etc.) y sus funciones.

Reiteraciones:

Describe y dibuje por lo menos dos tipos de reiteraciones encontradas para el modelo.

Observaciones:
