ANÁLISIS ARQUITECTÓNICO DE *Buxus vahlii* Baillon (Buxaceae) EN DOS AMBIENTES DIFERENTES DE PUERTO RICO

Por

César Augusto Castellanos-Morales

Tesis sometida en cumplimiento parcial de los requisitos para el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS
En
BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ
2008

Aprobado por:

_____	_____
Inés Sastre De Jesús, Ph.D. Miembro del comité graduado	Fecha
_____	_____
Skip Van Bloem, Ph.D. Miembro del comité graduado	Fecha
_____	_____
Duane A. Kolterman, Ph.D. Presidente del comité graduado	Fecha
_____	_____
Consuelo Estévez, Ph.D. Representante de Estudios Graduados	Fecha
_____	_____
Nanette Diffoot, Ph.D. Directora del Departamento de Biología	Fecha

RESUMEN

Se presenta el análisis de la arquitectura arbórea de *Buxus vahlii* (Buxaceae) en el área oeste de Puerto Rico. Se estudiaron dos poblaciones que difieren en sus características ambientales; una es un bosque costero en el municipio de Rincón y otra es un bosque kárstico del municipio de Isabela. Se encontró que *B. vahlii* crece según el modelo arquitectónico de Champagnat. Se identificaron seis fases de desarrollo que van desde plántulas recién germinadas hasta árboles senescentes. El árbol completo se construye por la superposición simpódica de ejes ortótropos mixtos de relevo. La copa de los árboles en el bosque de Rincón se comporta según el modelo laminar y en el bosque de Guajataca se comporta según el modelo de copa o embudo.

ABSTRACT

The analysis of the architecture of *Buxus vahlii* (Buxaceae) in western Puerto Rico is presented. Two populations that differ in their environmental characteristics were studied; one is a coastal forest in the municipality of Rincón and other one is a karstic forest in the municipality of Isabela. *Buxus vahlii* grows according to Champagnat's model. Six stages of development ranging from seedling to senescent tree were identified. The entire tree is constructed by the sympodial overlapping of mixed orthotropic replacement axes. The crown of the trees is formed according to the laminar model in the Rincón forest and according to the funnel or cup model in the Guajataca forest.

A mi Familia

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis sinceros agradecimientos a todas las personas que de una forma u otra participaron en mi formación profesional como estudiante graduado de la Universidad de Puerto Rico.

Agradezco especialmente al Dr. Duane A. Kolterman, mi director de tesis, quien orientó mi investigación y formación profesional durante mis estudios graduados.

Mis agradecimientos al Dr. Hans Vestes del Colegio de la Frontera Sur, Chiapas, Mexico, por brindarme valiosa literatura, orientación a mi trabajo y capacitación en arquitectura durante mi visita a su institución. A los miembros del Comité Graduado: Dra. Inés Sastre De Jesús, Dr. Skip Van Bloem y el representante de Estudios Graduados, por la revisión del manuscrito y sus aportes al mismo. Agradezco también al Departamento de Recursos Naturales y Ambientales y al Oficial de Manejo del Bosque Estatal de Guajataca, señor José René Román, por otorgar los permisos necesarios para el presente proyecto. De igual forma agradezco también a José Almodóvar del Laboratorio de Microscopia Electrónica por su colaboración en la toma de imágenes. El departamento de Biología y el señor Noel Cardona facilitaron el vehículo para las salidas de campo. También agradezco a Donato Segui, Jenifer Girón, Laura Marino y demás personas que me ayudaron en las diferentes fases del proyecto.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN. 1
REVISIÓN DE LITERATURA. 7
METODOLOGÍA. 14
Selección de la especie. 14
Área de estudio. 14
Estudios de campo. 15
Estudios de laboratorio. 17
Análisis arquitectónico. 18
Información meteorológica. 19
RESULTADOS. 20
Desarrollo arquitectónico. 20
Proceso de crecimiento. 20
Unidad de construcción. 20
Crecimiento indeterminado. 21
Crecimiento rítmico. 22
Unidad de crecimiento. 22
Proceso de ramificación. 22
Prolepsis. 22
Ramificación acrotónica. 23
Crecimiento simpódico. 23
Diferenciación morfológica de ejes. 24
Posición de estructuras reproductivas. 24
Reiteración. 25
Unidad arquitectónica – Plan de desarrollo. 25
Plántula. Fase 1. 26
Plántula. Fase 2. 27
Plántula. Fase 3. 27
Árbol juvenil. Fase 4. 28
Árbol maduro. Fase 5. 29
Árbol senescente. Fase 6. 30
Modelo arquitectónico. 31
DISCUSIÓN. 32
Modelo y Arquitectura arbórea de *Buxus vahlii* en los bosques de Rincón y Guajataca. 32
Altura de los árboles. 33
Formación de la copa. 34
Densidad de la población en cada bosque. 36
Control apical. 37
La arquitectura arbórea aplicada al manejo de *Buxus vahlii*. 37
Efectos del viento. 38
CONCLUSIONES. 40
RECOMENDACIONES. 41

LITERATURA CITADA. 42
TABLAS. 46
FIGURAS. 49
APÉNDICE. 91

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Cantidad de indiviuos observados en cada una de las áreas de muestreo. 47
Tabla 2. Información climatológica del municipio de Rincón. 47
Tabla 2. Información climatológica del municipio de Guajataca. 47
Tabla 2. Información climatológica del municipio de Guajataca. 48
Tabla 1. Descripción de los ejes que conforman la unidad arquitectónica de *Busux vahlii*.. 49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.Algunos tipos de ejes analizados. 50
Figura 2. Ejes mixtos. 51
Figura 3. Modelo de Corner. 52
Figura 4. Modelos de Holttum. 53
Figura 5. Modelo de Troll. 54
Figura 6. Mapa de Puerto Rico. 55
Figura 7. Bosque costero de Rincón. 56
Figura 8. Bosque Estatal de Guajataca. 57
Figura 9. Mapa del Bosque Estatal de Guajataca. 58
Figura 10. Banderas de identificación de *Buxus vahlii* – Rincón. 59
Figura 11. Banderas de identificación de *Buxus vahlii* – Guajataca. 60
Figura 12. Yemas terminales. 61
Figura 13. Yemas laterales. 62
Figura 14. Forma elíptica de un segmento de eje. 63
Figura 15. Representación diagramática de un fitón y de un metámero. 64
Figura 16. Crecimiento rítmico. 65
Figura 17. Unidad de crecimiento. 66
Figura 18. Porción superior e inferior de la unidad de crecimiento. 67
Figura 19. Secuencia de desarrollo de la unidad de crecimiento. 68
Figura 20. Estructuras de cierre en una yema lateral. 69
Figura 21. Serie de yemas laterales. 70
Figura 22. Tricomas que protegen la base de las yemas laterales. 71
Figura 23. Formación de una rama proléptica. 72
Figure 24. Ramificación acrotónica. 73
Figura 25. Posición de estructuras reproductivas. 74
Figura 26. Reiteración en *Buxus vahlii* 75
Figura 27. Reiteración traumática. 76
Figura 28. Plántula, Fase 1. 77
Figura 29. Plántula, Fase 2. 78
Figura 30. Plántula, Fase 3. 79
Figura 31. Plántula, Fase 3. 80
Figura 32. Plántula, Fase 3. 81
Figura 33. Juvenil. 82
Figura 34. Corteza del tronco de *Buxus vahlii.* 83
Figura 35. Árbol del presente. 84
Figura 36. Árbol del pasado. 85
Figura 37. Densidad de plantas en el bosque de Rincón. 86
Figura 38. Densidad de plantas en el bosque de Guajataca. 87
Figura 39. Formas de la copa de *Buxus vahlii*.. 88

Figura 40. Formas de copa según Hallé *et al.* (1978). 89
Figura 41. Acción del viento sobre la copa de los árboles. 91

INTRODUCCIÓN

La arquitectura arbórea es una ciencia que ha existido por más de 35 años, pero se ha desarrollado y aplicado más extensamente en Europa que en América. Por esta razón se proporciona un glosario en el apéndice de este trabajo, con el propósito de explicar los principales términos utilizados.

La arquitectura de un árbol se define como la expresión morfológica de su programa genético en un momento dado de su ciclo de vida, así como el resultado de los fenómenos ambientales que actúan sobre el organismo (Hallé *et al*., 1978). Cada planta desarrolla su propia expresión arquitectónica cuando alcanza un balance entre los procesos endógenos de crecimiento y las restricciones externas impuestas por el ambiente (Barthélémy *et al.*, 1991; Barthélémy y Caraglio, 2007).

El crecimiento y la bioarquitectura de un árbol está organizado por la actividad meristemática, en particular la actividad del meristemo terminal que origina el crecimiento primario de la planta. El meristemo apical construye el eje principal y participa en la regulación de la actividad de los órganos laterales sobre el eje, particularmente en la regulación de los meristemos axilares. Cada nuevo eje puede llevar hojas y sus meristemos axilares pueden dar surgimiento a nuevos ejes u órganos reproductivos (Crabbé, 1987; Vester, 1997).

Los ejes a partir de los cuales se construye una planta, se diferencian en dos estados bien definidos (ejes ortótropos y plagiotropos) de acuerdo a la actividad meristemática y la dirección de crecimiento durante su desarrollo. Los ejes ortótropos (Figs. 1A, 1B, 1C) tienen simetría radial, filotaxia opuesta, decusada o espiral y una

dirección de crecimiento vertical. Los ejes plagiotropos (Figs. 1D, 1E) tienen simetría bilateral, filotaxia usualmente alterna, dispuesta en plano horizontal o con hojas dispuestas secundariamente en plano dorsoventral y dirección de crecimiento horizontal (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978).

Algunos meristemos pueden alternar su actividad entre los estados ortótropo y plagiotropo. Este tipo de eje se denomina “eje mixto” (Fig. 2). Esta alternancia entre los estados ortótropo-plagiotropo es posible porque la orientación geométrica y fisiológica de los ejes, cambia con la actividad del meristemo; de esta forma, un sólo meristemo es capaz de construir primero parte del tronco y luego una ramificación. El cambio de orientación puede generarse por la diferenciación de un meristemo, el cual primero es ortótropo para luego producir un vástago plagiotropo. La otra forma de diferenciación se produce cuando un meristemo genera tanto ejes ortótropos como ejes plagiotropos los cuales se reorientan después de forma secundaria (Hallé *et al.*, 1978; Oldeman y Hallé, 1980).

La actividad de un meristemo puede ser rítmica o continua, dando como resultado una variada disposición de órganos a lo largo del eje. El crecimiento rítmico (Fig. 1F) ocurre cuando los órganos se disponen a intervalos; por ejemplo, cuando hay alternancia de entrenudos largos y cortos, así como hojas grandes y pequeñas a lo largo de un eje, o ramas concentradas en unos pocos nudos después de una serie de nudos sin ramas. Si el crecimiento ocurre en forma contraria a lo anteriormente expuesto, se denomina continuo.

El ápice de un vástago puede tener un crecimiento determinado o indeterminado. El crecimiento determinado ocurre cuando un ápice se transforma en una estructura especializada (flor, inflorescencia, espina, zarcillo, tejido parenquimatoso, etc.), lo cual

impide su capacidad de extensión futura. De otra forma, cuando el ápice mantiene su crecimiento potencial o indefinido es llamado crecimiento indeterminado (Barthélémy y Caraglio, 2007; Bell, 1999).

El estudio arquitectónico de plantas es un trabajo descriptivo y analítico sustentado en la observación detallada de las especies bajo condiciones naturales, el cual permite la identificación de los procesos de crecimiento y expresión morfológica durante las diferentes etapas de crecimiento. Para efectuar el análisis arquitectónico de una planta se requiere una aproximación holística y dinámica que inicia con su propia conceptualización (Jiménez-R. *et al*,. 2002), la cual involucra tres conceptos básicos: la unidad arquitectónica (Édelin, 1977, citado por Barthélémy *et al.*, 1991), el modelo arquitectónico (Hallé y Oldeman, 1970) y la reiteración (Oldeman, 1974). La identificación de estos elementos y la comprensión de su organización en el contexto de la planta se usa como herramienta de interpretación en las relaciones existentes entre la estructura de la planta y su hábitat, y la respuesta de la planta al ambiente. Estos elementos son usados como una medida de asignación y distribución de recursos, con los cuales la planta incrementa la eficiencia en procesos como: captura de luz, transporte de nutrientes, estabilidad mecánica y resistencia a los vientos (Kuppers, 1985).

Para entender el sistema arquitectónico de una planta, es necesario describir e interpretar la organización de sus ejes. Los diferentes elementos implícitos en una adecuada diferenciación morfológica incluyen la correcta identificación de elementos como: estados ortótropos y plagiotropos, vástagos silépticos y prolépticos, dirección y naturaleza del crecimiento, filotaxia y simetría (Millet *et al.*, 1998a; Millet y Édelin, 1999). Este sistema de jerarquías en el arreglo de cada uno de los ejes permite la identificación de diferencias morfológicas y determina las reglas de organización en el

desarrollo de una especie (Barthélémy, 1991) así como su interacción con el ambiente abiótico y con otras plantas (Vester, 1999).

Durante el análisis arquitectónico, los estados sucesivos en el desarrollo de una planta deben ser evaluados a través de una representación diagramática, desde plántulas recién germinadas (denominadas árboles del futuro) hasta los árboles senescentes (denominados árboles del pasado). La estrategia básica de crecimiento, la definición de la topología y el sistema jerárquico de ramificación de cualquier planta, se visualizan mediante una representación diagramática llamada modelo arquitectónico (MA). Los trabajos de análisis arquitectónico de la estructura aérea de plantas, han sido aplicados más frecuentemente en árboles que en hierbas o plantas trepadoras. El análisis arquitectónico también aplica a las estructuras subterráneas de las plantas como las raíces, sin embargo este tipo de análisis es poco frecuente debido a la dificultad de obtener estructuras completas en árboles bien desarrollados.

La precisión con la cual se determina el sistema arquitectónico es esencial para estudios más avanzados; los cuales incluyen diferentes aspectos como la interpretación de las reglas de sucesión dentro de un ecosistema, la clasificación taxonómica de plantas o la comprensión de los procesos evolutivos que determinan cada MA en la naturaleza.

Buxus L. es un género compuesto por más de 70 especies (Liogier, 1988), la mayoría de los cuales están distribuidos en la región Neotropical. En Puerto Rico han sido reportadas dos especies: *B. portoricensis* Alain y *B. vahlii* Baill. (Liogier y Martorell, 2000). *Buxus vahlii* es una especie endémica de Puerto Rico y St. Croix (Britton y Wilson, 1924). En Puerto Rico se considera que *B. vahlii* es un arbusto raro que crece en altitudes medias y bajas en bosques húmedos de zonas kársticas de Rincón, Isabela y Bayamón (Carrero, 2001). *Buxus vahlii* fue catalogada como especie en peligro

según el “Endangered Species Act of 1973” en el Federal Register 50: 32572 (1987). Sin embargo, las especies de plantas amenazadas sólo están protegidas en territorios públicos (D. A. Kolterman, com. pers.).

Carrero (2001) en sus investigaciones sobre ecología poblacional y reproductiva de *B. vahlii*, principalmente en Rincón e Isabela, describe esta especie como un arbusto siempreverde que puede alcanzar 15 m de altura y diámetros del tronco superiores a los 13 cm. Las ramitas tienen dos divisiones características debajo de cada par de hojas. Las hojas son opuestas, simples y oblongas u obovadas. Las flores son pequeñas, unisexuales y axilares. La especie generalmente produce frutos entre diciembre y abril. El fruto es una cápsula de aproximadamente 6 mm de largo, con tres proyecciones apicales. Esta característica del fruto le ha contribuido a que se conozca con el nombre común de “Diablito de tres cuernos”.

Los estudios sobre la arquitectura arbórea en la familia Buxaceae no han sido registrados en detalle. Hallé *et al.* (1978) sólo cita un modelo arquitectónico para *Sarcococca confusa* en China, el cual crece según el modelo de Mangenot. De acuerdo con la literatura revisada, no existen estudios de arquitectura arbórea en *Buxus* o de otro género de Buxaceae. En Puerto Rico no se han desarrollado investigaciones sobre análisis arquitectónico de arboles (H. Vester, com. pers.). El propósito de la presente investigación fue describir el desarrollo arquitectónico de *Buxus vahlii* y comparar su arquitectura bajo condiciones ambientales diferentes: el bosque costero de Rincón y el bosque kárstico de Guajataca, enfocándose en los siguientes aspectos:

1. Describir la arquitectura arbórea de *Buxus valhii,* desde su germinación hasta su estado senescente.
2. Determinar el modelo arquitectónico expresado por *B. vahlii*.

3. Comparar el patrón de arquitectura arbórea desarrollado por *B. vahlii* en Rincón y Guajataca.
4. Proporcionar al Departamento de Recursos Naturales y Ambientales de Puerto Rico (DRNA) y el U.S. Fish and Wildlife Service, información sobre las características arquitectónicas de *B. vahlii*, para que estas entidades puedan utilizar estos datos en sus planes manejo y conservación de la especie.

REVISIÓN DE LITERATURA

Los primeros análisis de estructura de un árbol iniciaron con los trabajos de Goethe (1790) sobre la acumulación de estructuras similares en plantas. En su libro *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären* Goethe visualizó la hoja como una unidad irreductible y demostró la identidad de las partes de la planta tales como hojas, pétalos, estambres, carpelos, etc. De esta forma, una planta era interpretada como el resultado de la metamorfosis de unidades elementales que diferían en su apariencia externa (Barthélémy, 1991).

El estudio formal de arquitectura arbórea comenzó con los trabajos pioneros de Hallé y Oldeman en la década de 1960 en bosques tropicales con énfasis en la parte aérea de los árboles. Estos estudios permitieron el desarrollo de criterios como: patrón de crecimiento, patrón de ramificación, diferenciación morfológica y posición de órganos sexuales. Con base en estos criterios, Hallé y Oldeman (1970) y Hallé *et al.* (1978) identificaron 23 modelos de arquitectura en la naturaleza y designaron a cada modelo con el nombre de un importante botánico que hubiese realizado contribuciones importantes al análisis arquitectónico en plantas. Por ejemplo, el modelo Chamberlain se nombró en honor a C. J. Chamberlain quien hizo un estudio particular en Cycadaceae que frecuentemente exhiben este modelo. El modelo de Koriba está dedicado a Kwaan Koriba, director del Jardín Botánico de Singapur, quien con sus estudios detallados y descripción de *Sapium discolor* (Euphorbiaceae) fue el primero que reconoció este modelo de crecimiento.

El análisis arquitectónico permite determinar las diferencias morfológicas y las diferentes categorías de ejes de una especie; de igual forma permite evaluar una planta desde una perspectiva jerárquica (Millet *et al.* 1998a, 1998b). De acuerdo con Barthélémy y Caraglio (2007) la estructura y función de cada eje puede ser descrito por una serie de rasgos, y por medio de la observación de todas las características arquitectónicas a cualquier nivel de organización (por ejemplo unidad de crecimiento, vástagos anuales, módulos), y toda clase de rasgos morfológicos (dirección de crecimiento, filotaxia, ramificación, posición de estructuras reproductivas).

En sus estudios acerca de ciertas especies de plantas que exhiben ejes con autodiferenciación, Hallé y Oldeman (1970) y Hallé *et al.* (1978) encontraron que ciertos ejes cambiaban de orientación durante su desarrollo. Un eje que originalmente es ortótropo en su parte proximal, puede llegar a ser plagiotropo en su parte distal y viceversa. Sólo tres modelos arquitectónicos presentan este tipo de desarrollo: Troll, Mangenot y Champagnat. Según Hallé *et al*. (1978) el modelo de Troll es uno de los más comunes; entre el 20 y 30% de todos los árboles presentan una arquitectura que corresponde a este modelo.

Con el propósito de establecer un sistema organizado que permita la descripción jerárquica de la estructura de un árbol, Robinson (1996) desarrollo un sistema de símbolos y letras que describen la arquitectura de una planta de acuerdo a varios estados de dicotomía: ortótropo/plagiotropo, siléptico/proléptico, determinado/indeterminado y monopodial/simpodial. Este sistema está sustentado en una serie de reglas con base en las cuales la arquitectura puede ser o no posible, desde la perspectiva de la construcción y de la forma de representación de los diferentes modelos. Este sistema es muy útil si se desea describir la arquitectura y el modelo a base de símbolos.

En sus investigaciones sobre la genética y la forma de las plantas, Hallé (1971, 1978) encontró que la arquitectura vegetal es una característica constante y estable. Sin embargo, algunos cambios en su forma pueden estar asociados a las condiciones ecológicas; pero estos cambios son solamente en sentido cuantitativo, porque la arquitectura básica permanece inalterable. De acuerdo con Hallé (1978), existen variaciones cualitativas específicas de la arquitectura de las plantas, las cuales puede ser dividas en tres grupos de variaciones: intraespecíficas correlacionadas con el sexo; ecológicas impuestas por las condiciones ambientales y las debidas a mutaciones.

Durante todo el tiempo de vida de un árbol, el patrón de crecimiento, el orden y la jerarquía de sus ejes están bajo su propio control. Sin embargo, algunas veces la planta pierde este control, en cuyo caso sus ejes inician un desarrollo que no corresponde a la expresión normal de su unidad arquitectónica. Este fenómeno es llamado “reiteración” y fue estudiado por primera vez por Hallé *et al*. (1978) para explicar cómo las plantas repetían su unidad arquitectónica y conformaban un “complejo reiterado”. Este proceso fue utilizado por los autores para indicar que la planta había entrado en la etapa final de su vida y formaban parte del grupo de árboles catalogados como “árboles del pasado”.

La reiteración se consideró inicialmente como un proceso oportunista (no automático) (Hallé *et al*. 1978), pero hoy se considera que este proceso hace parte de la historia individual de cada árbol y su ocurrencia tiene tres orígenes principales: (A) “reiteración adaptativa” es una respuesta al incremento en los niveles de recursos; (B) “reiteración traumática” es la respuesta generada por la planta después de haber sufrido algún tipo de daño o pérdida de una parte de su estructura (Barthélémy y Caraglio, 2007); (C) “reiteración secuencial o automática” es un proceso implícito al patrón inherente de crecimiento de una especie, el cual ocurre automáticamente durante el desarrollo de la

planta, después de alcanzar un umbral definitivo de diferenciación. Este último tipo de reiteración es un rasgo común en el desarrollo de los árboles y la construcción de las copas (Barthélémy y Caraglio 2007; Édelin 1984; Vester 2001).

Según Hallé *et* al. (1978) la producción de flores tiene un propósito arquitectural y debe ser considerado como dos procesos ontogenéticos diferentes dependiendo si la actividad del meristemo finaliza o no con el proceso de floración. El estado hapaxántico ocurre cuando después de un periodo de actividad vegetativa, el meristemo apical del vástago floral se transforma totalmente en un eje floral. El estado pleonántico ocurre cuando el meristemo apical del vástago floral continúa su actividad vegetativa mientras produce ejes de flores o de inflorescencias laterales. Cada uno de los anteriores estados afecta la organización del árbol, produciendo ejes de crecimiento determinado, indeterminado o ambos.

Los estudios desarrollados por Honda y Fisher (1978) sobre la relación entre los patrones de ramificación y la exposición aérea de las hojas, indican que esta relación es el resultado de un proceso adaptativo que se desarrolla de forma simultánea para hacer que la superficie de exposición de las hojas y la captura de radiación solar sean más eficientes. King (1994, 1998) estudió cómo la orientación del tallo podría variar de acuerdo a las condiciones de luz. El autor encontró que los factores ambiéntales podrían ser responsables de la plasticidad en la dirección de los ejes, la unidad de masa por área, la respuesta fotosintética, el ángulo de ramificación y la forma de la copa.

El estudio de la arquitectura arbórea ha sido utilizado como herramienta para estudiar y comprender la planta y sus relaciones ecológicas. En la evolución de un ecosistema se utiliza para reconocer los patrones, la dinámica y la sucesión de un bosque a través de la organización arquitectural de las especies que lo componen (Hallé *et al.*

1978, Hallé 1995). La historia y vitalidad de una planta se puede diagnosticar usando análisis arquitectónico (Gruber, 1994). El análisis del dosel se puede evaluar con base en la forma de las copas, la forma de los árboles y su interacción con la estructura del bosque (Sanoja, 1992; Vester, 1999).

En el campo de la botánica sistemática, la arquitectura de un árbol se utiliza como herramienta de investigación para las relaciones evolutivas entre las especies (Rossignol y Rossignol, 1985; Robson, 1993; Vester, 1999). En estudios taxonómicos se utiliza la arquitectura para identificar familias, géneros y en algunos casos especies (Keller, 1994, 1996a, 1996b; Poncy, 1985; Vester y Poncy, 1995). Por ejemplo, la arquitectura se usa frecuentemente en campo para el rápido reconocimiento de familias tales como Arecaceae y Caricaceae, así como de helechos arborescentes, que crecen de acuerdo al modelo de Corner (Fig. 3). Dentro de las palmas, la especie *Corypha elata* crece según el modelo de Holttum (Fig. 4). En las zonas tropicales y subtropicales muchas de las leguminosas crecen según el modelo de Troll (Fig. 5).

En los últimos 35 años nuevos conceptos han enriquecido y profundizado la ciencia de la bioarquitectura llegando más allá de la identificación de los diferentes modelos. Mediante el uso de técnicas computacionales, ha sido posible desarrollar modelos espaciales de la estructura de las plantas, así como modelos matemáticos simulados que permiten diagnosticar la cobertura y los posibles arreglos espaciales de una planta a través del tiempo (Prusinkiewicz, 1998). En estos análisis las plantas son tratadas como una configuración de unidades construccionales discretas o módulos.

Las principales investigaciones sobre análisis arquitectónico en la región del Caribe han sido desarrolladas por Echeverry y Vester (2001) y Vester (2002) en la

península de Yucatán en México. El presente trabajo es el primer estudio de arquitectura arbórea que se desarrolla en una isla tropical de la zona del Caribe.

Buxus vahlii es una de las especies en peligro de Puerto Rico. Liogier y Martorell (2000) registraron a *B. vahlii* como una especie rara de ocurrencia en zonas de bosques con suelos sedimentarios calizos de elevaciones medias y bajas. Esta especie fue estudiada entre 1991 y 1993 bajo acuerdos cooperativos entre el U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service y el Departamento de Biología de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez (Kolterman y Breckon, 1992, 1993). Esta misma especie ha sido además cultivada en el Fairchild Botanic Garden en Florida, con el propósito de preservar la especie *ex situ* y eventualmente reintroducir las plantas propagadas en áreas protegidas y localidades históricas donde la especie anteriormente crecía (Carrero 2001). Además, en Puerto Rico Kolterman y Breckon (1993) realizaron experimentos de germinación usando procesos de escarificación de semillas en condiciones de invernadero, pero los controles utilizados germinaron más rápidamente que las semillas tratadas.

De acuerdo al USFWS (1987) y Kolterman y Breckon (1993), de las dos poblaciones citadas en este estudio (Rincón y Guajataca), la población localizada en el bosque de Rincón presenta un alto riesgo como consecuencia de los fuegos ocasionales, la tala de árboles, los cultivos y el paso de inmigrantes ilegales.

Basado en el estudio poblacional de *Buxus vahlii* en el oeste de Puerto Rico, Carrero (2001) concluyó que la producción de nuevas hojas ocurre durante todo el año, pero la reproducción sexual es estacional, ocurriendo principalmente durante la estación lluviosa. La germinación de semillas requiere condiciones de humedad, pero el crecimiento y la floración son estimuladas por la exposición a la luz solar. Las

condiciones de sombra durante largos periodos de tiempo no son favorables para las plántulas. El rango de amplitud de la especie en las diferentes localidades de la población está limitado por las condiciones de sombra.

METODOLOGÍA

Selección de la especie

Buxus vahlii fue seleccionada principalmente por la presencia de individuos en diferentes estados de desarrollo y poblaciones accesibles localizadas en el área oeste de Puerto Rico, cerca del Mayagüez. Otro criterio de selección fue la disponibilidad de dos poblaciones que crecen bajo dos condiciones ambientales diferentes, las cuales podían ser comparadas en términos de desarrollo arquitectónico. Además, el estatus de *B. vahlii* como especie declarada en peligro, es otro criterio adicional de selección, pues proporciona una oportunidad de evaluar la contribución potencial de los estudios arquitectónicos a los planes de manejo y protección.

El herbario MAPR de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez, ya posee colecciones de esta especie, por lo cual no fue necesario recolectar especímenes "voucher" adicionales. Los permisos necesarios para efectuar los estudios de campo en los bosques de Rincón y Guajataca, fueron obtenidos del Departamento de Recursos Naturales de Puerto Rico, con la cooperación del Oficial de Manejo del bosque de Guajataca.

Área de estudio

El estudio se desarrolló en dos áreas diferentes, localizadas hacia el noroeste de Puerto Rico: un bosque costero en el municipio de Rincón (Fig. 6a) y un bosque en área kársticas, el Bosque Estatal de Guajataca en el municipio de Isabela (Fig. 6b). Investigaciones acerca de la ecología poblacional y biología reproductiva de *B. vahlii* han confirmado la existencia de esta especie en los bosques anteriormente citados.

La población de Rincón (Fig. 7) está localizada aproximadamente a 150 m al noroeste de la antigua planta nuclear, hacia el final de la carretera sin pavimentar construida hacia el lado norte de las instalaciones de la planta. La población de Isabela (Figs. 8, 9) está localizada aproximadamente a 31 m al sur del camino Juan Pérez (Carrero, 2001). Las poblaciones están localizadas sobre el Cuadrángulo Rincón (1966) y el Cuadrángulo Quebradillas (1972) de la serie de mapas topográficos USGS de 7.5 minutos (1:20.000).

El bosque de Rincón no cuenta con ningún tipo de protección y las personas acceden muy fácilmente al bosque; es frecuente encontrar en esta zona evidencias de actividad antrópica como: basura, ramas caídas o rotas y plántulas pisadas o dobladas. La población de Isabela está localizada en un área protegida y el lugar donde crece la especie tiene el acceso restringido a los visitantes del bosque de Guajataca desde hace más de cinco años (J. R. Román, com. pers.).

Estudios de campo

Los datos de campo se tomaron a individuos de cada una de las diferentes etapas de desarrollo, desde plántulas recientemente germinadas hasta árboles senescentes. Entre 5 y 10 individuos fueron analizados en cada una de las etapas y en cada una de las áreas de estudio (Tabla 1). La edad de las plantas no se consideró en este análisis arquitectural porque no se puede determinar con precisión y porque las diferencias impuestas por el ambiente en cada área (bosque costero vs. bosque kárstico) pueden influir en la tasa de desarrollo ontogenético (Barthélémy *et al.* 1991).

Según Barthélémy *et al.* (1991), en cualquier caso es más importante estudiar el orden y la secuencia de los estados de desarrollo que la edad de los individuos, porque esto permite una comparación de la ocurrencia del orden de ramificación y la

identificación de las diferentes categorías de ejes. La condición morfológica de cada uno de los individuos fue decisiva al momento de seleccionar un ejemplar. Los individuos escogidos no tenían malformaciones o daños estructurales y estaban aparentemente libres de enfermedades puesto que no se observaron síntomas asociados con hongos, bacterias o virus. Debido a que el estudio no incluyo plantas con daños, en los resultados no se presentan datos de plantas reiteradas o generadas por reiteraciones traumáticas.

Cada uno de los individuos seleccionados se marcó con cintas de color para asegurar la consistencia de las observaciones durante todo el estudio. Cuando los individuos eran inferiores a 50 cm de altura, se marcaron con cinta y con banderas de color (Figs. 10, 11). La observación de los detalles morfológicos en las plántulas más pequeñas se realizó con la ayuda de una lupa. La altura total de los individuos se tomó con cintas métricas en centímetros. Se obtuvieron además datos adicionales sobre la altura de inserción de los ejes principales y para los estratos arbóreos se registró adicionalmente el dato de diámetro a la altura del pecho (DAP). Información detallada sobre la relación altura – DAP en las dos poblaciones, fue desarrollada por Carrero (2001) por lo cual este parámetro no fue considerado en este estudio. La observación de la copa e inserción de ejes para los individuos pequeños se realizó de forma directa, y para los individuos más altos la observación se realizó con ayuda de binoculares. Los diagramas de proyección de copas se realizaron para individuos juveniles a senescentes.

Con el propósito de ayudar a entender los patrones de desarrollo para cada una de las etapas, se tomaron fotografías digitales que complementaron los registros y observaciones de campo. Se utilizó una cámara digital Panasonic Lumix (magnificación 12x y resolución de 7.1 megapixeles) soportada por un trípode. El dato de

georreferenciación (Latitud – Longitud) de la zona de estudio se tomó una vez por cada área, usando un receptor GPS, modelo Garmin Ventura.

Se escogieron cinco árboles de *Buxus vahlii* bien desarrollados y se removieron uno o dos ejes con sus ramificaciones. Los diagramas arquitectónicos se realizaron antes de remover cualquier eje. Las muestras se llevaron a los laboratorios de la Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayagüez, para analizar procesos arquitecturales como: tipo de crecimiento, unidad de construcción, proceso de ramificación, sistema de ramificación, etc. Para efectuar estos análisis se usaron tres tipos de microscopios: estereoscópico, compuesto y electrónico de rastreo (MER). De las partes removidas se seleccionaron muestras de yemas terminales y laterales, las cuales se obtuvieron directamente en campo y se depositaron en una solución fijadora fría (glutaraldehído al 4%).

Estudios de laboratorio

Las observaciones y los datos de laboratorio se efectuaron en el Departamento de Biología de la Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez. En el Laboratorio de Botánica Avanzada, se utilizó un microscopio estereoscópico marca Olympus SZ51 para realizar las observaciones morfológicas del eje principal, disposición de las hojas y su base decurrente, ramificación y estructuras pequeñas como prófilos, yemas, cicatrices etc. Se realizaron cortes a mano de los ejes foliares y se observaron bajo un microscopio compuesto marca Olympus CX21. Se hicieron dibujos a mano alzada de las diferentes estructuras observadas bajo el microscopio.

Las muestras de yemas laterales y terminales obtenidas en campo, se procesaron en el Laboratorio de Microscopia Electrónica. Se siguieron cuatro pasos básicos en el procesamiento de las muestras: 1) las muestras se lavaron tres veces en solución

amortiguadora pH 7.2; 2) para la deshidratación gradual de las muestras se efectuaron cambios graduales de etanol desde 10% hasta 100%; 3) las muestras se secaron usando un equipo EMS 850; 4) cada muestra fue cubierta con una mezcla de oro-paladio usando un equipo EMS 550.

La observación de las muestras procesadas se realizó con un microscopio electrónico de barrido (MEB) modelo Jeol-Jsm 5416 V, del cual se obtuvieron imágenes digitales.

Análisis arquitectónico

Para describir los patrones de desarrollo arquitectónico de *Buxus vahlii*, se usó el método e análisis arquitectónico propuesto por Hallé y Oldeman (1970) y Hallé *et al.* (1978), el cual se basa en la observación y descripción de cada una de las partes de la planta; de esta forma se pueden evaluar los rasgos estructurales de la planta. La descripción de la filotaxia sigue a Keller (1994) y Bell (1999). Se utilizaron además, criterios morfológicos adicionales para la descripción y el análisis de la arquitectura arbórea propuestos por Barthélémy y Caraglio (2007). Estos criterios están relacionados con el proceso de crecimiento, el proceso de ramificación, la diferenciación morfológica de los ejes y la posición de las estructuras reproductivas. La descripción y clasificación de las reiteraciones se realizó de acuerdo a Barthélémy y Caraglio (2007), Édelin (1984), Hallé *et* al. (1978) y Vester (2001).

Para determinar el modelo arquitectónico se uso la clave *Illustrated key to the architectural models of tropical trees*, elaborada por Hallé *et al.* (1978).

Los resultados de los análisis y observaciones se presentan a manera de texto descriptivo donde se muestra el comportamiento arquitectónico y los estados de desarrollo de *Buxus vahlii.* Con representaciones diagramáticas e imágenes digitales se

ilustran las principales características de la unidad arquitectónica, donde se exponen los caracteres comunes retenidos por todas las plantas.

Cada fase del desarrollo se dibujó a escala, basado en la forma y disposición de los ejes de cada planta. Cada dibujo se comparó y analizó de forma que los caracteres compartidos por todas las plantas pudieran ser representados en una sola iconografía por cada etapa de desarrollo. Los resultados fueron verificados en el campo para confirmar que todos los individuos en cada localidad compartían el patrón de desarrollo propuesto.

Información meteorológica

La información climatológica se obtuvo de los registros del *The Southeast Regional Climate Center* para los municipios de Rincón e Isabela en la dirección electrónica: http://www.sercc.com/climateinfo/historical/historical_pr.html. Para el municipio de Rincón se tienen registros de precipitación y temperatura (Tabla 2); en tanto que para el municipio de Isabela sólo se tienen registros de precipitación (Tabla 3). Se utilizo los registros de temperatura de la estaciones climatológica de San Sebastian por ser el municipios vecino a Isabela. Sin embargo hay que aclara que las condiciones topográficas varían entre los diferentes municipios, además la ubicación de la población de *Buxus vahlii* dentro del Bosque Estatal de Guajataca muestra condiciones topográficas muy particulares (rodeada por mogotes).

RESULTADOS

El análisis arquitectónico de *Buxus vahlii* se realizó iniciando desde la estructura básica ("el fitón") hasta completar un individuo totalmente desarrollado ("árbol completo"). Los resultados se organizaron en tres secciones principales: **desarrollo arquitectónico** (proceso de crecimiento, proceso de ramificación, diferenciación morfológica de los ejes y posición de las estructuras reproductivas), **reiteraciones, la unidad arquitectónica-plan de organización** y el **modelo arquitectónico.**

Desarrollo arquitectónico

Proceso de crecimiento

Unidad de construcción: La base de la construcción arquitectónica de *Buxus vahlii* se forma por la acumulación progresiva de unidades similares que permite su crecimiento en altura y amplitud. Esta base se mantiene estable en condiciones ambientales aparentemente diferentes como las del bosque costero de Rincón y el bosque kárstico de Guajataca. Para analizar exitosamente el proceso de crecimiento, se ha dividido en componentes manejables que expliquen fácilmente, tanto las estructuras básicas como el organismo completo.

La organogénesis es uno de los componentes más importantes y es el primer paso en el desarrollo del crecimiento primario de *B. vahlii*; ésta corresponde al primer evento morfogenético en el cual la punta del eje principal lleva la yema terminal la cual incluye el meristemo apical (Fig. 12A); las nuevas hojas se disponen de forma opuestas y

decusadas (Fig. 12B). En el segundo evento morfogenético llamado extensión, ocurre la elongación del eje (Fig. 12C).

Cada zona de inserción de hojas denominada nudo lleva dos hojas opuestas, cada una con un corto pecíolo, el cual se vuelve decurrente a lo largo del eje foliar. En sus axilas se producen yemas laterales que potencialmente pueden desarrollarse como ramas, las cuales a su vez pueden ser vegetativas, reproductivas o ambas (Fig. 13). Cada nudo está separado por zonas de diferente longitud denominadas entrenudos. Cada nuevo eje que se desarrolla durante el proceso de elongación exhibe una forma elíptica, la cual se aprecia mejor en un corte transversal del eje (Fig. 14). Esta forma se debe principalmente a las bases decurrentes localizadas de forma opuesta a los entrenudos.

El fitón o unidad básica de construcción en *B. vahlii* está conformado por los siguientes elementos: una hoja con su base decurrente, un nudo, una yema axilar y el segmento del eje localizado entre dos nudos sucesivos del mismo lado del eje (Fig. 15A). Dos fitones, (en este caso, uno en frente del otro) constituyen un metámero (Fig. 15B) o fitómero (Barlow, 1989; White, 1979). La arquitectura primaria de cualquier clase de eje en *B. vahlii* está formada por el crecimiento, la superposición y la repetición de estas entidades elementales de construcción.

Crecimiento indeterminado: Durante el desarrollo y la extensión de un eje vegetativo, el eje apical de *B. vahlii* nunca llega a transformarse (o convertirse) en alguna estructura especializada tal como una espina, un zarcillo, una flor, una inflorescencia o tejido parenquimatoso. De igual forma no ocurren abortos o abscisiones que pudieran detener la capacidad de extensión del ápice. De esta forma, *B. vahlii* mantiene un crecimiento potencial durante todo su tiempo de vida. Este tipo de crecimiento es denominado crecimiento indeterminado o crecimiento de extensión indefinida.

Crecimiento rítmico: En este caso, se identificaron en *B. vahlii*, dos períodos bien definidos de actividad apical meristemática. Uno corresponde a un período de extensión activa del vástago, denominado rebrote o "flushing" (Fig. 16A), el otro corresponde a un período de descanso o latencia del meristemo apical (Fig. 16B). El rebrote en una planta se caracteriza por un cambio de color y textura; en el caso de *B. vahlii* corresponde a una tonalidad verde oliva, algo translucida en las hojas recién desarrolladas. Este color contrasta con una tonalidad verde oscura propia de los ejes foliares ya desarrollados o en período de descanso. La alternancia de actividad entre descanso y extensión es un evento fundamental en la construcción arquitectónica de *B. vahlii* denominada crecimiento rítmico o episódico.

Unidad de crecimiento: Una unidad de crecimiento es una parte del eje producida durante un período de crecimiento activo (Fig. 17). Como se explicó en la sección anterior, este crecimiento sólo se produce entre dos períodos consecutivos de descanso o latencia. La porción superior del eje lleva dos hojas bien desarrolladas (Fig. 18A) y la porción más inferior lleva varias escamas y uno, dos o tres pares de catafilos (Fig. 18B). Las escamas y los catafilos son estructuras claramente diferenciables durante la época de rebrote, pero después se caen y dejan sus cicatrices en la porción más inferior de la unidad de crecimiento. Una característica notable de la unidad de crecimiento es la variación en la longitud de los entrenudos de cada unidad (Fig. 17). La Figura 19 muestra la secuencia típica del desarrollo de una unidad de crecimiento. Cada unidad de crecimiento esta conformada entre 4 y 6 pares de hojas.

Proceso de ramificación

Prolepsis: *Buxus vahlii* exhibe yemas laterales de disposición opuesta (Fig. 13). Cada yema está formada por dos estructuras que protegen el meristemo, las cuales se

encuentran cerradas por tricomas entrelazados formando una cremallera alrededor de la yema (Fig. 20). La yema lateral en realidad es un complejo compuesto de una serie de tres a cinco yemas (Fig. 21). La yema de mayor tamaño está localizada en la parte superior y la de menor tamaño en la parte inferior y protegida por tricomas (Fig. 22). Las yemas laterales no se desarrollan sincrónicamente con la yema terminal. El retraso en el desarrollo de yemas laterales respecto a la yema terminal corresponde al crecimiento proléptico que da origen a ramas prolépticas (Fig. 23).

De forma similar a lo sucedido en los ejes principales, los ejes prolépticos llevan cicatrices y catafilos en su porción más inferior (Fig. 24).

Ramificación acrotónica: El análisis del sistema de ramificación está dirigido a describir la posición de los ejes secundarios con respecto a la unidad de crecimiento. Un eje puede desarrollar vástagos axilares de acuerdo a tres posibilidades: acrotonía, basitonía y mesotonía. En *B. vahlii* los ejes secundarios surgen de la parte superior del último nudo de la unidad de crecimiento. Esta clase de ramificación se denomina acrotónica (Fig. 24).

Dentro del programa de desarrollo arquitectónico de *B. vahlii* es posible encontrar que ciertos ejes laterales crecen más largo (debido al incremento en la longitud de los nuevos entrenudos) y más fuertes (debido al incremento del grosor) que el eje principal del cual se originaron. Este evento ocurre básicamente si el nuevo eje va a asumir la función de eje principal dentro del patrón arquitectónico general del árbol; esto se conoce como eje de reemplazo o eje de relevo.

Crecimiento simpódico: El eje principal de *Buxus vahlii* que forma el tronco del árbol se construye por la superposición de vástagos que se originan de yemas axilares. Los vástagos se relevan entre si de forma sucesiva para retomar el crecimiento y

dirección del tronco. De esta manera, el diseño arquitectónico en *B. vahlii* se construye por simpodios o por la repetición de series de ejes simpodiales. Los ejes laterales también pueden exhibir una construcción simpodica mediante el remplazo de ejes que se superponen uno a otros de forma sucesiva. Este tipo de construcción puede observarse en las ramas que forman la copa de arboles desarrollados.

Diferenciación morfológica de los ejes

De acuerdo a la posición de las estructuras foliares, la simetría y la orientación de los ejes, la diferenciación morfológica se divide en tres clases principales (Fig. 2). De éstas, *B. vahlii* usa ejes mixtos totalmente ortótropos para su desarrollo y construcción. Este tipo de eje en particular, crece inicialmente con dirección vertical y luego su parte más distal se va curvando a medida que va creciendo en altura (posiblemente debido a la acción de la gravedad), pero sin perder su carácter otrotrópico.

En algunos casos como en los individuos de la población de Rincón, algunos ejes que forman la copa toman una dirección más horizontal, pero hojas mantiene su filotaxia opuesta. La disposición de la laminas foliares en un aparente plano simétrico (el cual no debe confundirse con un eje plagiotropo) se deba a que los pecíolos se curvan y permiten que todas las hojas del eje se distribuyan para una mejor recepción de la radiación solar.

Posición de las estructuras reproductivas

La producción de flores o inflorescencias es una actividad desarrollada por yemas laterales, por lo tanto no afecta el modelo arquitectónico final de *Buxus vahlii*. La condición ontogenética mostrada por *B. vahlii* corresponde a un estado pleonántico, donde el meristemo apical del vástago continua su actividad vegetativa mientras produce ejes florales laterales.

Cada uno de los ejes florales tiene un crecimiento estrictamente determinado y consiste exclusivamente de inflorescencias cimosas (Fig. 25).

Reiteraciones

Se encontraron varios tipos de reiteración en *B. vahlii* de acuerdo al desarrollo arquitectónico de la planta. La reiteración más frecuente es la reiteración secuencial, la cual se expresa como una reiteración proléptica con un tiempo relativamente largo en los ejes primarios (A1) de los árboles del pasado (Fig. 26). También se observaron reiteraciones prolépticas como eventos de formación de la copa en los árboles del presente y del pasado. El segundo tipo de reiteración es la reiteración adaptativa, la cual se produce como repuesta ante espacios que ofrecen mayor captura de luz. Este tipo de reiteración se observa en ejes A2 y A1; sin embargo este tipo de reiteraciones en los ejes A1 son de corta duración y se presentan en árboles jóvenes (ver: Árbol juvenil, fase 4). El tercer tipo de reiteración es la reiteración traumática, la cual ocurre como respuesta ante daños o pérdida de algún segmento del árbol (Fig. 27). Para diferenciar los ejes reiterados del modelo original se utiliza la sigla A1′ la cual está indicando al eje que se ha construido por reiteración.

Unidad arquitectónica-Plan de organización

La arquitectura arbórea de *B. vahlii* posee seis fases de desarrollo y tres tipos de reiteraciones. La unidad arquitectónica de *B. vahlii* está conformada por ejes de cuatro niveles o categorias: A1, A2, A3 y A4 (Tabla 5). La diferenciación topológica de cada uno de los ejes no es tarea fácil, y menos en árboles de construcción simpódica como *B. vahlii*. Sin embargo el investigador debe identificar cada categoría de acuerdo a los

rasgos morfológicos, anatómicos y funcionales. En este caso, los ejes A1 corresponden al eje principal o tronco; los ejes A2 corresponden a las ramas principales, los ejes A3 son las ramas secundarias y los ejes A4 son las denominadas ramitas de corta extensión.

El orden, la jerarquía y la disposición de los ejes, así como la presencia y el tipo de reiteración se explican en forma de texto descriptivo en cada una de las fases de desarrollo. Con un diagrama arquitectónico esquemático se ilustra para cada fase, de manera que ayude al lector a comprender mejor la arquitectura arbórea de *B. vahlii*.

No se puede hablar de la existencia de límites de altura cuando se describen las diferentes fases del desarrollo arquitectural, porque de acuerdo a las investigaciones de Hallé *et el*. (1978) y Vester (1997) no existe una relación estricta entre las dimensiones del árbol y las características arquitectónicas del mismo. De acuerdo a lo anteriormente expuesto, este trabajo presenta sólo rangos de alturas para cada fase de referencia. La dinámica de crecimiento de *B. vahlii* se presenta en diagramas que muestran desde el momento en que establecen los individuos como plántulas, pasando luego por juveniles, después por arboles maduros, hasta llegar a la etapa final de árboles senescentes.

Plántula. Fase 1: La primera fase del plan arquitectónico corresponde a todos los individuos de *Buxus vahlli* que han iniciado su desarrollo inmediatamente después de germinar. Se caracteriza por exhibir un eje epicotiledonario (A1) vertical y ortótropo, sin ningún tipo de ramificación y sin ningún tipo de curvatura. En esta fase se registraron individuos con alturas de hasta un máximo de 0.2 m en la población de Rincón y 0.25 m en la población de Guajataca. Los ejes ortótropos de estos individuos llevan hojas simples, enteras, más largas que anchas, con filotaxia opuesta y decusada. Se observaron yemas axilares muy pequeñas localizadas entre la base de cada hoja y el eje principal. Las hojas de la parte proximal del eje A1 caen rápidamente dejando una cicatriz; sólo las

hojas ubicadas en la parte distal del eje A1 se mantienen durante esta fase. El crecimiento es rítmico e indeterminado (Fig. 28).

Plántula. Fase 2: Durante esta fase el eje principal continúa con su crecimiento ortotrópico en dirección vertical, pero en la parte más distal el eje A1 comienza a formar una curvatura indicando que *B. vahlii* está construyendo su primer eje mixto. En esta fase no se presenta ningún tipo de ramificación. Las alturas registradas para estos individuos fueron de hasta 0.3 m para la población de Rincón y 0.4 m para la población de Guajataca. Al igual que en la fase anterior, los ejes mantienen su ortotropia y filotaxia. La forma de la hoja sigue siendo más larga que ancha.

Las cantidad de hojas en el eje A1 es mayor que en la fase anterior; se observan hojas desde antes de la curvatura hasta su parte distal. El crecimiento de todo el eje es rítmico e indeterminado (Fig. 29).

Plántula. Fase 3: Esta fase corresponde a árboles del futuro o árboles potenciales. El extremo distal genera su primera ramificación acrotónica (Fig. 30). En este momento los individuos mantienen alturas similares a las de la fase anterior, ganando sólo unos pocos centímetros de altura en su extremo distal. Poco después de surgir la primera ramificación comienzan a aparecer más ramificaciones cortas a lo largo del eje A1 (Fig. 31A). Estas ramificaciones corresponden a ejes A3 (ejes ortótropos no mixtos) los cuales tiene un tiempo de vida corto y sufren cladoptosis. Una de las ramificaciones, la que se encuentra ubicada en la parte más proximal del eje A1, no sufre cladoptosis y continúa con su desarrollo manteniendo un crecimiento rítmico e indeterminado (Fig. 31B); esto se debe a que tal eje tomará la función y posición del eje A1 (formación del tronco simpódico de *B. vahlii*). En este momento se exhibe claramente el primer evento de

reemplazo de ejes mixtos en *B. vahlii* (Fig. 32A y B). Este nuevo eje de reemplazo, muestra el mismo comportamiento descrito en las fases 1 y 2.

En este momento las plantas observadas han alcanzado hasta 0.45 m de altura en la población de Rincón y 0.6 m en la población de Guajataca; cada planta exhibe el diseño básico de construcción simpodica a partir de ejes mixtos ortótropos, los cuales se mantiene durante toda la vida de la planta (Fig. 31).

Árbol juvenil. Fase 4: Corresponde a una fase de transición entre árboles potenciales y arboles del presente. Una secuencia simpódica formada por ejes mixtos de reemplazo le dan la forma vertical al tronco. Todos los ejes de construcción en esta fase son ortótropos y en la medida que el árbol gana altura, las ramificaciones proximales van muriendo dejando un tronco desnudo. Se forman los primeros ejes A2 en la parte superior del árbol. Estos ejes se comportan como ejes mixtos ortotrópicos; pueden llegar a ser ejes muy largos y tienen la función de formar la copa del árbol (Fig. 33). Todos los ejes que forman la copa llevan hojas más anchas que las encontradas en las tres primeras fases de desarrollo. Hacia la parte proximal del eje A1 eventualmente pueden desarrollarse ejes A2, los cuales no presentan un tiempo de vida tan extenso como los ejes A2 que forman la copa.

Se observaron individuos en esta fase de hasta de 1.8 m de altura en la población de Rincón y hasta 2.5 m de altura en la población de Guajataca. Las copas de los árboles en la población de Rincón son más amplias y alargadas que las copas de la población de Guajataca; en esta última, las copas exhiben una forma más ovalada-circular. Las estructuras reproductivas se disponen sobre los ejes A2 y A3, pero sólo se observaron estructuras reproductivas para esta fase en la población de Rincón (Tabla 5).

Árbol maduro. Fase 5: Corresponde a los arboles del presente. El árbol ha construido la mayoría de sus ejes de relevo A1 que conforman el tronco. El tronco exhibe una apariencia externa relativamente alineada, la cual se debe al engrosamiento de la corteza y a la formación de estrías longitudinales que ocultan la construcción simpódica por ejes de relevo. Sólo una observación detallada y el conocimiento de las fases de construcción previas, permiten diferenciar en *B. vahlii*, un tronco construido simpódicamente por la superposición de ejes mixtos A1. En la medida en que el árbol va madurando, se hace más recto el tronco y se engrosa más su corteza, lo que le da la apariencia externa monopodial (Fig. 34). Esta característica de la construcción es muy evidente en el bosque de Guajataca, donde los árboles superar los 6 m de altura y tienen diámetros mayores. Sobre los ejes A2, A3 y algunos ejes A1 se forman ejes ortótropos de corta longitud y de entrenudos cortos, que corresponden a ejes A4.

La copa en los árboles maduros se forma por la aparición de varios ejes A1 con dirección de crecimiento vertical. Cada uno de estos ejes tiene una función similar a la de los ejes A1 que formaron el tronco (crecimiento en altura y formación de nuevos ejes). Este comportamiento corresponde a una estructura poliárquica y predomina en la madurez y senescencia del árbol. La copa del árbol alcanza su máximo desarrollo mediante reiteraciones adaptativas desarrolladas sobre los ejes A1′, que tienen la función de competir por los espacios disponibles en el dosel. En algunos casos los ejes A1′ que provienen de una reiteración, pueden ser muy largos o muy cortos, dependiendo de su posición o de la distancia que tengan que extenderse para conseguir mayor acceso a luz solar. La cantidad de ejes A4 aumenta y se desarrollan a partir de los ejes A3. La aparición de estructuras reproductivas está presente en ejes A2 y A3 tanto en el bosque de Rincón como en el bosque de Guajataca.

Las reiteraciones adaptativas en *B. vahlii* pueden ser parciales o totales. En el bosque de Rincón predominan tanto las reiteraciones parciales como las totales (repetición de todo el modelo arquitectónico). En algunos casos es posible observar reiteraciones herbáceas (reiteraciones que exhiben la primera fase de desarrollo) En el bosque de Guajataca predominan las reiteraciones totales. Los árboles en el bosque de Rincón pueden alcanzar alturas entre 4 y 5 m (raramente 6 m); en el bosque de Guajataca alcanzan alturas de 6 a 8 m (raramente superan los 10 m).

Los árboles del presente (Fig. 35) desarrollan extensamente su copa a partir de ejes ramificados A2. Sobre los ejes A1 y A2 se disponen todas las posibles reiteraciones que conforman la estructura arquitectónica de *B. vahlii*. La conformación de la copa muestra diferencias entre las dos poblaciones estudiadas. En la población de Rincón se observa que la copa forma láminas que se extienden ocupando la mayor cantidad de espacio; en tanto que en la población de Guajataca se observa que la copa ocupa menos espacio lo que le da la apariencia de embudo.

Árbol senescente. Fase 6: Corresponde a los árboles del pasado (Fig. 36). El árbol entra en un largo periodo de decadencia. Las reiteraciones herbáceas se hacen frecuentes sobre ejes A2. Las reiteraciones prolépticas aparecen a lo largo del eje A1.

Una característica notable de los árboles del pasado es que la muerte de sus ejes ocurre en sentido descendente, lo que significa que los ejes van muriendo desde su parte más distal (la copa) hasta la base del tronco. En lo que se refiere a los individuos de la población de Rincón, las reiteraciones prolépticas alcanzan un gran desarrollo y la copa puede ampliarse bastante; sin embargo, la muerte del árbol es irreversible y las reiteraciones sólo se mantienen mientras muere lentamente el eje A1. Sobre las reiteraciones existentes, se forman nuevas reiteraciones y sobre éstas, otras más; esta

sucesión de reiteraciones se conoce como “complejo reiterado” y es una característica de *B. vahlii* para su última fase de vida

En los individuos de la población de Rincón la aparición de reiteraciones a lo largo del eje A1 es bastante frecuente. Cuando el eje A1 muere, todas las reiteraciones dispuestas sobre este eje también mueren. En los individuos de la población de Guajataca la situación es diferente, no se observaron reiteraciones prolépticas a lo largo del eje A1. La copa de cada individuo no se extiende sino que asume la forma de un embudo. La muerte del árbol ocurre súbitamente y cae o es desplazado por las copas de otros árboles cercanos.

Modelo arquitectónico

En su ambiente natural *Buxus vahlii* crece de acuerdo al modelo arquitectónico de Champagnat (Hallé *et al*., 1978). Los individuos que conforman las poblaciones de Rincón y Guajataca se construyen de acuerdo a las siguientes características que conforman el modelo citado:

1. Árboles poliaxiales (ramificados).
2. Ejes vegetativos no equivalentes (ejes mixtos pero diferenciados entre tronco y ramas.
3. Ejes mixtos totalmente ortotrópicos.
4. Superposición simpódica de ejes mixtos ortótropos y con filotaxia opuesta decusada.
5. Inflorescencias axilares que no afectan el crecimiento del meristemo apical.
6. Inflorescencias cimosas.
7. Reiteraciones prolepticas, traumáticas, adaptativas.

DISCUSIÓN

Si se evalúa la arquitectura como una ciencia desde la perspectiva de la biología y de la ingeniería, es fácil darse cuenta que no se puede comparar la arquitectura de un árbol con la arquitectura de un edificio; aunque la perspectiva de valoración en cuanto al análisis de un diseño sí puede tener el mismo sentido. Según Hallé *et al.* (1978), la arquitectura arbórea no se termina como cuando se termina un edificio a partir de un plano, porque la esencia de la arquitectura arbórea está en el cambio. Por eso, una especie puede mantener el mismo modelo arquitectónico durante todas las etapas de desarrollo (desde plántula hasta árbol maduro), o exhibir diferentes modelos arquitectónicos durante su desarrollo.

Tratar de identificar el modelo arquitectónico de una especie basado en la observación de un árbol es un trabajo difícil debido a la gran variabilidad estructural de las plantas (Édelin, 1991). Se requiere por lo tanto, observar y analizar todas las fases que conforman el desarrollo arquitectónico de una especie. En el caso de *Buxus vahlii* el análisis observacional de cada fase permitió comprender tanto el diseño arquitectónico como los eventos jerárquicos de construcción desde plántula hasta árbol senescente.

Modelo y arquitectura arbórea de *Buxus vahlii* en los bosques de Rincón y Guajataca

Buxus vahlii desarrolla su arquitectura arbórea siguiendo una misma jerarquía de construcción. En los dos bosques estudiados se desarrollaron cuatro niveles de ejes que conforman la unidad arquitectónica (A1, A2, A3 y A4). Independiente del tipo de bosque (costero o kárstico) y de las condiciones ambientales, todos los individuos de la especie

crecen conforme al modelo de Champagnat. Este comportamiento está en concordancia con Hallé (1971, 1978) quien indica que el plan arquitectónico de una especie es una característica que se mantiene constante y estable a lo largo de la vida de la planta. Aunque se encontró que existen diferencias en los rangos de altura que alanzan los individuos durante las distintas fases de construcción, este parámetro no afecta el modelo ni la arquitectura de la planta. Este comportamiento es consecuencia de las variaciones impuestas por el ambiente (Hallé, 1978) y porque no se pueden establecer relaciones entre la arquitectura y las dimensiones del árbol (Hallé *et al*., 1978; Vester, 1997). Otras diferencias observadas en la arquitectura de *B. vahlii* en los dos bosques, están relacionadas con el desarrollo de la copa y las reiteraciones. Estas diferencias se tratan de forma separada en los siguientes párrafos.

Alturas de los árboles

Durante la descripción de cada una de las fases de desarrollo de *B. vahlii*, se encontraron diferencias entre los rangos de altura para los individuos del bosque de Rincón y los individuos del bosque de Guajataca. Como se citó anteriormente, no hay relaciones establecidas entre las dimensiones y la arquitectura de una árbol; sin embargo, para efectos de este estudio se puede proponer explicaciones para las diferencias encontradas en el parámetro de altura del árbol entre las poblaciones. Hay dos factores que afectan la altura de un individuo de *B. vahlii*. El primero está relacionado con la altura del dosel conformada por las distintas especies que comparten el bosque. El segundo está relacionado con la disponibilidad de espacio dentro del sotobosque (Figs. 37 y 38).

En términos generales la altura del dosel en el bosque costero de Rincón es muy homogéneo dando la apariencia de un manto continuo que varía de 2.5 m hasta 6 m de

altura aproximadamente (Fig. 7); en tanto que el dosel en el bosque de Guajataca es más heterogéneo en su apariencia y la altura es superior a los 6 m (Fig. 8). Por lo tanto, cada ejemplar de *B. vahlii* tiene que competir por la radiación solar de forma distinta. En el bosque de Rincón cada ejemplar sólo debe superar los 2.5 m y tendrá acceso a la luz del sol, en tanto que los individuos del bosque de Guajataca deben crecer por encima de los 6 m para competir por la luz. Por lo tanto cada población tiene exigencias diferentes lo que se refleja en alturas de crecimiento de cada una de las fases de desarrollo.

En segundo lugar, la cantidad de espacio disponible en el sotobosque es diferente. En el bosque de Rincón se observaron más espacios abiertos que en el bosque de Guajataca; esto significa, más espacio disponible para capturar luz y menos competencia entre los individuos que forman la población del bosque. En Guajataca, las condiciones son diferentes; se observó una mayor diversidad de especies (ver Carrero, 2001), menos espacio disponible para acceder al recurso luz y mayor competencia entre las especies del sotobosque.

Formación de la copa

El evento de formación de la copa del árbol en *Buxus vahlii* ocurre desde la etapa juvenil. Aunque la estructura arquitectónica que origina la copa (ver fases de desarrollo) es la misma para los individuos que crecen el en bosque de Rincón como para los que crecen en el bosque de Guajataca, tanto la forma como la distribución espacial de la superficie de las copas es diferente en cada población (Fig. 39). Según Hallé *et al.* (1978) los modelos de copa varían dentro de un límite de posibilidades representadas por la relación superficie / volumen y la eficiencia fotosintética del organismo. La población de Rincón se comporta de acuerdo al modelo de “superficie laminar” y la población de

Guajataca se comporta de forma intermedia entre los modelos de “copa” y “embudo” (Fig. 40).

Un modelo de copa laminar indica que el organismo utiliza más cantidad de espacio y tiene mayor posibilidad de interceptar radiación solar, en tanto que un modelo de copa o embudo indica que el organismo está limitado en la disposición de espacio y en la captura de luz. Desde la perspectiva arquitectónica, las causas de este comportamiento de las copas están relacionadas a factores ecológicos y ambientales (Hallé *et al*., 1978). Uno de éstos es la disponibilidad de radiación solar. La población de Rincón está localizada a nivel del mar, muy cerca de la costa (Fig. 7); en esta zona, *B. vahlii* vive sobre colinas de poca altura (ver mapa topográfico, Cuadrángulo Rincón, 1966) en las que la radiación solar es constante la mayor parte del día. La población de Guajataca (Fig. 8) está ubicada en una zona montañosa (ver mapa topográfico,Cuadrángulo Quebradillas, 1972) sobre la cual la mayor cantidad de radiación solar se recibe durante la primera o la segunda mitad del día, dependiendo de la época del año. Otro factor es la temperatura. De acuerdo a la información climatológica disponible (Tablas 2, 3 y 4), se cuenta con una temperatura mayor en el bosque de Rincón, que en el bosque de Guajataca. Con respecto a la precipitación, si existen datos climáticos que demuestran que el bosque de Rincón llueve menos que en bosque de Guajataca y por lo tanto, en este ultimo, la humedad relativa debe ser considerablemente mayor con respecto al bosque de Rincón. Tal como se discutió anteriormente, es posible que la cercanía a la costa vs. área de montaña esté relacionada con las diferencias en la temperatura.

Los factores ambientales anteriormente señalados afectan de forma diferente la respuesta de los vástagos durante el evento de formación de la copa y la altura máxima que puede alcanzar un árbol. Tal como lo expresó Longman (1978) “Está establecido que

la extensión de los vástagos puede ser profundamente modificada por el fotoperiodo y por la temperatura y además queda claro que los dos factores a menudo muestran fuerte interrelación entre ellos".

Densidad de la población en cada bosque

No se dispone de información sobre el estado de conservación o edad del bosque de Rincón, en tanto que para el bosque de Guajataca se sabe que a partir del año 1943 fue cedido al Departamento de Recursos Naturales; por lo tanto, se considera que este bosque se conserva mejor que el bosque de Rincón. Otro factor que puede afectar la dinámica sucesión boscosa son los fenómenos ambientales. El impacto de huracanes puede afectar de forma diferente la dinámica de sucesión ecológica en los bosques de Rincón y de Guajataca.

Se puede teorizar que en el bosque de Guajataca, las condiciones topográficas permiten mantener poblaciones más antiguas donde se presenta mayor número de individuos por área cuadrada. En este caso, la muerte de los individuos se debe a la competencia generada por la densidad de especies (H. M. Vester, com. pers.). A mayor competencia, menos espacios hay disponibles para captura de luz y por lo tanto los árboles forman copas cónicas. Algo diferente ocurre en el bosque de Rincón. Probablemente la sucesión boscosa de esta área sea mas reciente y por ende la densidad de individuos por metro cuadrado es menor. En este caso, la muerte de los individuos no se debe a competencia por la luz (H. M. Vester, com. pers.). A menor competencia, más espacios disponibles hay para captura de luz y por lo tanto los árboles forman copas laminares.

Es posible que a medida que el bosque de Rincón madure y la densidad de individuos aumente, los ejemplares de *B. vahlii* se vean presionados a competir por la

radiación solar y dejen de formar copas laminares para empezar a exhibir copas más cónicas.

Control apical

El análisis del programa de desarrollo de *Buxus vahlii* mostró que la construcción de nuevos ejes ocurre desde la parte distal hacia la parte proximal del eje base (ver fases 1 y 2) y corresponde a una ramificación acrotónica. El crecimiento de la planta ocurre por el desarrollo de unidades de crecimiento (UC). Sólo se produce una unidad de crecimiento durante cada "episodio de crecimiento". Una ramificación sólo ocurre después de que ha construido y desarrollado totalmente una UC, y dicha ramificación se localiza debajo de la penúltima UC. La forma en que se regula la producción de ramas indica la influencia del meristemo apical de la UC recién formada, sobre el desarrollo de las futuras ramificaciones. Este tipo de control se denomina "control apical" y es parte esencial del programa de construcción arquitectónica de *Buxus vahlii*.

La arquitectura arbórea aplicada al manejo de *Buxus vahlii*

La muerte de un árbol es un evento cíclico y renovador dentro de la dinámica de un bosque natural. En el caso de *Buxus vahlii* se estableció que la muerte un árbol ocurre desde la copa hacia la base, pero, no se conocen los factores que llevan a la muerte de cada individuo. Durante los trabajos de campo se observó que los individuos senescentes presentaban síntomas de enfermedades (observación de manchas oscuras en diferentes niveles de ejes). Si se logra establecer en el futuro, la existencia de relaciones entre la senescencia de los individuos y la aparición de enfermedades, podría utilizarse la arquitectura arbórea como herramienta para identificar los individuos en su fase de decadencia y aplicar algún tipo de plan de manejo (Hallé *et al*., 1978; Vester, 1997, 2002).

Como resultado del análisis arquitectónico de *Buxus vahlii* se estableció que la fase final o senescente de los individuos en el bosque de Rincón está determinada por la aparición de reiteraciones prolépticas a lo largo del eje A1. Este comportamiento no es el mismo en Guajataca, donde los individuos maduros forman complejos reiterados antes de morir.

El hecho de que no ocurran reiteraciones prolépticas a lo largo del eje A1 en el bosque de Guajataca, tal como sí ocurren en el bosque de Rincón, se explica porque las condiciones de luz y radiación solar en el sotobosque de Guajataca son muy limitadas debido a la presencia de un dosel muy denso y a una mayor riqueza de especies (Carrero, 2001).

Identificar las fases finales de desarrollo de *Buxus vahlii* en los individuos del bosque de Guajataca, puede ser un trabajo difícil si los oficiales de manejo del bosque forestal no tienen conocimientos sobre arquitectura arbórea. Sin embargo, el contenido de este trabajo proporciona las bases necesarias para que los interesados en la conservación integren los conceptos de análisis arquitectural en su programa de manejo y conservación.

La arquitectura arbórea puede ser utilizada como herramienta de aprendizaje en los programas de educación ambiental y conservación de ecosistemas. Se pueden realizar guías de campo donde se ilustre la arquitectura de la especie en sus diferentes fases de tal forma que el lector pueda utilizar este concepto en la identificación de ejemplares de *Buxus vahlii* y cuando encuentre una planta, no lo corte, maltrate o extraiga de su hábitat.

Efecto del viento

El desarrollo arquitectónico (tal como se discutió en los capítulos anteriores) está genéticamente programado. Fenómenos ambientales como el viento, no modifican el

desarrollo arquitectónico, pero si pueden incidir en la dirección de crecimiento. En otras palabras, si el viento ejerce presión sobre la copa de un árbol, hace que sus ejes se inclinen a favor de la dirección del viento. Uno de los efectos de esta tipo de presiones ejercidas por el ambiente es la aparición de reiteraciones adaptativas, las cuales son una respuesta ecológica antes las condiciones del medio que le permiten al árbol mantener su estabilidad y continuar con el desarrollo de su programa arquitectónico.

La desecación causada por el viento es otro factor que puede afectar el desarrollo de los ejes (Barthélémy y Hallé, 1991). La muerte de los ejes provoca una respuesta rápida de la planta formando nuevos ejes en procesos de reiteración. Este tipo de reiteraciones son adaptativas y pueden jugar un papel determinante en la formación de la copa de los arboles ((Barthélémy y Hallé, 1991; Vester, 1997), (Fig. 41).

CONCLUSIONES

El modelo arquitectónico y el desarrollo de la arquitectura arbórea de *Buxus vahlii* es la misma en el bosque costero de Rincón y en el bosque karstico de Guajataca. La unidad arquitectónica está conformada por cuatro clases de ejes y toda la planta crece conforme al modelo de Champagnat, el cual está construido por ejes mixtos totalmente ortotrópicos.

La construcción de copas sigue el mismo patrón arquitectónico en los dos bosques analizados. Sin embargo se encontraron diferencias en cuanto a la distribución espacial de las copas, las cuales son originadas por factores ambientales.

Los rangos de altura encontrados para *Buxus vahlii* son diferentes debido a las condiciones de cobertura de dosel que es compartido con otras especies. Cuanto más alto sea el dosel del bosque, más altura deberán desarrollar los individuos de *B. vahlii* para competir por la luz.

Las reiteraciones traumáticas fueron observadas recurrentemente en los ejemplares juveniles de fases 1 y 2 de desarrollo en el bosque de Rincón. Aunque la capacidad de reiteración de *B. vahlii* le permite sobrevivir a la pérdida de ejes a muy temprana edad, este tipo de reiteraciones confirma lo argumentado por Carrero (2001) y Kolterman y Breckon (1993) al señalar que uno de los peligros que enfrenta *B. vahlii* en el bosque costero de Rincón es la falta de protección y el transito de personas en este ecosistema.

RECOMENDACIONES

Se debe continuar con los estudios de arquitectura arbórea particularmente con las especies nativas que conforman los diferentes ecosistemas de Puerto Rico.

Se recomienda realizar el análisis arquitectónico con otra especie de la familia Buxaceae para conocer si crece de acuerdo al modelo de Mangenot (Hallé *et. al* 1978) o de acuerdo al modelo de Champagnat, tal como se estableció en el presente estudio; o si por el contrario, se presenta otro modelo arquitectónico para esta familia.

Se deben realizar estudios interdisciplinarios que involucren la arquitectura arbórea como un componente de análisis en la evolución de un ecosistema, o en los procesos de restauración en Puerto Rico.

Integrar el concepto de arquitectura arbórea a los programas de manejo y conservación de manera que puedan ser aplicados en los trabajos de educación ambiental con la comunidad que vive en áreas cercanas al hábitat de *Buxus vahlii* y público en general.

LITERATURA CITADA

Barlow, P. W. 1989. Meristems, metamers, modules and the development of shoot and root systems. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 255- 279.

Barthélémy, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.

Barthélémy, D. y Y. Caraglio. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.

Barthélémy, D., C. y F. Hallé. 1991. Canopy architecture. En: Raghavendra, A. S. (eds.), Physiology of trees, pp. 1-20. John Wiley & Sons, Nueva York.

Bell, A. 1999. Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University Press, Londres.

Britton, N. L. y P. Wilson. 1924. Scientific survey of Porto Rico and the Virgin Islands. Vol. V – Part 4. Botany of Porto Rico and the Virgin Islands. Descriptive flora – Spermatophyta. New York Academy of Sciences, Nueva York.

Carrero, G. 2001. Population ecology and reproductive biology of the endangered *Buxus vahlii* Baillon (Buxaceae). Tesis M. S. Universidad de Puerto Rico, Recinto de Mayagüez.

Crabbé, I. 1987. Aspects articuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction a leur étude quantitative. I.R.S.I.A. Bélgica.

Echeverry, A. y H. F. M. Vester. 2001. Desarrollo arquitectónico de tres especies de *Acacia*. *Boletín de la sociedad Botánica de México* 69: 7-12.

Édelin, C. 1984. L'architecture monopodile: L'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale. Tesis Ph.D., Universidad de Montpelier.

Édelin, C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux, pp 127-154. En : Édelin, C. L'arbre : biologie et développement. Instituto de Botánica, Universidad de Montpelier.

Goethe, J. W. 1841. La métamorphose des plantes. Traducción de M. Bideau, 1975. Ediciones Triades. Paris.

Gruber, F. 1994. Morphology of coniferous trees: possible effects of soil acidification on the morphology of Norway spruce and silver fir. In: Godbold, D. L. y A. Huttermann (eds.), Effects of acid rain on forest processes, pp. 265-324. John Wiley & Sons, Nueva York.

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

Hallé, F. 1978. Architectural variation at the specific level in tropical trees. En: Tomlinson, P. B. and M. H. Zimmermann. Tropical trees as living systems. pp. 125-135. Cambridge University Press, Londres.

Hallé, F. 1995. Canopy architecture in tropical trees: a pictorial approach. En: Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni (eds.), Forest canopies, pp. 27-44. Academic Press, San Diego. (Physiological Ecology Series.)

Hallé, F. y R. A. Oldeman. 1970. Essai sur l'architecture et la dinamique de croissance des arbres tropicaux. Universidad Presbiteriana de Malaya, Kuala Lumpur.

Hallé, F., R. A. Oldeman. y P. B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlín.

Honda, H. y J. B. Fisher. 1978. Tree branch angle: maximizing leaf area. *Science* 199: 888-889.

Jiménez-R., E. M., A. C. Londoño-V. y H. F. Vester. 2002. Descripción de la arquitectura de *Iryanthera tricolis, Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavone* (Myristicaceae). *Caldasia* 24(1): 65-94.

Keller, R. 1994. Neglected vegetative characters in field identification at the supraspecific level in woody plants: serial buds, syllepsis and architecture. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116: 33-51.

Keller, R. 1996a. Identificación de las tribus de leguminosas leñosas en América tropical mediante el uso de caracteres vegetativos. *Acta Botánica Venezolana* 19: 1-24.

Keller, R. 1996b. Identification of the tropical woody plants in the absence of flowers and fruits. Birkhauser Verlag, Berlín.

King, D. A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of sapling in a Panamanian forest. *American Journal of Botany* 81: 948-957.

King, D. A. 1998. Branch growth and biomass allocations in *Abies amabilis* sapling in contrasting light environment. *Tree Physiology* 17: 251-258.

Kolterman, D. A. y G. J. Breckon. 1991. *Buxus vahlii* Baillon [Buxaceae]. Informe final bajo acuerdo cooperativo Núm. 14-16-0004-91-958.

Kolterman, D. A. y G. J. Breckon. 1992. *Buxus vahlii* Baillon [Buxaceae]. Informe final bajo acuerdo cooperativo Núm. 14-16-0004-91-958.

Kolterman, D. A. y G. J. Breckon. 1993. *Buxus vahlii* Baillon [Buxaceae]. Informe final bajo acuerdo cooperativo Núm. 14-16-0004-92-970.

Kuppers, M. 1985. Carbon relations and competition between woody species in a central European hedgerow. *Oecologia* 55: 343-352.

Liogier, H. A. 1988. Descriptive flora of Puerto Rico and adjacent islands. Spermatophyta. Vol II. Leguminosae to Anacardiaceae. Editorial de la Universidad de Puerto Rico, Río Piedras, Puerto Rico.

Liogier H. A. y L. F. Martorell. 2000. Flora of Puerto Rico and adjacent islands: a systematic synopsis. Editorial de la Universidad de Puerto Rico, Río Piedras, Puerto Rico.

Longman K. A. 1978. Control of shoot extension and dormancy by external and internal factors. En: Tomlinson, P. B. and M. H. Zimmermann. pp. 210-218. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Londres.

Millet, J., A. Bouchard, y C. Édelin. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta Biotheoretica* 46: 1-22.

Millet, J., A. Bouchard, y C. Édelin. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany* 76: 2100-2118.

Millet, J. y C. Édelin. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6(2): 187-203.

Oldeman, R. A. 1974. L'architecture de la forêt Guyanaise. ORSTOM, París. (Memorias ORSTOM Nº 73.)

Oldeman, R. A. A. y F. Hallé. 1980. Sobre los ejes mixtos plagio-ortótropos en algunos árboles tropicales. Miscellaneous Papers, Wageningen Agricultural University 19: 281-287.

Poncy O. 1985. Le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoideae) en Guayane Francaise. *Mémories du Muséum National D'histoire Naturelle. Série B, Botanique* 31.

Prusinkiewicz, P. 1998. Modeling of spatial structure and development of plants: a review. *Scientia Horticulturae* 74: 113-149.

Robinson, D. F. 1996. A symbolic framework for the description of tree architecture models. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 243-261.

Robson, N. K. B. 1993. Parallel evolution in tropical montane *Hypericum*. *Opera Botanica* 121: 263-274.

Rossignol, L. y M. Rossignol. 1985. Architecture et tendences évolutives dans le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *Adansonia* 1: 67-80.

Sanoja E. 1992. Essai d'application de l'architecture végétale a la systematique. L'example de la famille des Vochysiaceae. Tesis Ph.D., Universidad de Montpelier.

U.S. Fish and Wildlife Service. 1987. Vahl's Boxwood *Buxus vahlii* recovery plan. U.S. Fish and Wildlife Service, Atlanta, Georgia.

Vester, H. F. M. 1997. The trees and the forest. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Araracuara Colombia). Tesis Ph.D., Universidad de Ámsterdam.

Vester, H. F. M. 1999. Architectural diversification with the genus *Vismia* (Clusiaceae) in Amazonian rain forest (Araracuara, Colombia). En: Kurmann, M. H. y A. R. Hemsley (eds.), The evolution of plant architecture. Royal Botanic Gardens, Kew.

Vester, H. F. M. 2001. Tree temperament. In: Labrecque M. L'arbre 2000. IQ Collectif, Institut de Recherche en Biologie Végétale, Québec.

Vester, H. F. M. 2002. Diversidad de modelos arquitectónicos en la península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 45-57.

Vester, H. F. M. y O, Poncy. 1995. *Inga megaphylla* (Leguminosae, Mimosoideae), a new species from western Amazonia (Colombia, Perú), with comments on architectural features unusual in the genus *Inga*. *Novon* 5: 384-387.

White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.

TABLAS

Tabla 1. Cantidad de individuos observados en cada una de las áreas de muestreo.

Localidad	*Plantulas*	*Juveniles*	*Jovenes*	*Maduros*	*Senescentes*
Rincón	5	10	9	9	7
Guajataca	5	10	9	9	7

Tabla 2. Información climatológica del municipio de Rincón. Tomado de: http://www.sercc.com/climateinfo/historical/historical_pr.html Oct- 2008.

	Jan	*Feb*	*Mar*	*Apr*	*May*	*Jun*	*Jul*	*Aug*	*Sep*	*Oct*	*Nov*	*Dec*	*Annual*
Average Max. Temperature (F)	85.3	85.3	85.6	86.2	87.5	88.6	89.5	89.2	89.3	88.8	87.5	85.5	87.4
Average Min. Temperature (F)	66.0	66.5	66.9	68.6	71.0	72.0	72.2	71.7	71.5	70.1	69.9	68.0	69.5
Average Total Precipitation (in.)	1.64	1.68	1.75	3.15	5.69	5.53	7.33	8.44	6.47	6.18	3.35	2.37	53.59

Tabla 3. Información climatológica del municipio de Guajataca. Tomado de: http://www.sercc.com/climateinfo/historical/historical_pr.html Oct- 2008.

	Jan	*Feb*	*Mar*	*Apr*	*May*	*Jun*	*Jul*	*Aug*	*Sep*	*Oct*	*Nov*	*Dec*	*Annual*
Average Total Precipitation (in.)	3.82	3.06	4.10	6.17	9.71	7.42	5.15	7.11	8.51	8.15	6.58	4.33	74.12

Tabla 4. Información climatológica del municipio de Guajataca. Temperatura tomada del municipio de San Sebastian. Tomado de: http://www.sercc.com/climateinfo/historical/historical_pr.html Oct- 2008.

	Jan	*Feb*	*Mar*	*Apr*	*May*	*Jun*	*Jul*	*Aug*	*Sep*	*Oct*	*Nov*	*Dec*	*Annual*
Average Max. Temperature (F)	87.6	87.8	88.8	89.8	90.7	91.6	92.1	92.6	92.3	91.7	89.7	87.8	90.2
Average Min. Temperature (F)	60.5	60.5	62.0	63.6	66.3	67.4	67.4	67.6	66.9	66.6	65.0	62.4	64.7

Tabla 5. Descripción de los ejes que conforman la unidad arquitectónica de *Buxus vahlii.*

Nivel	*Naturaleza*	*Filotaxia*	*Simetría*	*Sexualidad*
A1	simpódico mixto	decusada	radial	No
A2	monopódico / simpódico mixto	decusada	radial	sí, axilar
A3	monopódico	decusada	radial	sí, axilar
A4	monopódico	decusada	radial	No

FIGURAS

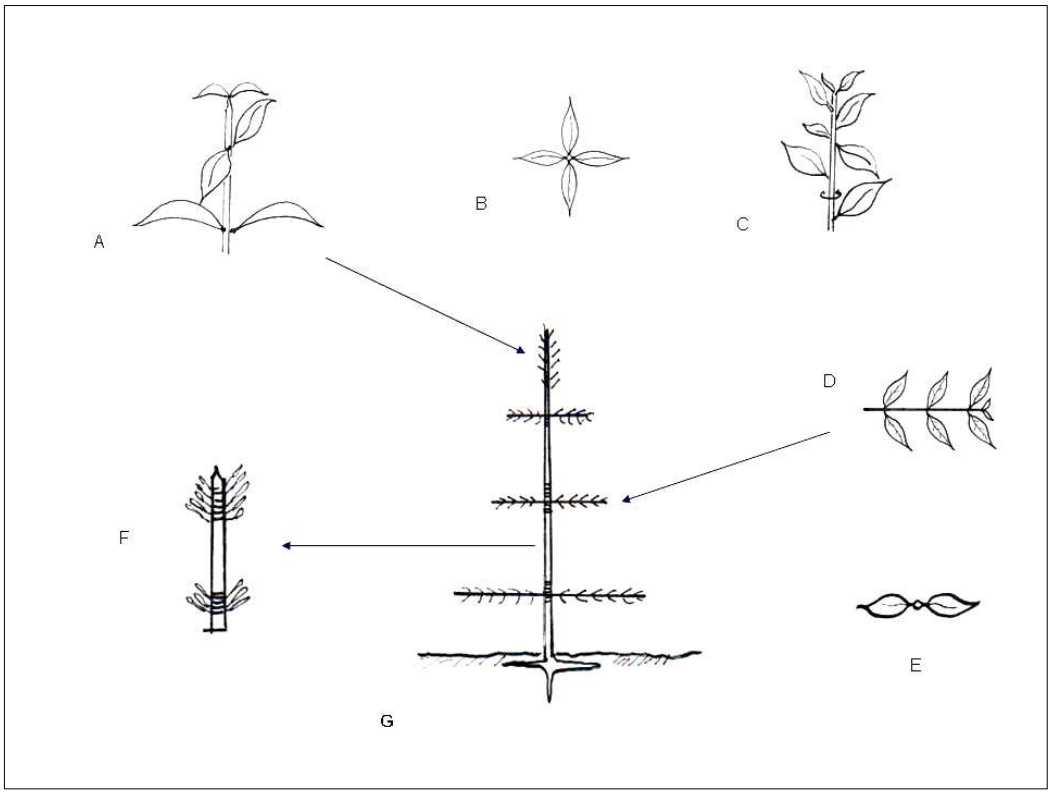


Figura 1. Algunos tipos de ejes analizados en arquitectura arbórea. A: Eje ortótropo con filotaxia opuesta y decusada. B: Vista superior de la filotaxia opuesta y decusada. C: Eje ortótropo con filotaxia en espiral. D: Eje plagiotropo con hojas dispuesta en plano horizontal. E: Vista frontal del eje plagiotropo. F: Eje con crecimiento rítmico. G: Modelo arquitectónico.

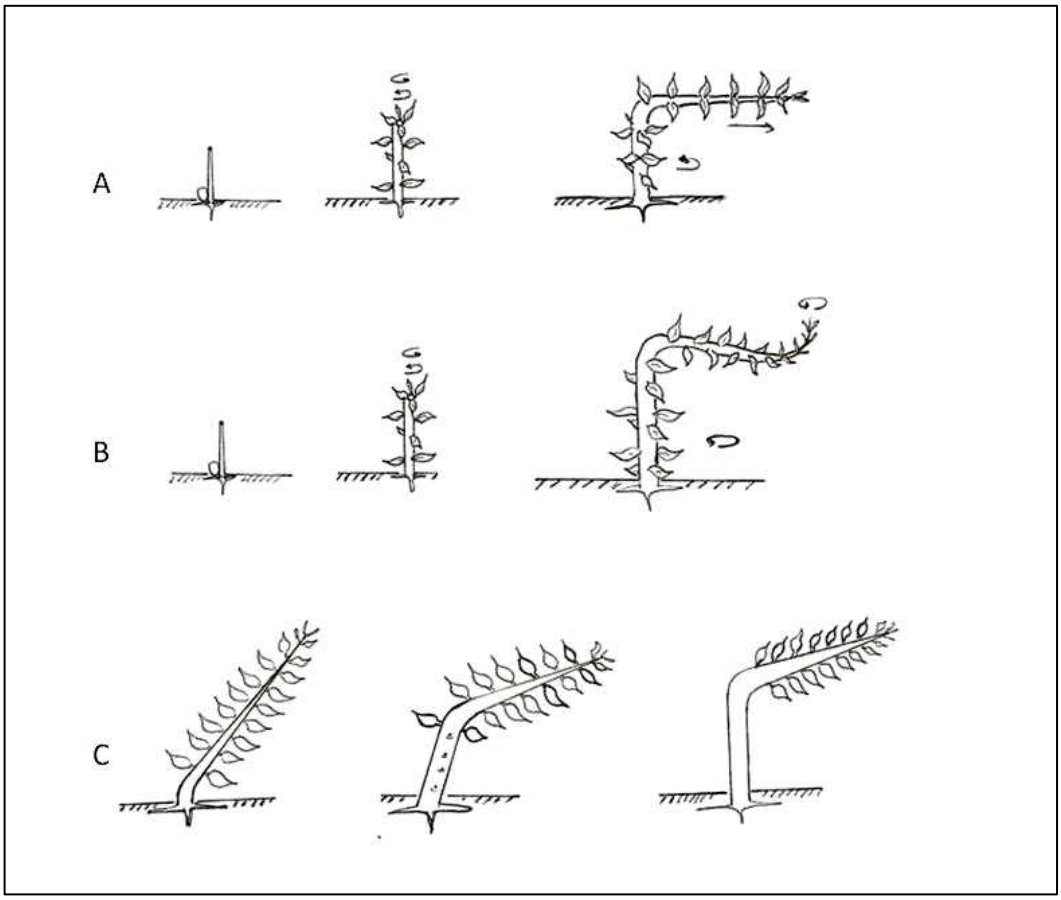


Figura 2. Ejes mixtos. A: Eje inicialmente ortótropo y después plagiotropo distalmente. B: Todos los ejes ortotropicos, pero inclinándose secundariamente por gravedad. C: Todos los ejes plagiotropos, pero secundariamente erectos.

A

B

C

Figura 3. Modelo de Corner. A: Arecaceae. B: Caricaceae C: Iconografía del modelo de Corner.

A

B

Figura 4. Modelo de Holttum. A: *Corypha elata*. Tomado de: http://www.tahitiheritage.pf/template.php?page=fiche.php&id_fiche=202 (Ene-08). B: Iconografía del modelo de Holttum.

A

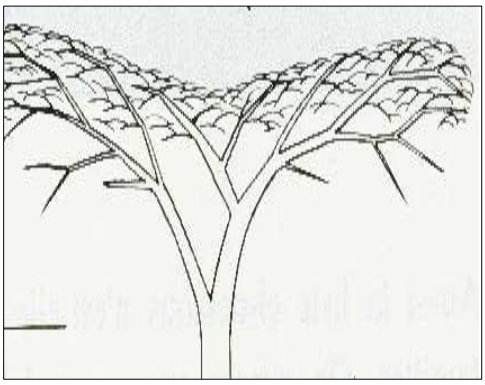
B 

Figura 5. Modelo de Troll. A: *Delonix regia*. B: Iconografía del modelo de Troll.

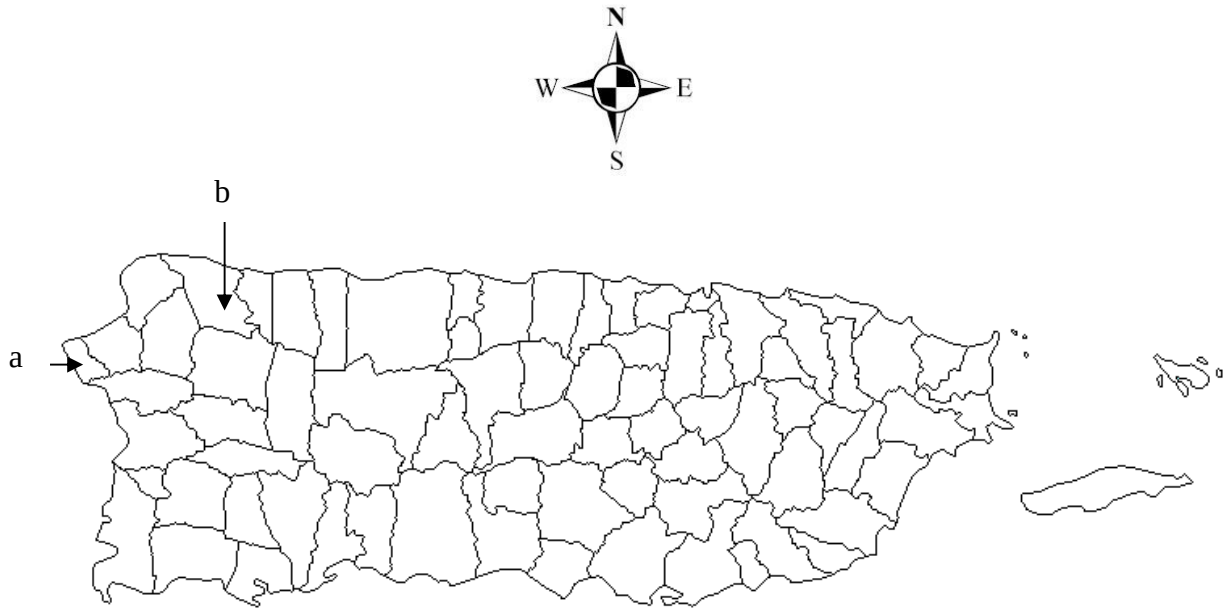


Figura 6. Mapa de Puerto Rico. a: Municipio de Rincón. b: Municipio de Isabela. Tomado de: *http://el-tiempo-pr.com/pags/pronostico_es.html*

A

B

Figura 7. A, B: Bosque costero de Rincón en el municipio de Rincón.

Figure 8. Bosque Estatal de Guajataca en el municipio de Isabela.

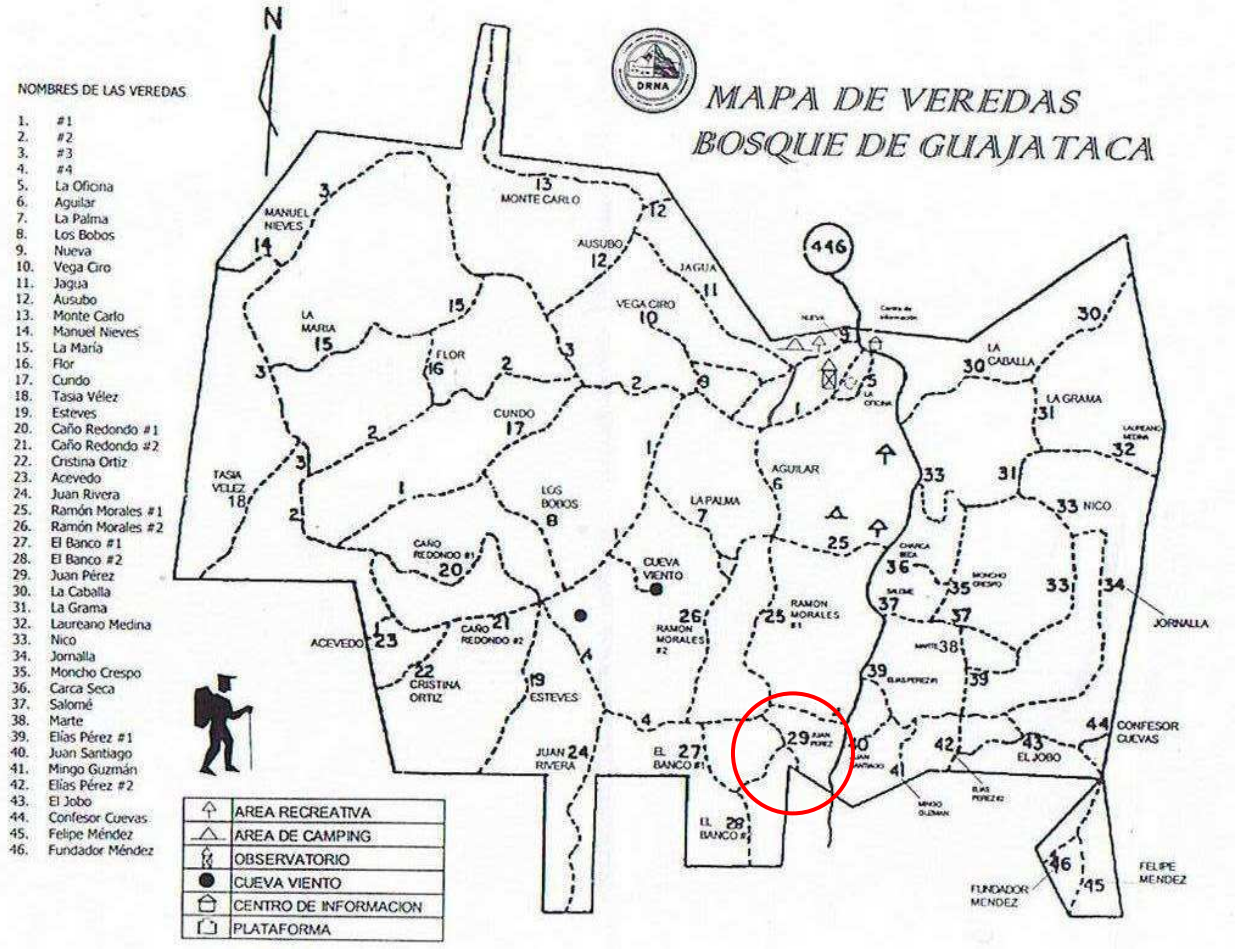


Figura 9 Mapa del Bosque Estatal de Guajataca. Tomado de: http://guajataca.blogspot.com/2006/08/mapa-del-bosque-de-guajataca-puerto.html (Jul-08)

Figura 10. Banderas de identificación para ejemplares de *Buxus valhii* en el bosque de Rincón.

Figura 11. Banderas de identificación para ejemplares de *Buxus valhii* inferiores a 50 cm, en el bosque de Guajataca.

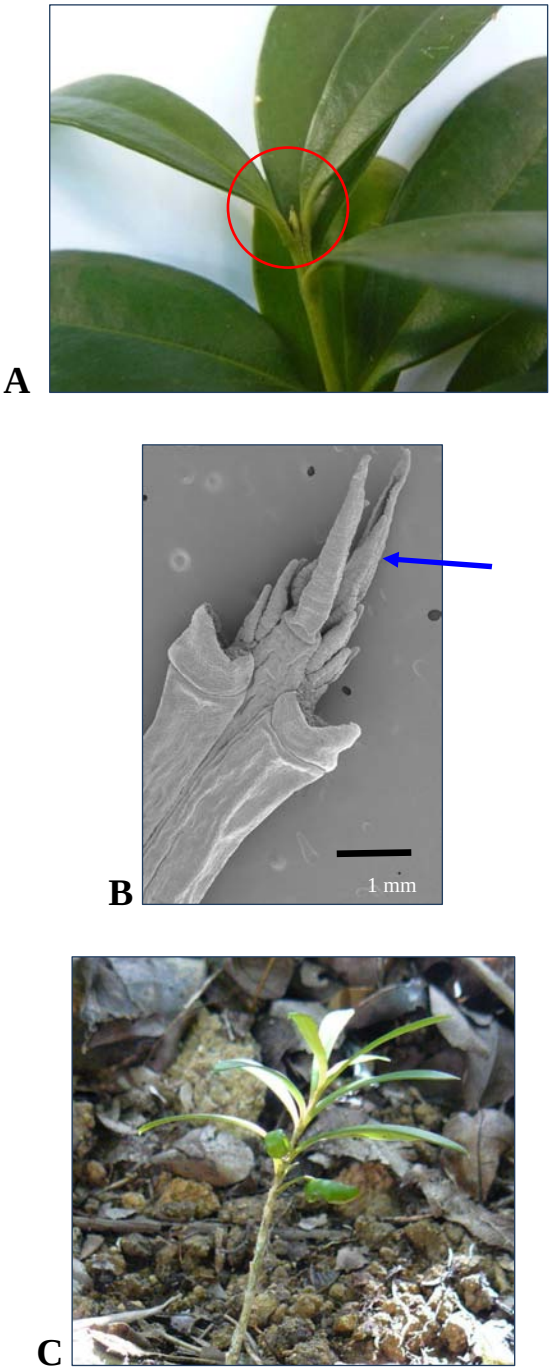


Figura 12. A: Yema terminal, localizada en la punta del eje de *Buxus vahlii*. B: Primordio foliar (flecha) mostrando la disposición de hojas opuesta y decusadas (MER). C: Eje elongado.

A

B

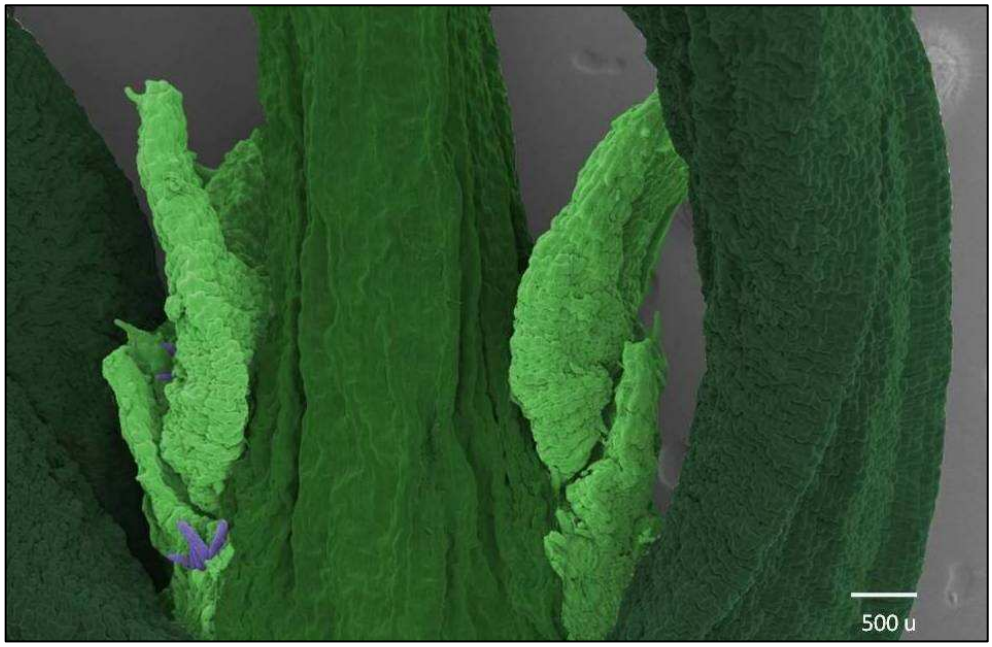


Figure 13. A: Yemas laterales en el eje de *Buxus vahlii*. B: Imagen ampliada de las yemas laterales (MER).

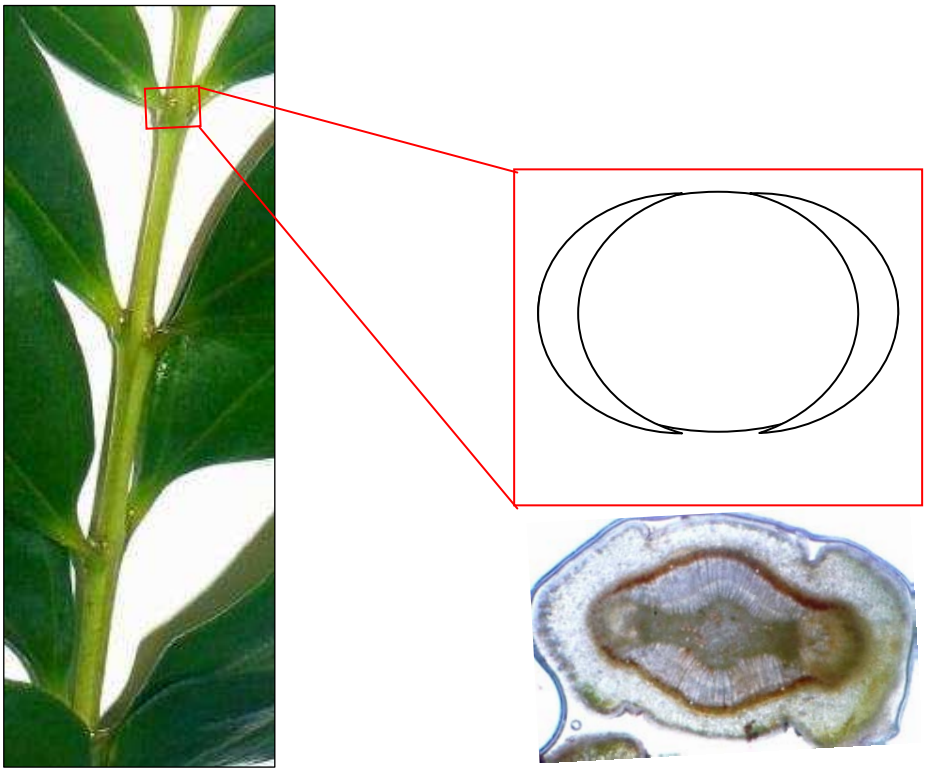


Figura 14. Forma elíptica del un eje de *Buxus vahlii*. Note el diagrama del corte transversal de un segmento del eje acompañado de la imagen del corte transversal visto en microscopio compuesto.

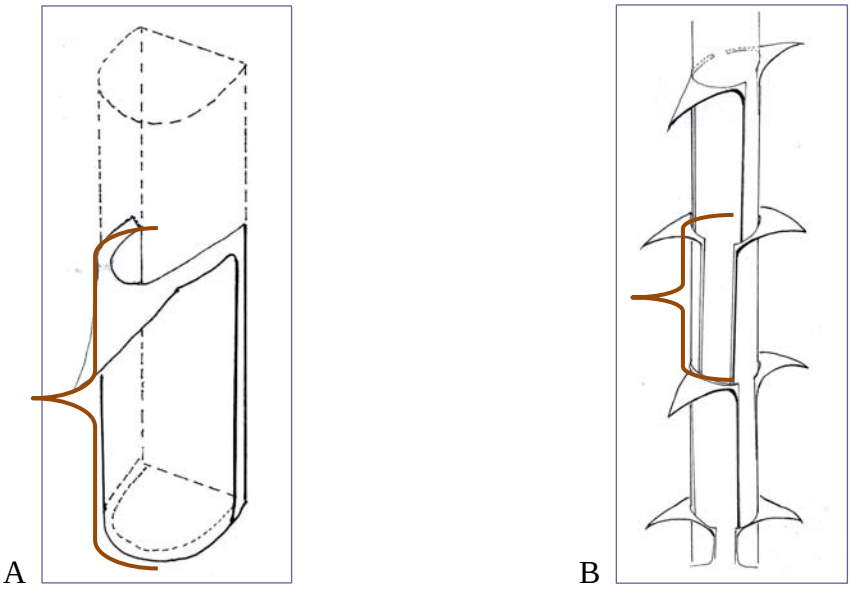


Figure 15. A: Representación diagramática de un fitón en *Buxus vahlii*. B: Representación diagramática de un metámero en *B. vahlii*.

A

B

Figura 16. Crecimiento rítmico. A: Periodo de actividad o rebrote. B: Yema apical en periodo de descanso.

Figure 17. Unidad de crecimiento de *Buxus vahlii*. Note la diferencia en las distancias de los entrenudos.

A

B

Figure 18. A: Porción superior de la unidad de crecimiento. B: Porción inferior de la unidad de crecimiento, con escamas y catafilos.

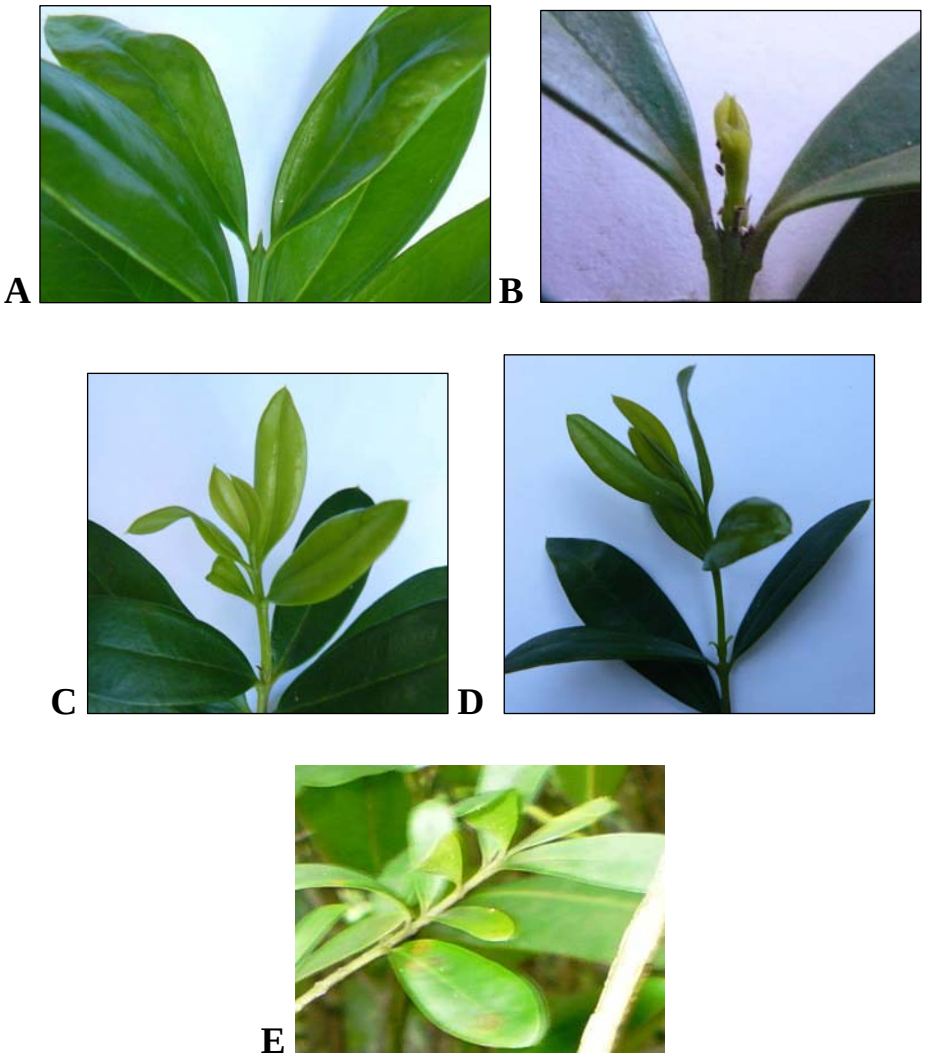


Figure 19. A-E: Secuencia de desarrollo de una unidad de crecimiento en *Buxus vahlii*.

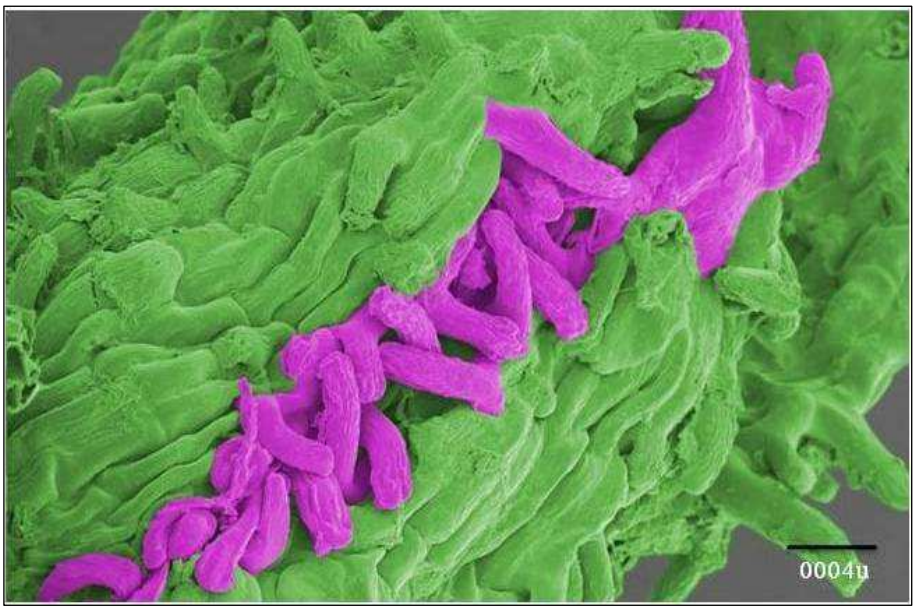


Figura 20. Estructuras de cierre en una yemas lateral de *Buxus vahlii.*

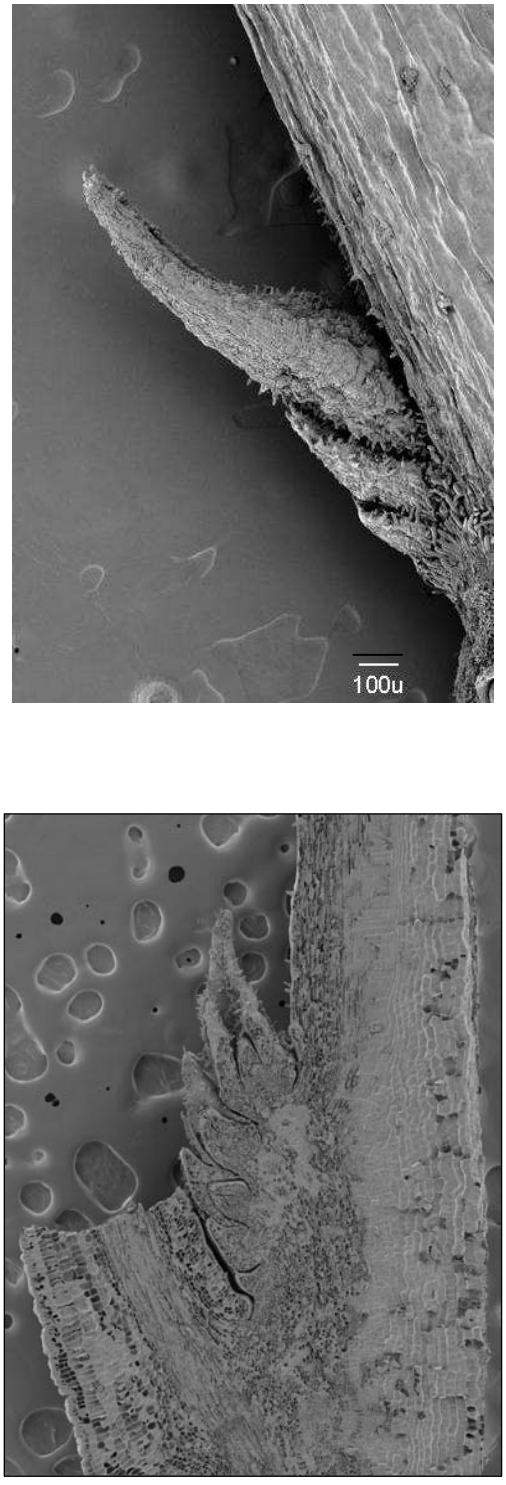


Figura 21. Series de yemas laterales de *Buxus vahlii* (MER).

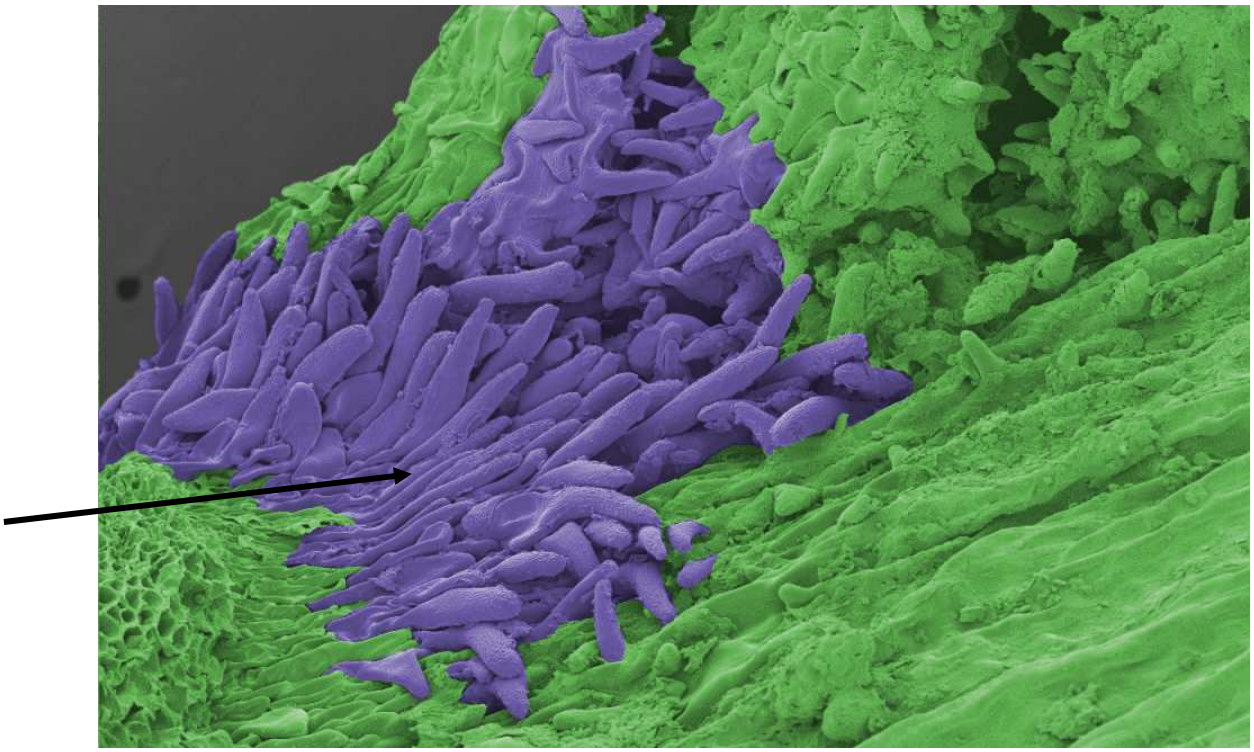


Figura 22. Tricomas que protegen la base de las yemas laterales (flecha).

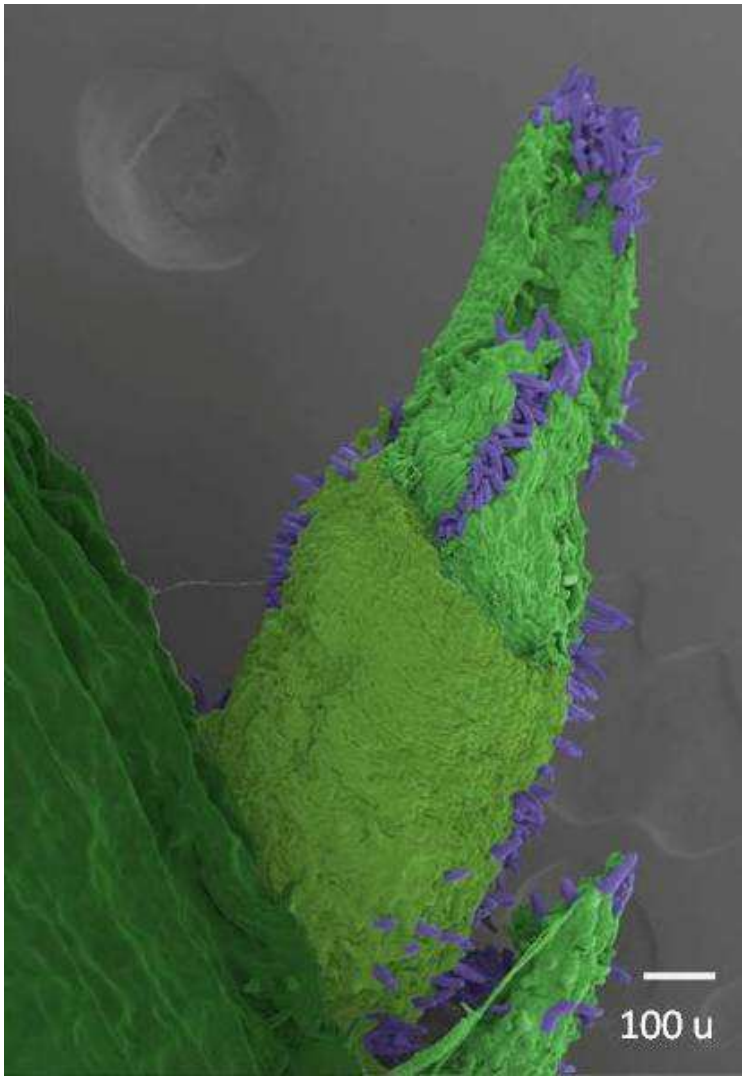


Figura 23. Formación de una rama proléptica a partir de una yema lateral en *Buxus vahlii* (MER).

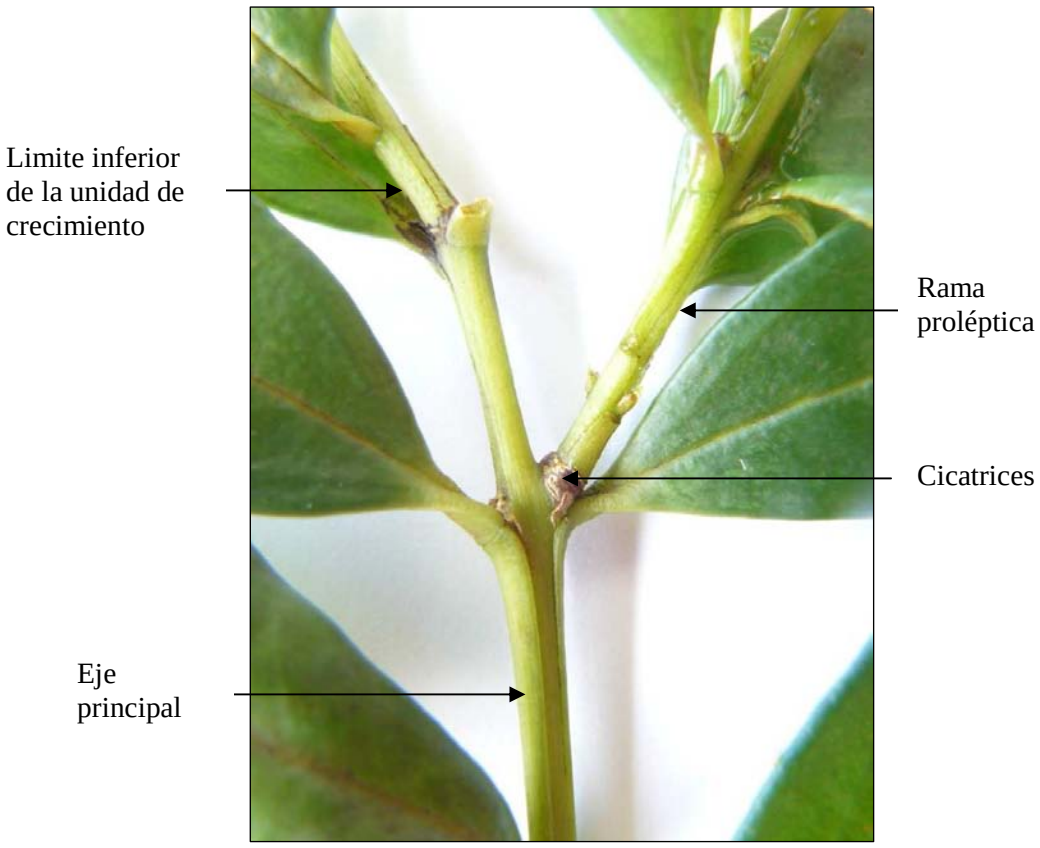


Figure 24. Ramificación acrotónica en *Buxus vahlii*.

A

B

Figura 25. Posición de estructuras reproductivas. Flores y eje floral mostrando crecimiento determinado. Material de herbario obtenido de MAPR, Universidad de Puerto Rico – Recinto de Mayagüez. A: *G. Carrero R.* 161. B: *A. González M & R. Seda* 2292

Figura 26. Reiteración en *Buxus vahlii*.

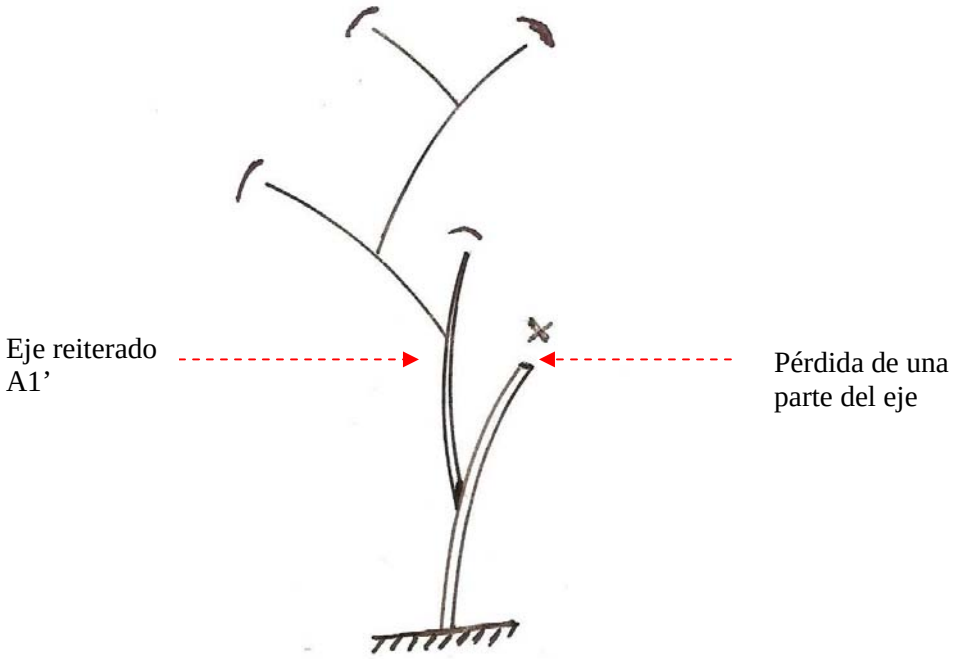
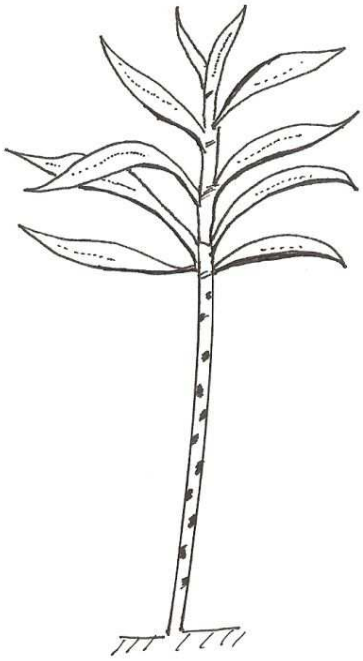


Figura 27. Reiteración traumática.



A

B

C

Figura 28. Plántula, Fase 1. A: Iconografía de plántula de *Buxus vahlii*. B: Diagrama arquitectónico estructural. El arco en la parte superior del diagrama representa el eje foliar. C: fotografía de la planta en su hábitat.

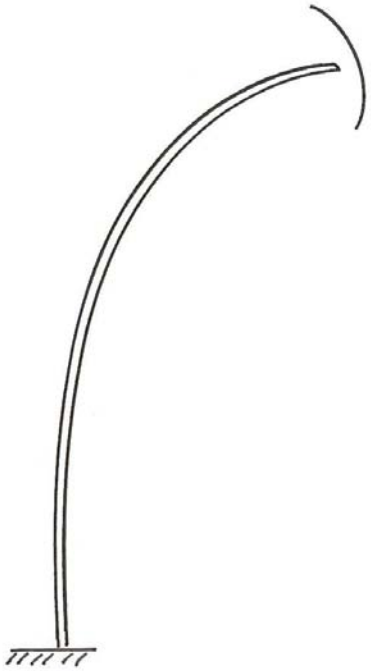


Figura 29 Diagrama arquitectónico de una plántula *Buxus vahlii* en Fase 2. Note como el eje se curva en su parte distal.

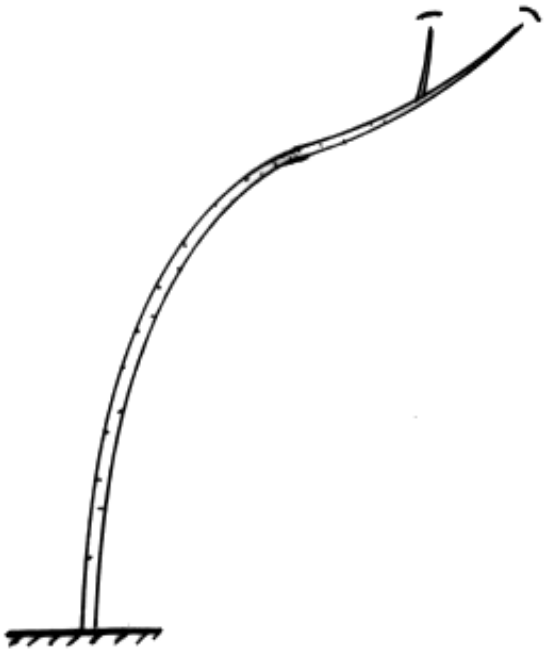


Figura 30. Diagrama arquitectónico de una plántula de *Buxus vahlii* en Fase 3. Note la primera ramificación acrotónica.

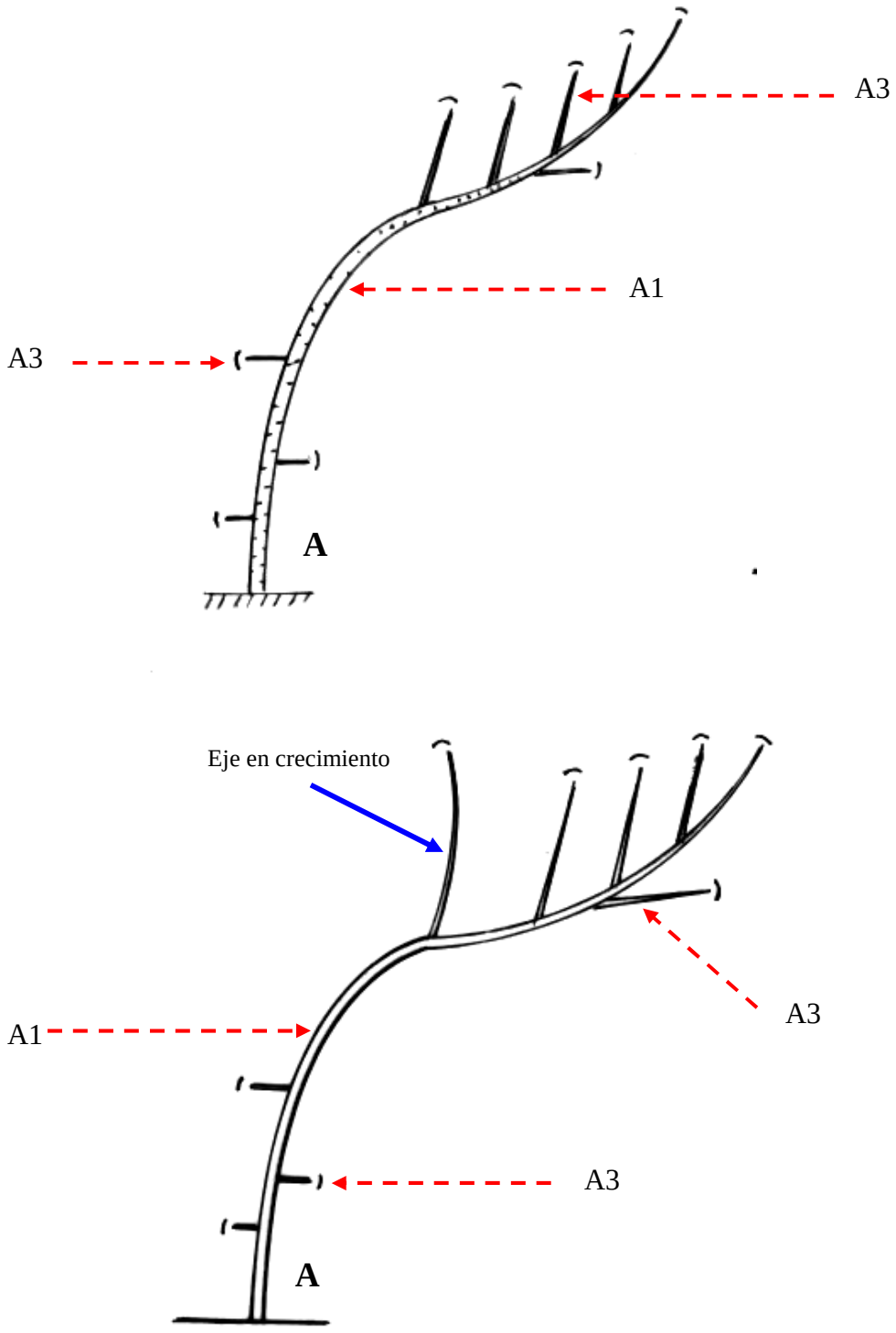


Figura 31. Diagrama arquitectónico de una plántula de *Buxus vahlii* en Fase 3. A: Surgimiento de nuevos ejes (flechas discontinuas). B: Desarrollo del eje más proximal (flecha continua)

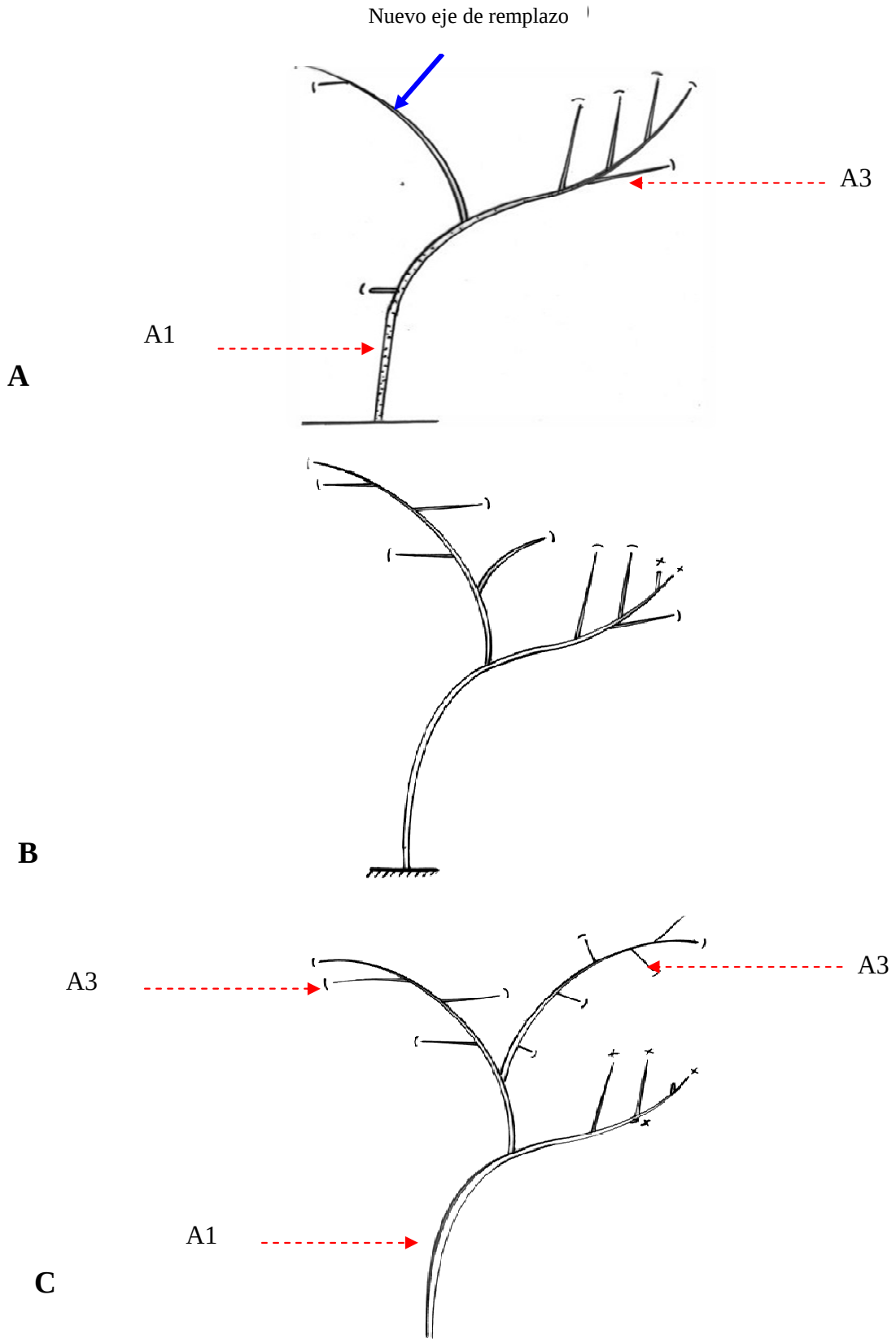


Figura 32. Diagrama arquitectónico de una plántula de *Buxus vahlii* en Fase 3. A, B y C: Desarrollo del segundo eje mixto. X= ejes muertos

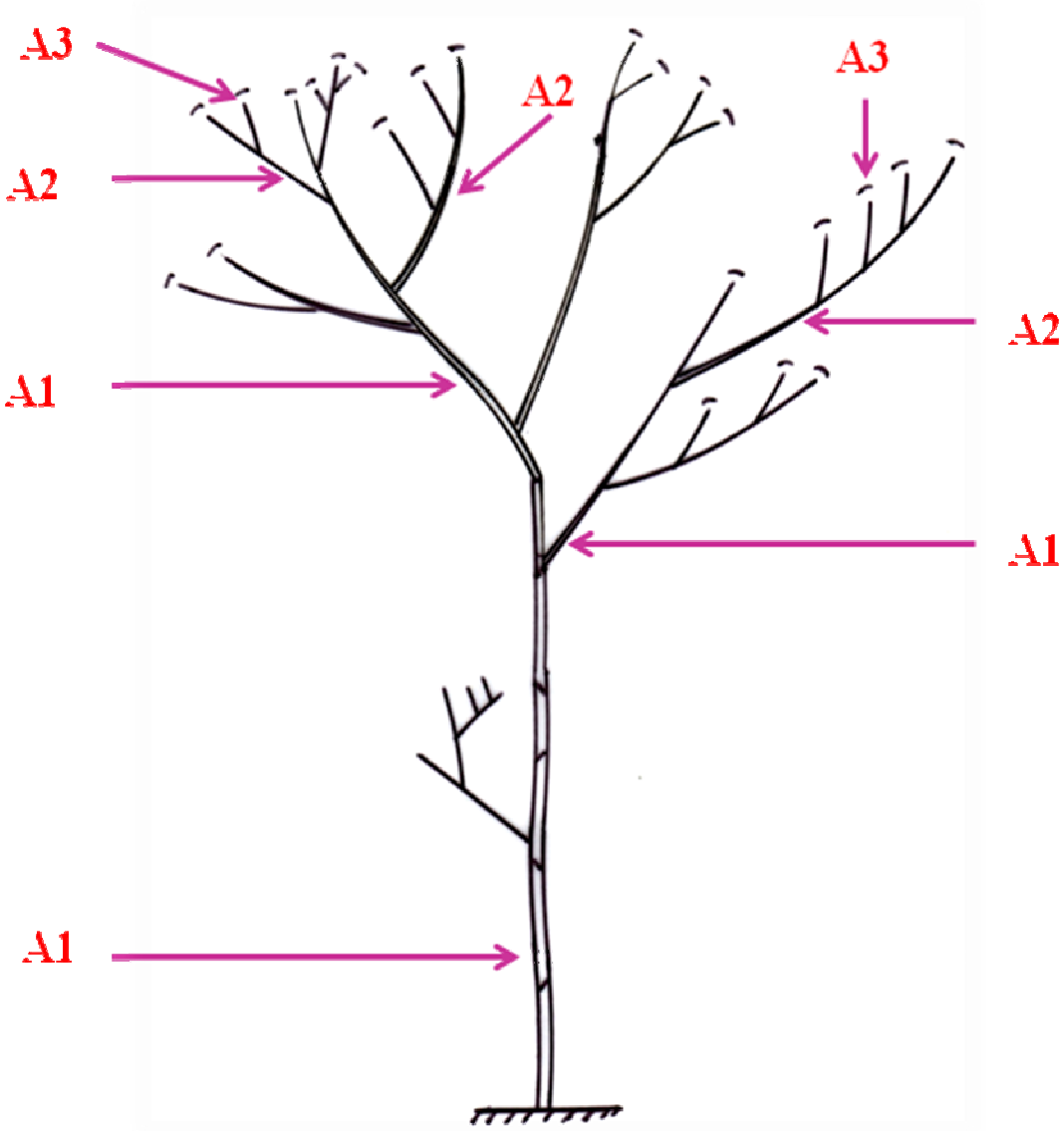


Figura 33. Diagrama arquitectónico de una planta juvenil. Las letras en mayúscula representan las diferentes categorías de ejes. X= ejes muertos.

Figura 34. Corteza del tronco de *Buxus vahlii*.

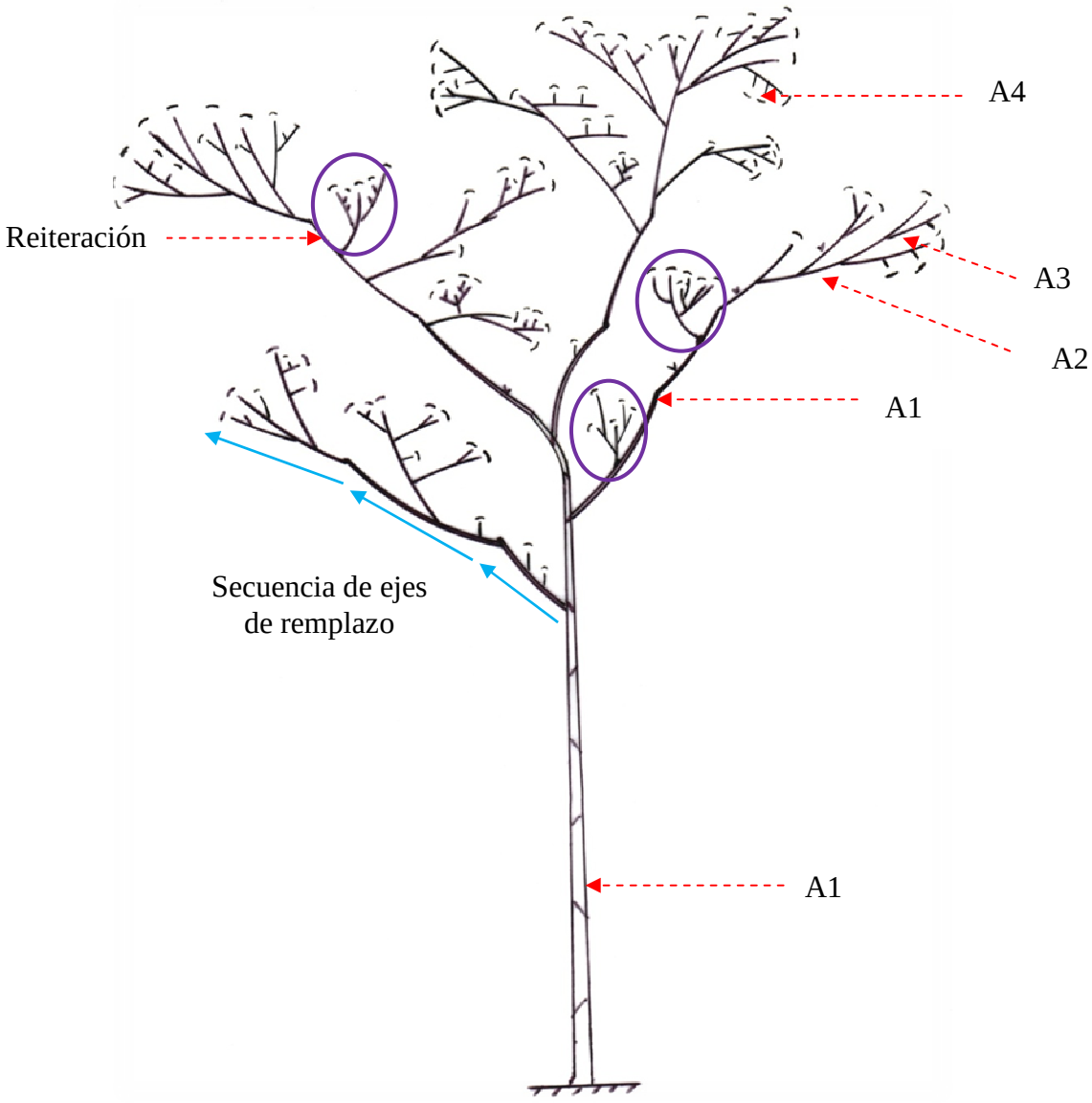


Figura 35. Árbol del presente. Los círculos representan las reiteraciones.

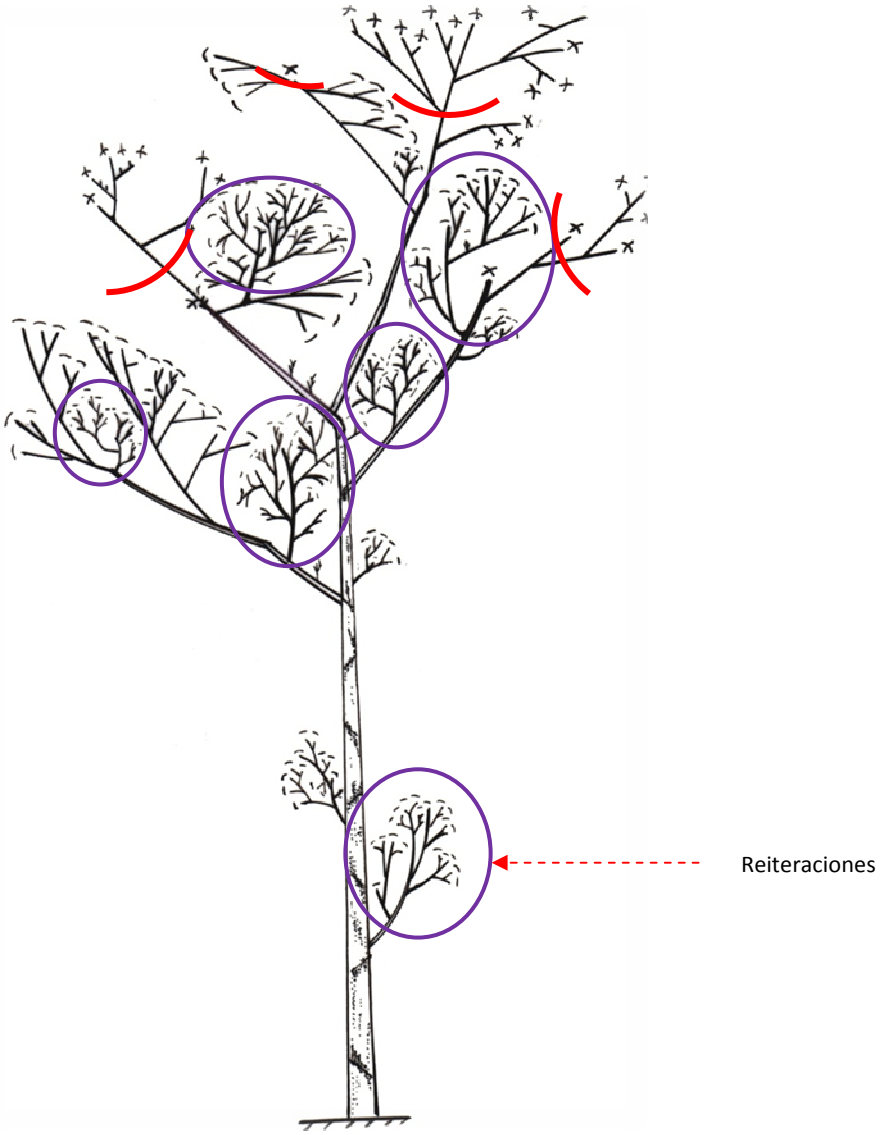


Figura 36. Árbol del pasado. Note como el árbol presenta gran cantidad de ejes muertos (X) en su copa. Se presentan reiteraciones prolépticas en el tronco del árbol.

Figura 37. Densidad de plantas en el bosque de Rincón. Note como existe espacios entre las especies que conforman el sotobosque. También es posible apreciar la visibilidad y la radiación solar que llega hasta el piso del bosque.

Figura 39. Densidad de plantas en el bosque de Guajataca. Note la poca disponibilidad de esapacios en el sotobosque. Hasta el suelo del sotobosque llega poca radiación solar en comparación con el dosel.

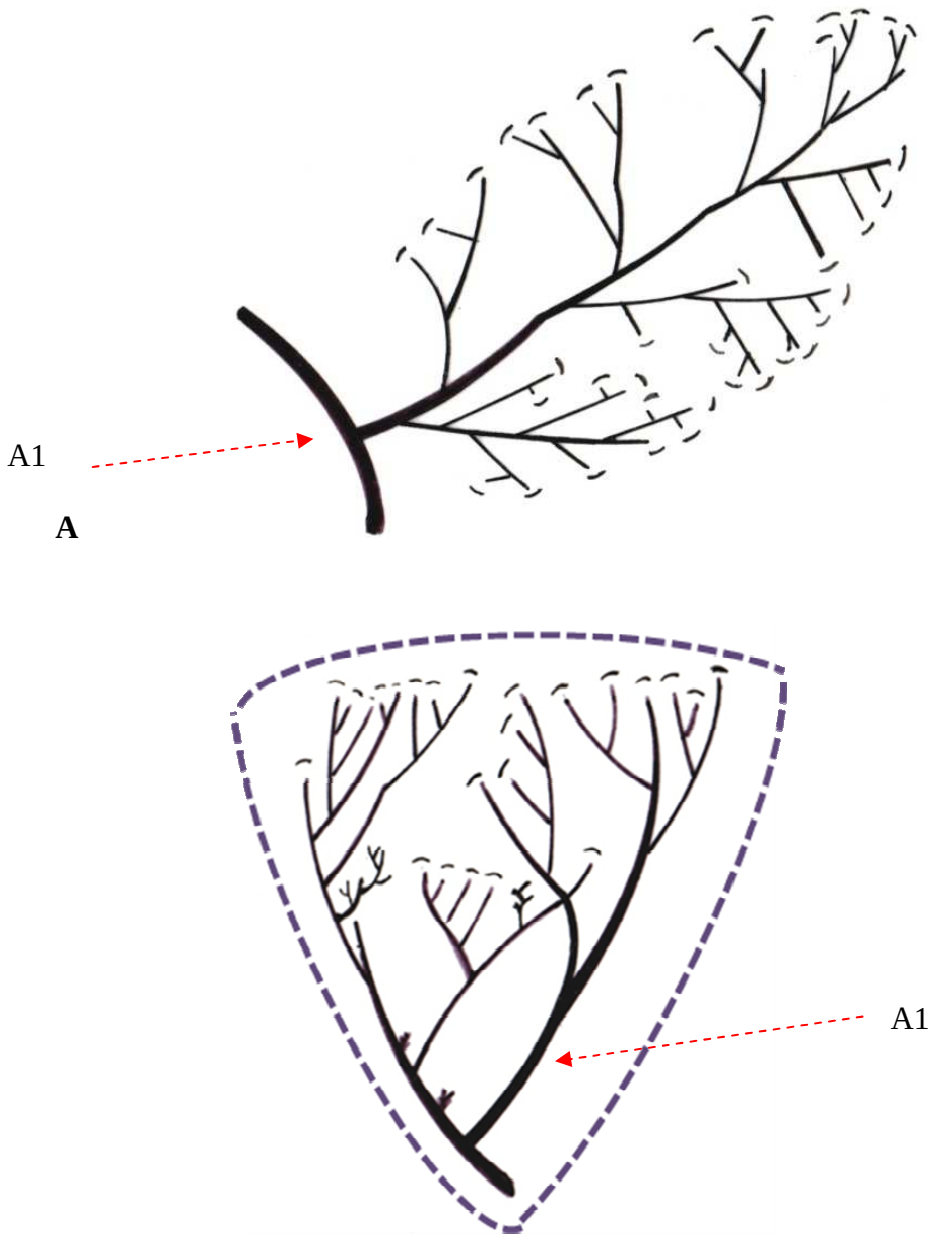


Figura 39. Formas de la copa de *Buxus vahlii*. A: Bosque de Rincón. B: Bosque de Guajataca.

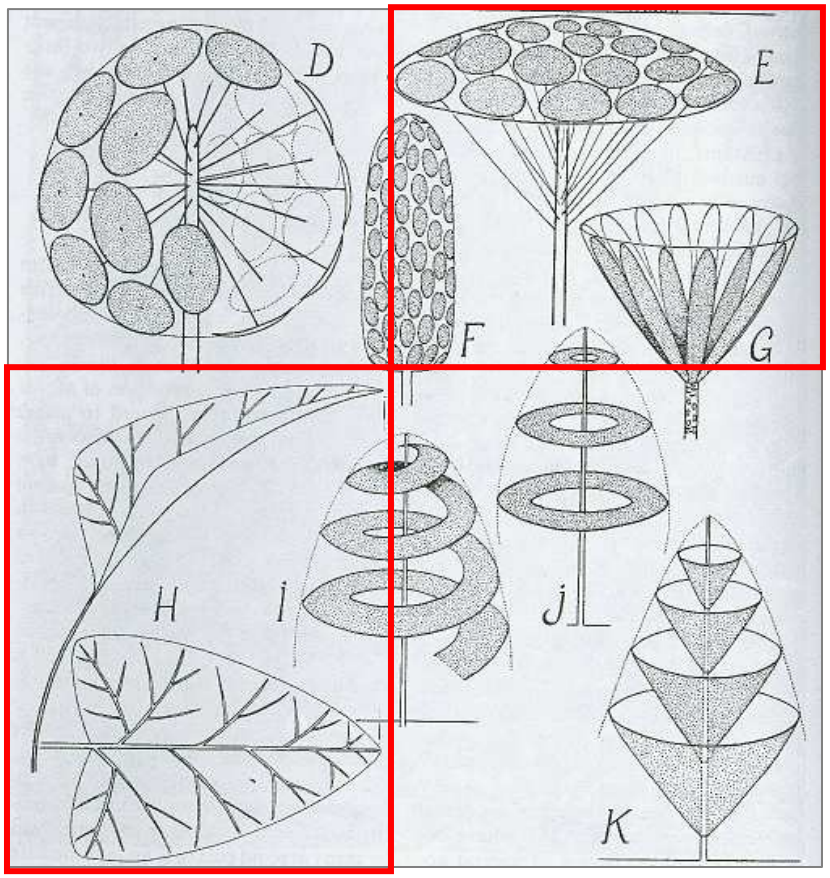


Figura 40. Formas de copa según los modelos de Hallé *et al.* (1978). En Rincón *Buxus vahlii* exhibe el modelo H (Superficie Laminar); en Guajataca la especie presenta una combinación de los modelos E (Copa) y G (Embudo).

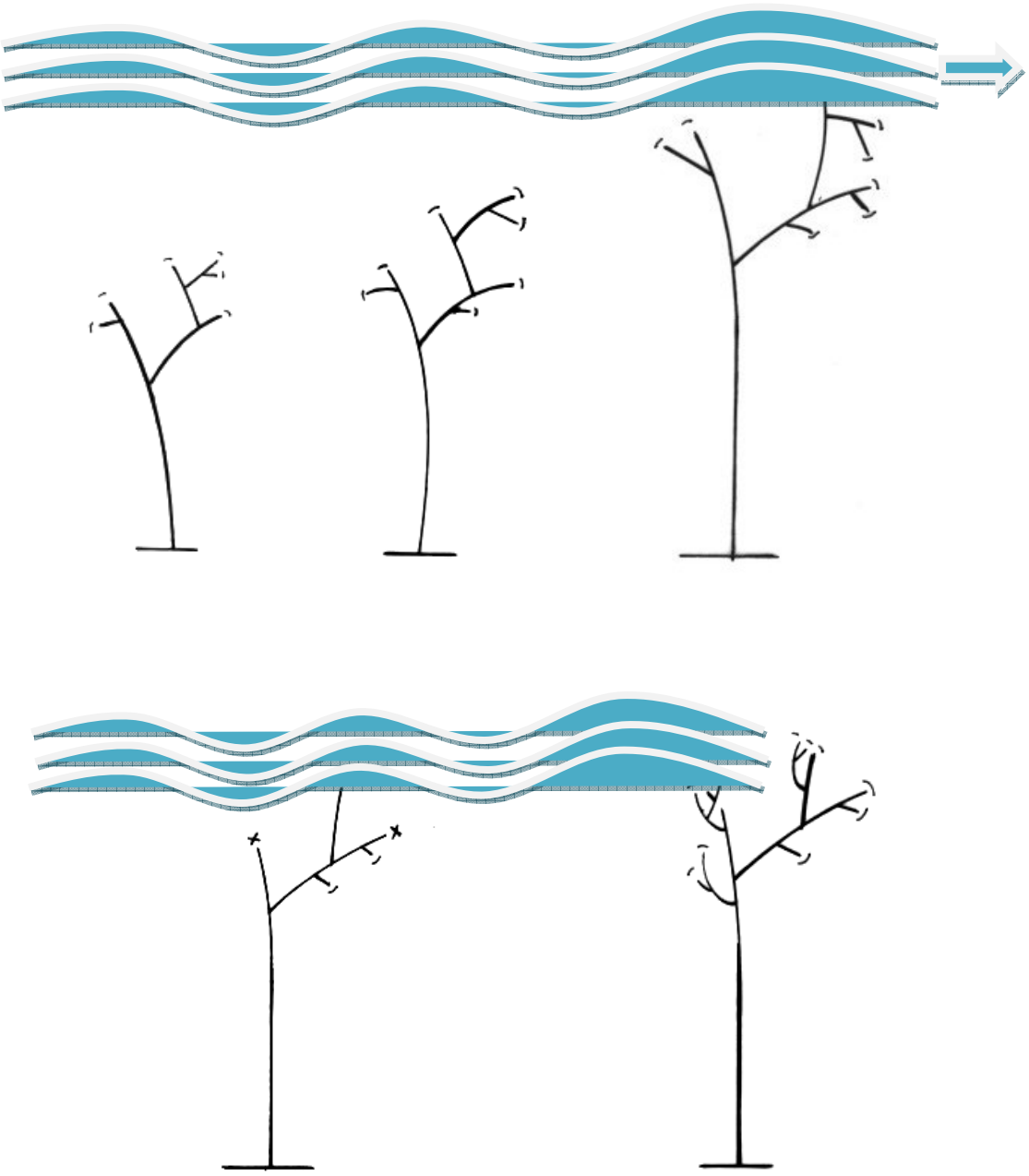


Figura 41. Acción del viento sobre la copa de los arboles. Note el cambio de dirección en el eje principal y la formación de reiteraciones adaptativas en la copa.

APÉNDICE A

Glosario

Esta sección proporciona la lista términos usados en arquitectura arbórea que se aplicaron en este estudio. Las definiciones siguen a Hallé *et al*. (1978) y Bell (1999).

Acrotonía: Producción de vástagos o ramificaciones hacia la parte distal del eje principal

Arquitectura: Es la expresión genética, morfológica y visible del desarrollo y crecimiento de una planta.

Basitonía: Producción de vástagos o ramificaciones hacia la parte proximal o basal del eje principal.

Catafilo: Hoja vestigial en la base de un eje

Cladoptosis: Pérdida de alguna parte de la planta por autopoda.

Decusada: Disposición de las hojas en pares sobre un eje. Cada par de hojas forma un Angulo recto con el par que le sigue.

Eje: Es la estructura de soporte de un órgano o complejo de órganos, tales como tronco, eje foliar, eje floral etc.

Eje epicotiledonario: Corresponde a la sección del eje que crece encima de los cotiledones, después de la geminación.

Hapaxántico: Es un eje floral o frutal, que se desarrolla con crecimiento determinado.

Jerárquico: Patrón de organización, en el que todos los ejes del árbol están correlacionados y diferenciados.

Mesotonía: Producción de vástagos o ramificaciones hacia la parte media del eje principal.

Modelo: Programa generalizado de crecimiento, el cual determina el cual determina las fases arquitectónicas del árbol.

Monopodio: Un eje que se establece por un meristemo único e indeterminado.

Ortotropia: Crecimiento de un eje en el cual, la disposición foliar y la gravedada produce una dirección de crecimiento vertical. Se presentan simetría radial en sus ejes.

Plagiotropia: Crecimiento de un eje en el cual, la disposición foliar y la gravedad produce una dirección de crecimiento horizontal u oblicuo. Se presenta simetría dorsiventral en sus ejes.

Pleonántico: Es un eje floral o frutal, que se desarrolla con crecimiento indeterminado.

Poliárquico: Patrón de organización del árbol, en el que todos los ejes son equivalentes y funcionalmente independientes.

Prolepsis: Desarrollo de una rama lateral sólo después de un periodo de latencia de la yema lateral.

Ramificación: Es la aparición o la secuencia en la aparición de las ramas que están determinadas por el modelo arquitectónico.

Rebrote: Corresponde a un tipo de crecimiento primario rápido que ocurre en los vástagos. Usualmente el color de las hojas durante este evento contraste con el follaje existente.

Reiteración: Producción de vástagos fuera de la expresión normal del modelo arquitectónico de un árbol. Las reiteraciones se pueden generar por factores ambientales, como una respuesta ante daños parciales o totales y como parte de la construcción de la copa de los árboles.

Silepsis: Desarrollo de una rama lateral sin un periodo de latencia.