

Revista mexicana de ciencias forestales

ISSN: 2007-1132

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas
y Pecuarias

Camacho Moreno, Eleonora; López Ortiz, Silvia; Olguín Palacios, Carlos; Suárez
Islas, Alfonso; Valdez Hernández, Juan Ignacio; Pineda Herrera, Elizandro
Fenología y arquitectura arbórea de *Calyptranthes schiedeana* O.Berg, *Lysiloma acapulcense*
(Kunth) Benth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson en agroecosistemas de Veracruz
Revista mexicana de ciencias forestales, vol. 8, núm. 40, Marzo-Abril, 2017, pp. 19-36
Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=63454557003>

Cómo citar el artículo

Número completo

Más información del artículo

Página de la revista en redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



Artículo / Article

Fenología y arquitectura arbórea de *Calypttranthes schiedeana* O.Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson en agroecosistemas de Veracruz

Phenology and tree architecture of *Calypttranthes schiedeana* O.Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth and *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson in agroecosystems of Veracruz

Eleonora Camacho Moreno¹, Silvia López Ortiz¹, Carlos Olguín Palacios¹, Alfonso Suárez Islas², Juan Ignacio Valdez Hernández³ y Elizandro Pineda Herrera⁴

Resumen

Se estudió la fenología y arquitectura de *Calypttranthes schiedeana*, *Lysiloma acapulcense* y *Tabebuia chrysantha*, especies de selva baja caducifolia, con importancia cultural y potencial para la agroforestería. Se seleccionaron 10 árboles de cada taxón dispersos dentro de agroecosistemas de Veracruz, México; y se observó su fenología con una periodicidad de 14 días (febrero 2014-marzo 2015). Se registraron cambios en: 1) formación de yemas florales, 2) floración, 3) fructificación, 4) dispersión de semillas, 5) presencia, 6) caída, y 7) brote de hojas; los cuales se relacionaron con la temperatura y precipitación. En marzo del 2014 se evaluó la arquitectura arbórea y se definió el tipo de crecimiento. La fenología de los taxa correspondió con la característica de selva baja caducifolia; aunque *L. acapulcense* tendió a mantener hojas durante mayor tiempo y fructificar cuando la humedad en el suelo fue menor. *C. schiedeana* requirió de precipitación para desarrollar yemas foliares ($r = 0.60$, $P = 0.0004$); mientras que su formación en *T. chrysantha* dependió del descenso en la temperatura ($r = 0.58$, $P = 0.0008$). La fructificación en *L. acapulcense* fue disminuyendo con temperaturas bajas ($r = -0.90$, $P < 0.0001$), esta última también destacó por su copa situada a mayor altura ($P < 0.0001$), más grande ($P < 0.0001$) y con ramas más largas ($P < 0.0001$); además, adoptó el modelo de crecimiento Troll; *T. chrysantha* presentó el modelo Leeuwenberg y *C. schiedeana* el de Attims. Se concluye que las tres especies tienen distintos patrones fenológicos y modelos arquitectónicos, pero pueden adaptarse a sistemas agroforestales asociándolos a cultivos.

Palabras clave: Árboles multipropósito, floración, fructificación, modelo arquitectónico, selva baja caducifolia, sistemas agroforestales.

Abstract

This paper describes a study of the phenology and tree architecture of *Calypttranthes schiedeana*, *Lysiloma acapulcense* and *Tabebuia chrysantha*, species of the low deciduous forest with a cultural importance and a potential for agroforestry. Ten trees of each of these taxa dispersed within the agroecosystems of Veracruz, Mexico, were selected, and their phenology was observed every 14 days (from February 2014 to March 2015). Changes occurred in: 1) the development of floral buds, 2) flowering, 3) fruiting, 4) seed dispersal, 5) presence, 6) fall, and 7) shooting of leaves, all of them related to temperature and precipitation. In March 2014 the tree architecture was assessed, and the type of growth was determined. The phenology of the taxa was characteristic of the low deciduous forest, although *L. acapulcense* tended to keep its leaves for a longer time and to fruit with lower levels of soil moisture. *C. schiedeana* required precipitation in order to form leaf buds ($r = 0.60$, $P = 0.0004$), while the development of these depended on the decrease of temperature ($r = 0.58$, $P = 0.0008$). Fruiting in *L. acapulcense* diminished gradually with lower temperatures ($r = -0.90$, $P < 0.0001$); this species was also prominent for its higher, larger crown with longer branches; besides, it adopted the Troll growth model, while *T. chrysantha* exhibited the Leeuwenberg model, and *C. schiedeana*, the Attims model. It is concluded that the three species have different phenologic patterns and architectural models, but they can all adapt to agroforestry systems by being associated to crops.

Key words: Multipurpose trees, flowering, fruiting, architectural model, low deciduous forest, agroforestry systems.

Fecha de recepción/Reception date: 29 de julio de 2016; Fecha de aceptación/Acceptance date: 9 de enero de 2017.

¹ Programa Agroecosistemas Tropicales, Colegio de Postgraduados, México. Correo-e: eleonora.moreno@colpos.mx

² Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

³ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, México.

⁴ Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, México.

Introducción

Los árboles de uso múltiple se cultivan para hacer más de una aportación significativa a las funciones de producción y de servicio en los agroecosistemas. Existe una gran diversidad de estas especies nativas distribuidas en distintas regiones ecológicas, con gran valor cultural para la sociedad (Aguilar y Condit, 2001). Sin embargo, implementar taxa locales en sistemas agroforestales conlleva la necesidad de conocer sus características: fenología, hábitos y forma de crecimiento (Wood y Burley, 1995), capacidad productiva, capacidad para reciclar nutrientes, fijación de nitrógeno, resistencia a plagas y enfermedades, así como la preferencia de los productores que las usarán (Huxley, 1983; Owino, 1992).

La fenología de las especies es útil para decidir el manejo del dosel que asegure la producción; además, se busca que este provea niveles variables de sombra durante el año, en forma sincronizada con el ciclo fenológico de los cultivos (Somarriba, 2005). La arquitectura es otro aspecto importante cuando se implementan sistemas agroforestales, porque la forma y características de la copa definen cómo crecerá el árbol, su eficiencia en la producción de madera (Sestras, 2004), y de los cultivos asociados (Beer *et al.*, 2003).

En el centro de Veracruz, las selvas baja y mediana presentan disturbios a causa de la agricultura y ganadería (Pennigton y Sarukhán, 2005; Gómez *et al.* 2010); y para su restauración, se ha propuesto implementar sistemas agroforestales con especies nativas multipropósito. Algunas de las importantes en estos ecosistemas son *Calypttranthes schiedeana* O. Berg (Myrtaceae), *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth (Fabaceae) y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson (Bignoniaceae); características de vegetación secundaria y notables en bosques maduros. Tienen alta importancia cultural y también son fundamentales para la vida silvestre, aunque, actualmente son escasas en la región (Suárez *et al.*, 2012).

Aun, si se reconoce la relevancia de plantar árboles nativos, se cuenta con información escasa sobre su ecología, biología y rendimiento; por lo tanto, las opciones de árboles para la restauración y la industria forestal son limitadas (Condit *et al.*, 1993; Wishnie *et al.*, 2007). Dada la necesidad de conocer la vegetación originaria de la región con potencial para integrarse en sistemas agroforestales, el presente estudio tuvo como objetivo describir los patrones fenológicos y la arquitectura arbórea de *C. schiedeana*, *L. acapulcense* y *T. chrysantha* dentro de agroecosistemas con árboles dispersos y aglomerados en potreros, parcelas agrícolas y cercos vivos, donde se pueden evaluar sus características en condiciones similares a las prevalecientes en los sitios para su posible establecimiento en sistemas agroforestales.

Introduction

Multipurpose trees are cultivated in order to make more than one significant contribution to the production and service functions within agroecosystems. A wide diversity of these native species, which have a high cultural value for society, are distributed in various ecological regions (Aguilar and Condit, 2001). However, the implementation of local taxa in agroforestry systems requires knowledge of their characteristics: phenology, habits and form of growth (Wood and Burley, 1995), productive capacity, ability to recycle nutrients, nitrogen fixation, resistance to pests and diseases, and the preference of the producers that will use it (Huxley, 1983; Owino, 1992).

The phenology of species is helpful to make decisions regarding the appropriate canopy management to ensure production; furthermore, the canopy is intended to provide varying levels of shade throughout the year in synchronization with the phenological cycle of the crops (Somarriba, 2005). Tree architecture is another important aspect when agroforestry systems are implemented, because the shape and characteristics of the crown determine the way in which the tree will grow, as well as its efficiency in the production of timber (Sestras, 2004) and that of the associated crops (Beer *et al.*, 2003).

Disturb occurs in the low and medium rainforests of central Veracruz as a result of agriculture and stockbreeding (Pennigton and Sarukhán, 2005; Gómez *et al.* 2010); the implementation of agroforestry systems with multipurpose native species has been proposed in order to restore them. Some of the main species in these ecosystems --*Calypttranthes schiedeana* O. Berg (Myrtaceae), *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth (Fabaceae) and *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson (Bignoniaceae)-- are characteristic of secondary vegetation and are prevalent in mature forests. They have a high cultural importance and are also essential for wild life, although they are scarce in the region at present (Suárez *et al.*, 2012).

Although the relevance of planting native trees is recognized, there is little information regarding their ecology, biology and performance; therefore, the options of trees for restoration purposes and for the forestry industry are limited (Condit *et al.*, 1993; Wishnie *et al.*, 2007). Given the need to become familiar with the native vegetation of the region that has a potential to become integrated into agroforestry systems, the purpose of the present study is to describe the phenological patterns and the tree architecture of *C. schiedeana*, *L. acapulcense* and *T. chrysantha* within agroecosystems with dispersed and clustered trees in pasturelands, agricultural plots and living fences where their characteristics may be assessed in similar conditions to those that prevail in the sites for their potential establishment in agroforestry systems.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en diversas localidades ubicadas dentro del municipio Paso de Ovejas, Veracruz (19°11'58.27"-19°12'54.18" N, 96°25'25.28"-96°30'46.29" O), en un intervalo altitudinal de 84 a 203 m, con 24 °C temperatura media anual y 973 mm de precipitación anual (Inegi, 2009). El tipo de vegetación corresponde a una selva baja caducifolia, importante por su estructura, diversidad florística, y el número de especies en peligro (Castillo-Campos, 2005).

Se consideraron *T. chrysantha*, *L. acapulcense* y *C. schiedeana*, pertenecientes al grupo de plantas heliófitas (Pennigton y Sarukhán, 2005); se eligieron por su importancia cultural y su escasez dentro de la zona de estudio (Bautista, 2009; Suárez *et al.*, 2012). De cada especie se eligieron 10 individuos maduros dentro de 14 sitios de uso agropecuario (superficies de 0.5 a 30 ha), seleccionados en un radio de aproximadamente de 18 km. Los árboles evaluados se ubicaban en cercos vivos, dispersos en potreros y parcelas agrícolas, o en bosquetes asociados a otros taxa.

Registro de fenofases y arquitectura arbórea

La fenología se evaluó cada 14 días, de febrero 2014 a marzo 2015. Se registraron los cambios en las fases fenológicas: 1) formación de yemas florales, 2) floración, 3) fructificación, 4) dispersión de semillas, 5) presencia de hojas, 6) caída de hojas y 7) brote de hojas (Milla *et al.* 2009; Pineda-Herrera *et al.* 2012). En cada ejemplar se consignó el avance de las etapas fenológicas en una escala de 0 al 100 en cinco intervalos: 0, 1-25, 26-50, 51-75 y 76-100 % (Pineda-Herrera *et al.*, 2012).

Se determinó la arquitectura arbórea en 20 ejemplares fustales por especie (DAP > 2.5 cm), localizados en los sitios descritos (algunos fueron los mismos que se incluyeron en la parte de fenología). Para establecer el contexto dendométrico de la arquitectura, se midió el diámetro del fuste (1.3 m de la base), diámetro de copa (Bahco, cinta métrica de 30 m), altura de copa y altura total (clinómetro 360, marca Brunton). Se definió el modelo arquitectónico de las tres especies de acuerdo a las propuestas de Hallé *et al.* (1978) e Interián-Ku *et al.* (2009). Se valoró cualitativamente el crecimiento del eje principal por su patrón (monopódico o simpódico) y forma (determinado o indeterminado); la ramificación, por su orientación y simetría (ortotrópico o plagiotrópico); el ángulo de inserción de ramas (ascendente de 16 a 45° o difuso de 46 a 75°); la longitud de ramas (largas o cortas); las estructuras reproductivas por su posición (axilar o apical); las reiteraciones de las ramas (total o parcial, adaptativa o traumática); y el ángulo de inserción, así como la longitud de ramas *Image Tool* versión 3.0 (IT, 2002).

Materials and Methods

The study was carried out in various localities of the Paso de Ovejas municipality, Veracruz (19°11'58.27"-19°12'54.18" N, 96°25'25.28"-96°30'46.29" W), between the altitudes of 84 and 203 masl, with a mean annual temperature of 24 °C and an annual precipitation of 973 mm (Inegi, 2009). The vegetation in this area is a low deciduous forest, and its importance is derived from its structure, floral diversity and number of endangered species (Castillo-Campos, 2005).

T. chrysantha, *L. acapulcense* and *C. schiedeana* --belonging to the group of heliophytes-- were considered (Pennigton and Sarukhán, 2005); they were selected for their cultural importance and their scarcity in the study area (Bautista, 2009; Suárez *et al.*, 2012). Ten mature individuals of each species were chosen in 14 sites used for agriculture and stockbreeding (surface areas of 0.5 to 30 ha), selected within a radius of approximately 18 km. The assessed trees were located in living fences, dispersed in pasturelands and agricultural plots or in copses, in association with other taxa.

Register of phenophases and tree architecture

The phenology was assessed every 14 days, from February 2014 to March 2015. The following changes in the phenological phases were registered: 1) development of floral buds, 2) flowering, 3) fruiting, 4) seed dispersal, 5) presence of leaves, 6) falling of leaves, and 7) shooting of leaves (Milla *et al.* 2009; Pineda-Herrera *et al.* 2012). The progress of phenological stages was recorded based on a 0 to 100 scale in five intervals: 0, 1-25, 26-50, 51-75 and 76-100 % (Pineda-Herrera *et al.*, 2012).

The tree architecture was determined in 20 stem specimens for each species (DBH > 2.5 cm), located in the sites described above (some of which were also included in the phenology part). In order to establish the dendometric context of the architecture, the stem diameter (at 1.3 m from the base), crown diameter (30 m Bahco measuring tape), crown height and total height were measured using (360 Brunton clinometer). The architectural model of the three species was determined as suggested by Hallé *et al.* (1978) and Interián-Ku *et al.* (2009). The growth of the main axis was qualitatively assessed based on its (monopodial or sympodial) pattern and its (determined or undetermined) shape; the branching was assessed based on its (orthotropic or plagiotropic) orientation and symmetry; the branch insertion angle (upward, of 16 to 45°, or diffused, of 46 to 75°); the length of the branches (long or short); the reproductive structures by (axillary or apical) position; the (total or partial, adaptive or traumatic) reiterations of the branches, and the insertion angle and length of the branches, *Image Tool* version 3.0 (IT, 2002).

Como parte de la arquitectura, también se midieron los ángulos de inserción de las hojas con un transportador, y el área foliar (*Portable Area Meter* LI-3000C). Se tomaron en cuenta atributos del contorno, cobertura y arquitectura (forma, segmentación, división y profundidad) de las copas (Trichon, 2001). Adicionalmente, se estimó la densidad del follaje en 10 individuos por taxón, en la época de lluvias (LAI-2000, LI-COR Biosciences); y la cobertura del suelo bajo y fuera de la copa para cuantificar el grado en que la sombra de cada especie modifica la cobertura del suelo (Bonham, 1989).

Análisis de datos

Se calculó el promedio de ocurrencia de cada etapa fenológica por especie, fecha de muestreo (catorcenalmente) y se graficaron. Se obtuvieron coeficientes de correlación paramétrica de Pearson con los valores de las fenofases, la precipitación acumulada y temperatura media del aire (del periodo correspondiente de 14 días). Después de verificar la distribución normal de las variables, se efectuaron análisis de varianza que incluyeron el efecto de especie, de árbol, mediante el procedimiento GLM y pruebas de medias LS Means ajustadas a Tukey, con SAS (SAS, 2010).

Resultados

Fenología de las especies

Calyptanthus schiedeana mantuvo hojas a lo largo del año, mostró rápida formación de yemas foliares en mayo, hasta cubrir su copa completamente en junio. La caída de hojas inició en enero y se intensificó en abril y mayo. Una vez que el árbol revistió su copa de follaje, comenzó a formar rápidamente yemas florales durante junio, para empezar a fructificar, en forma lenta en julio, e intensificarse en octubre, lo que coincidió con una mayor dispersión de frutos (Figura 1). La precipitación fue necesaria para que esta especie formara yemas foliares ($r = 0.60$, $P = 0.0004$), y la temperatura influyó en la fructificación ($r = 0.46$, $P = 0.0108$).

As part of the architecture, the insertion angles of the leaves were also measured, using a protractor, and so was the leaf area (*Portable Area Meter* LI-3000C). Attributes of the outline, cover and architecture of the crowns (i.e. form, segmentation, division and depth) were taken into account (Trichon, 2001). In addition, the density of the foliage (LAI-2000, LI-COR Biosciences), the low-ground cover and the cover outside the crown were estimated in 10 individuals of each taxon during the rainy season, in order to quantify the degree in which the shade shed by each species modifies the soil cover (Bonham, 1989).

Data analysis

The average occurrence of each phenophase per species was estimated and charted by (fortnightly) sampling date. Pearson's parametric correlation coefficients were calculated using the values of the phenophases, the accumulated precipitation and the mean temperature of the air (for the corresponding 14-day period). After verifying the normal distribution of the variables, variance analyses, including the species effect of the tree, were carried out using the GLM procedure, and LS Means tests adjusted to Tukey, utilizing the SAS software (SAS, 2010).

Results

Phenology of the species

Calyptanthus schiedeana kept its leaves throughout the year, showing a rapid development of leaf buds in May, until its crown was completely covered in June. The falling of the leaves began in January and became more intense in April and May. Once the tree crown was covered with foliage, it soon began to develop floral buds, in June, and to fruit slowly, in July; the fruiting became more intense in October, with increased fruit dispersal (Figure 1). The precipitation was necessary for this species to develop leaf buds ($r = 0.60$, $P = 0.0004$), and the temperature influenced the fruiting ($r = 0.46$, $P = 0.0108$).



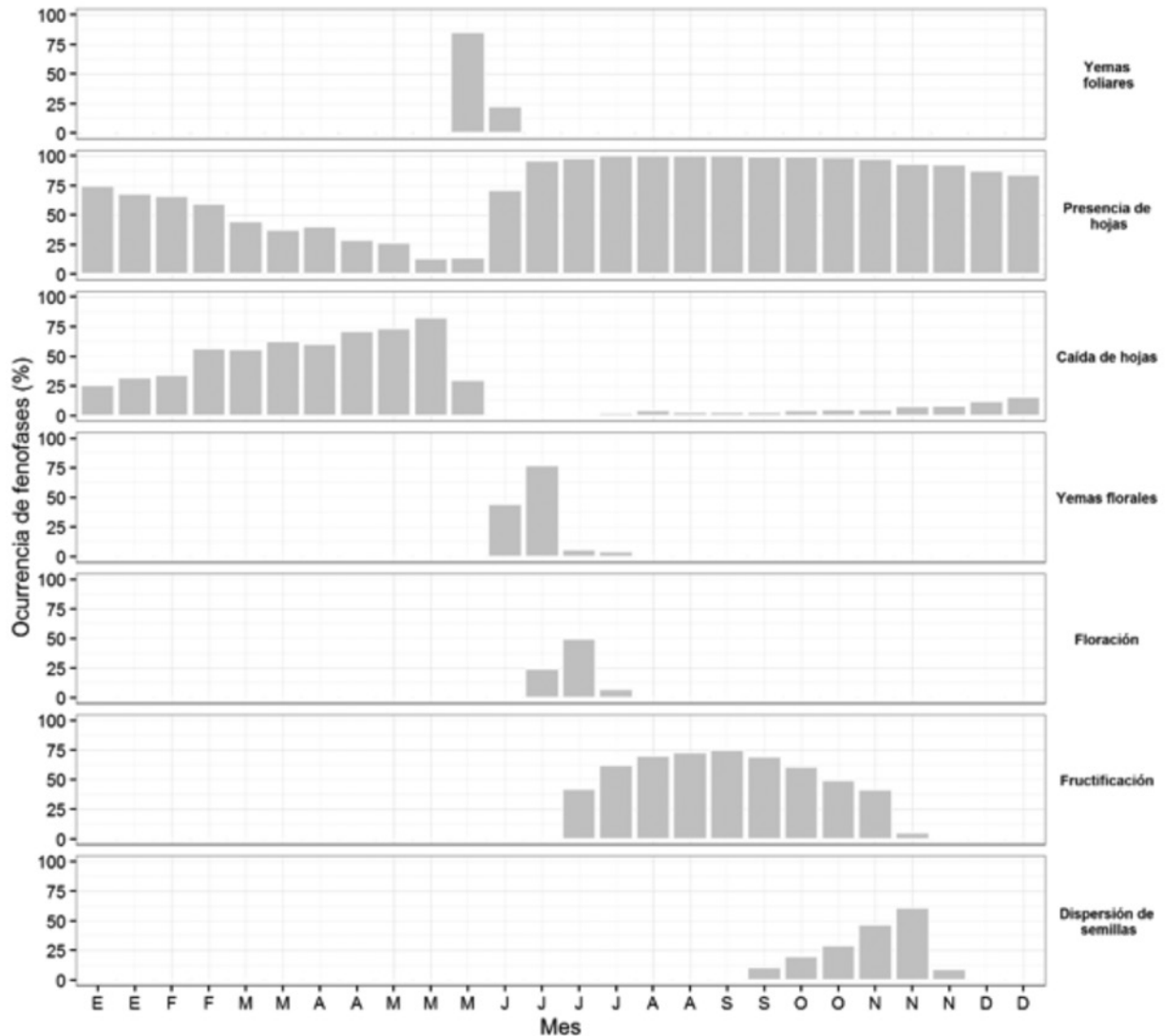


Figura 1. Ocurrencia de siete fenofases de *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, evaluadas cada 14 días, en el periodo 2014-2015.

Figure 1. Occurrence of seven phenophases of *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, evaluated every 14 days during the 2014-2015 period.

Tabebuia chrysantha alcanzó su máxima formación de yemas foliares en mayo, y mayor cobertura de hojas de junio a diciembre, con la defoliación más alta en febrero, para quedar completamente sin hojas en abril y mayo. La formación de yemas florales se observó de junio a marzo, cuando ocurrió la floración; la fructificación y dispersión de frutos se presentó en abril (Figura 2). La disminución de la temperatura incidió en la formación de yemas florales ($r = -0.58$, $P = 0.0008$) y la caída de hojas ($r = -0.67$, $P < 0.0001$); en tanto que el aumento de la precipitación tuvo relación con la formación de yemas foliares ($r = 0.45$, $P = 0.0107$).

Tabebuia chrysantha reached its maximum development of leaf buds in May, and its largest leaf cover from June to December, with the highest defoliation in February, being completely leafless in April and May. The development of floral buds was observed from June to March, when flowering occurred; the fruiting and fruit dispersal occurred in April (Figure 2). The decrease of the temperature had an impact on the development of floral buds ($r = -0.58$, $P = 0.0008$), and the falling of the leaves ($r = -0.67$, $P < 0.0001$), while the increase in precipitation was related to the formation of leaf buds ($r = 0.45$, $P = 0.0107$).

Lysiloma acapulcense, al igual que *C. schiedeana*, mantuvo hojas durante todo el año, formó yemas foliares en marzo, que coincidió con el periodo más intenso de caída de hojas (febrero-marzo); mientras que en abril (mes con menor precipitación) se observó una rápida transición de formación de yemas florales a floración. La emergencia de frutos sucedió, mayormente, en noviembre y la dispersión de semillas en abril del año siguiente (Figura 3). La fructificación en *L. acapulcense* disminuyó con temperaturas bajas ($r = -0.90$, $P < 0.0001$).

Lysiloma acapulcense, like *C. schiedeana*, kept its leaves the year around, developed leaf buds in March --the most intense period of leaf fall (February-March)--, while in April (the month with the lowest precipitation) a quick transition from the development of floral buds to flowering was observed. Fruiting occurred mainly in November, and seed dispersal, in April of the following year (Figure 3). Fruiting in *L. acapulcense* diminished with low temperatures ($r = -0.90$, $P < 0.0001$).

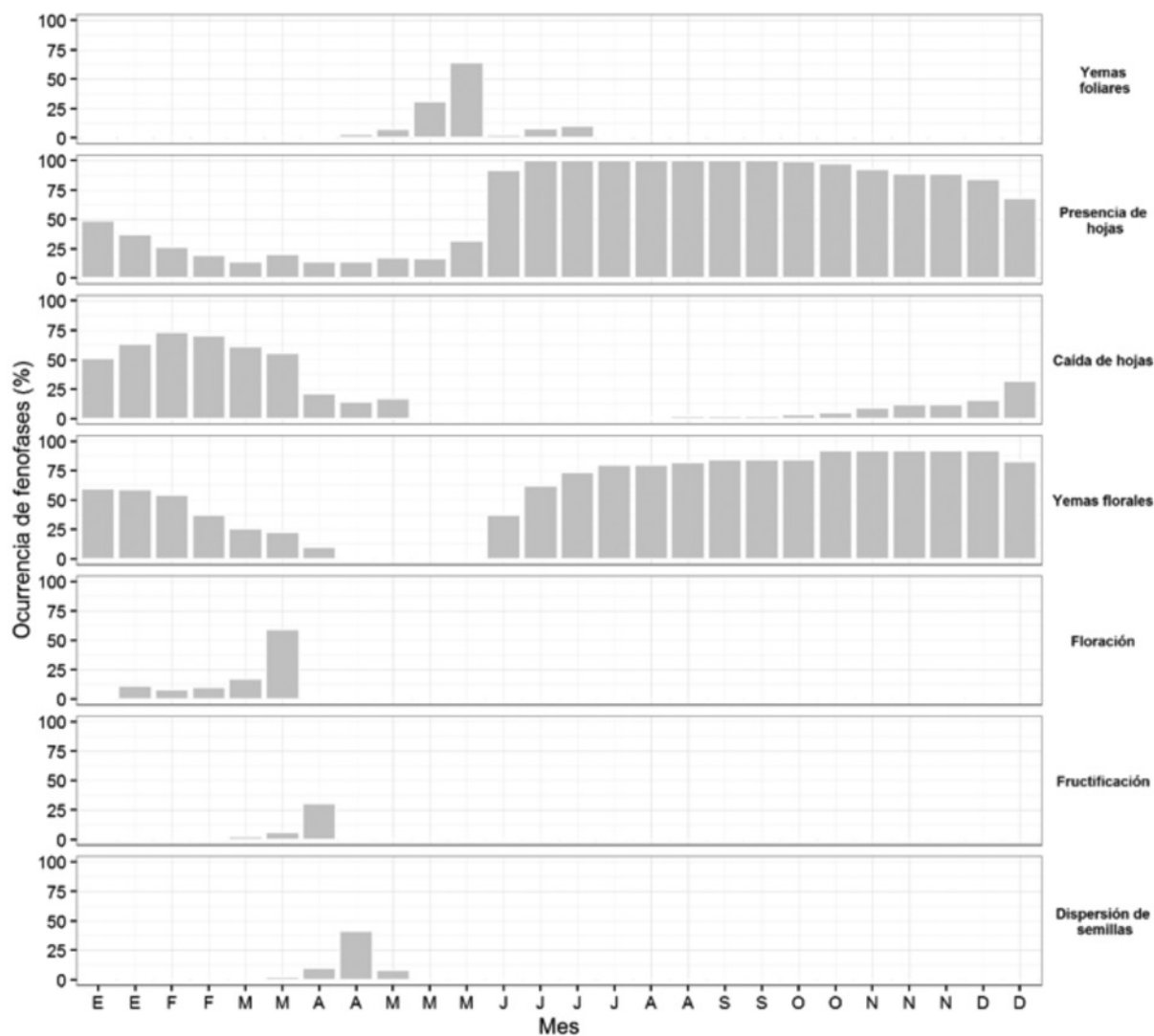


Figura 2. Ocurrencia de siete fenofases de *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson, evaluadas cada 14 días, en el periodo 2014-2015.

Figure 2. Occurrence of seven phenophases of *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson, evaluated every 14 days during the 2014-2015 period.



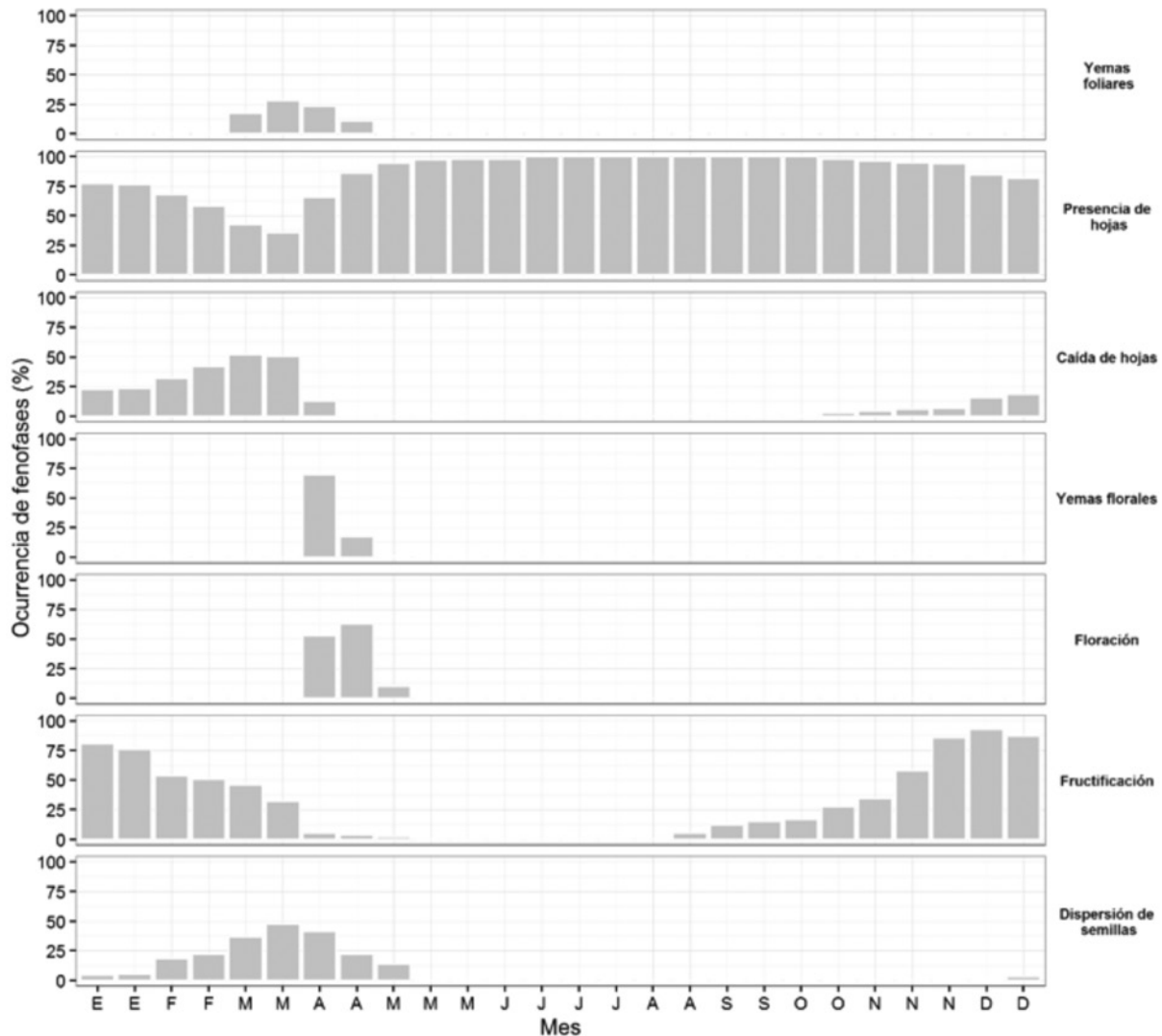


Figura 3. Ocurrencia de siete fenofases de *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth, evaluadas cada 14 días, en el periodo 2014-2015.

Figure 3. Occurrence of seven phenophases of *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth, evaluated every 14 days during the 2014-2015 period

Arquitectura de las especies

Calyptranthes schiedeana presentó un patrón de crecimiento simpódico del eje principal y determinado; actividad meristemática proléptica; el patrón de ramificación fue simpodial con orientación y simetría plagiotrópica; la orientación de ramas de primer orden, con respecto al eje principal, fue ascendente (29.5°), con estructuras reproductivas axilares; la morfología de las inflorescencias es monopodial, con reiteraciones totales y adaptativas.

Lysiloma acapulcense tuvo crecimiento simpódico del eje principal, forma determinada y actividad meristemática proléptica; las ramas son simpodiales y plagiotrópicas, y las de primer

Architecture of the species

Calyptranthes schiedeana exhibited a determined, sympodial growth pattern of the main axis and a proleptic merisystematic activity; the branching pattern was sympodial, with a plagiotropic orientation and symmetry; the orientation of the first order branches in relation to the main axis is upward (29.5°), with axillary reproductive structures, and the morphology of the inflorescences is monopodial, with total and adaptive reiterations.

Lysiloma acapulcense exhibited a sympodic growth of the main axis, a determined shape and a proleptic merisystematic activity; the branches are sympodial and plagiotropic, and first order branches have a diffused orientation (51.2°). The

orden tienen una orientación difusa (51.2°). Las estructuras reproductivas se ubicaron en posición axilar, con morfología monopodial de sus inflorescencias, con reiteraciones adaptativas y totales. *Tabebuia chrysantha* evidenció un patrón de crecimiento monopódico, de forma determinado y actividad meristemática proleptica, con un patrón de ramificación simpodial, orientación y simetría ortotrópica; las ramas de primer orden fueron ascendentes (44.1°). La posición de las estructuras reproductivas fue apical (terminal), y las inflorescencias evidenciaron una morfología simpódica, con reiteraciones adaptativas y totales.

Lysiloma acapulcense y *T. chrysantha* tuvieron ángulos de ramas de primer orden iguales ($P = 0.067$) que superaron a los de *C. schiedeana* ($P < 0.0001$); igualmente, los ángulos de ramas de segundo orden difirieron entre *C. schiedeana* y *T. chrysantha* ($P = 0.044$), y los de tercer orden fueron similares entre las especies ($P = 0.943$). Claramente, *L. acapulcense* es un árbol de mayor tamaño, con ramas más largas ($P < 0.0001$) que *T. chrysantha* ($P < 0.0001$) y *C. schiedeana* ($P < 0.0001$), que resultó ser el árbol con ramas más cortas (Cuadro 1).

reproductive structures were in an axillary position, and the morphology of the inflorescences was monopodial, with total and adaptive reiterations. *Tabebuia chrysantha* exhibited a monopodial growth factor, a determined shape and a proleptic meristematic activity, with a sympodial branching pattern and an orthotropic orientation and symmetry; the first order branches were upward (44.1°). The position of the reproductive structures was apical (terminal), and the inflorescences had a sympodial morphology, with total and adaptive reiterations.

The first order branches of *Lysiloma acapulcense* and *T. chrysantha* had the same angle ($P = 0.067$), which surpassed that of *C. schiedeana* branches ($P < 0.0001$); likewise, the angles of the second order branches differed between *C. schiedeana* and *T. chrysantha* ($P = 0.044$), and those of the third order branches were similar in all these species ($P = 0.943$). Clearly, *L. acapulcense* is a larger tree, with longer branches ($P < 0.0001$) than *T. chrysantha* ($P < 0.0001$) and *C. schiedeana* ($P < 0.0001$), the latter of which had the shortest branches (Table 1).

Cuadro 1. Arquitectura de las ramas en árboles fustales de *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson.

Categoría	<i>Calypttranthes schiedeana</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
Ángulos de inserción de ramas (grados)			
Primer orden	29.5 ± 13.6 b	51.2 ± 18.4 a	44.1 ± 17.9 a
Segundo orden	45.6 ± 17.6 b	51.9 ± 18.6 ab	53.6 ± 15.7 a
Tercer orden	52.4 ± 19.7 a	51.5 ± 14.3 a	51.4 ± 17.6 a
Longitud de ramas (m)			
Primer orden	2.6 ± 0.9 c	6.3 ± 1.4 a	4.9 ± 1.5 b
Segundo orden	1.1 ± 0.5 c	3.4 ± 1.0 a	2.3 ± 0.9 b
Tercer orden	0.5 ± 0.2 c	1.8 ± 0.6 a	0.9 ± 0.6 b

Letras diferentes en la misma línea indican diferencia estadística, Tukey ($P < 0.05$).



Table 1. Branch architecture of *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth and *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson pole trees.

Category	<i>Calypttranthes schiedeana</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
Branch insertion angles (degrees)			
First order	29.5 ± 13.6 b	51.2 ± 18.4 a	44.1 ± 17.9 a
Second order	45.6 ± 17.6 b	51.9 ± 18.6 ab	53.6 ± 15.7 a
Third order	52.4 ± 19.7 a	51.5 ± 14.3 a	51.4 ± 17.6 a
Branch length (m)			
First order	2.6 ± 0.9 c	6.3 ± 1.4 a	4.9 ± 1.5 b
Second order	1.1 ± 0.5 c	3.4 ± 1.0 a	2.3 ± 0.9 b
Third order	0.5 ± 0.2 c	1.8 ± 0.6 a	0.9 ± 0.6 b

Different letters on the same line indicate statistical differences, Tukey (P<0.05).

Los tres taxa mostraron igual ángulo de inserción de hojas (P = 0.642); las de *L. acapulcense*, fueron compuestas (foliolos y foliolulos pequeños) con mayor área foliar (P = 0.05) y longitud de láminas (P = 0.05); sin embargo, su índice de densidad foliar fue más bajo. *C. schiedeana* con hojas más pequeñas y no compuestas, tuvo un índice de densidad foliar superior; lo mismo ocurrió en *T. chrysantha* (Cuadro 2).

All three taxa exhibited the same leaf insertion angle (P = 0.642); the leaves of *L. acapulcense* were compound (consisting of leaflets and small subleaflets), with a larger leaf area (P = 0.05) and leaf blade length (P = 0.05); however, this species exhibited a lower leaf density index. Like *T. chrysantha*, *C. schiedeana* had smaller, simple leaves and a higher leaf density index (Table 2).

Cuadro 2. Arquitectura de las hojas y medidas dasométricas de árboles fustales de *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson.

Categoría	<i>Calypttranthes schiedeana</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
Área foliar (cm ²)	2.4 ± 0.6 c	90.0 ± 22.4 a	28.0 ± 6.5 b
Ángulo de hojas (grados)	56.5 ± 5.6 a	55.7 ± 15.5 a	59.8 ± 19.1 a
Longitud de láminas (cm)	2.3 ± 0.4 c	17.3 ± 1.9 a	7.9 ± 1.0 b
Densidad foliar (m ² m ⁻³)	1.8 ± 0.3 ab	1.2 ± 0.6 b	2.0 ± 0.8 a
Diámetro normal (cm)	12.8 ± 4.2 c	42.1 ± 12.3 a	18.8 ± 7.2 b
Diámetro basal (cm)	23.5 ± 10.1 c	63.2 ± 18.5 a	36.4 ± 12.3 b
Altura total (m)	5.8 ± 1.1 c	9.8 ± 2.1 a	7.4 ± 1.9 b
Altura de copa (m)	3.8 ± 1.1 c	7.3 ± 1.6 a	5.1 ± 1.8 b
Área de copa (m ²)	20.4 ± 8.9 c	183.9 ± 68.6 a	62.4 ± 25.1 b

Letras diferentes en la misma línea indican diferencia estadística, Tukey (P < 0.05).

Table 2. Leaf architecture and dasometric measures of *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth and *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson pole trees.

Category	<i>Calypttranthes schiedeana</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
Leaf area (cm ²)	2.4 ± 0.6 c	90.0 ± 22.4 a	28.0 ± 6.5 b
Leaf angle (degrees)	56.5 ± 5.6 a	55.7 ± 15.5 a	59.8 ± 19.1 a
Lamina length (cm)	2.3 ± 0.4 c	17.3 ± 1.9 a	7.9 ± 1.0 b
Leaf density (m ² m ⁻³)	1.8 ± 0.3 ab	1.2 ± 0.6 b	2.0 ± 0.8 a
Normal diameter (cm)	12.8 ± 4.2 c	42.1 ± 12.3 a	18.8 ± 7.2 b
Diameter at base (cm)	23.5 ± 10.1 c	63.2 ± 18.5 a	36.4 ± 12.3 b
Total height (m)	5.8 ± 1.1 c	9.8 ± 2.1 a	7.4 ± 1.9 b
Crown height (m)	3.8 ± 1.1 c	7.3 ± 1.6 a	5.1 ± 1.8 b
Crown area (m ²)	20.4 ± 8.9 c	183.9 ± 68.6 a	62.4 ± 25.1 b

Different letters on the same line indicate statistical differences, Tukey (P < 0.05).

Lysiloma acapulcense destacó por tener diámetro normal (P < 0.0001), diámetro basal (P < 0.0001) y altura (P < 0.0001) más grande que otros taxa; también porque su copa está situada a más altura (P < 0.0001) y su tamaño es superior (P < 0.0001); y *C. schiedeana* presentó las dimensiones más chicas (Cuadro 2).

La arquitectura de las copas varió, la de *L. acapulcense* tiene forma aparasolada, *T. chrysantha* cilíndrica y *C. schiedeana*, en su mayoría, esférica ovoidal (Cuadro 3). La disposición del follaje es uniformemente clara y discontinua en *L. acapulcense*, mientras que en *C. schiedeana* varía de clara a continua, y en *T. chrysantha*, la cobertura está menos definida. En *Lysiloma acapulcense* se observó una arquitectura copetuda, segmentada, múltiple y de poco profunda a profunda; *T. chrysantha* en forma de estrella, no segmentada, entre múltiple y sencilla, de poco profunda a profunda. En *C. schiedeana* es, principalmente, ondulada y segmentada, sencilla, y profunda (Cuadro 3). El manejo y las características de los sitios en que se encontraban los árboles, originó que algunos aspectos de la arquitectura no estuvieran bien definidos; por lo que, individuos de la misma especie presentaron patrones distintos.

Lysiloma acapulcense stood out for its larger normal diameter (P < 0.0001), diameter at base (P < 0.0001) and height (P < 0.0001) than those of other taxa; also, its crown is higher (P < 0.0001) and larger (P < 0.0001), while *C. schiedeana* had the smallest dimensions (Table 2).

The crown architecture varied: the crown of *L. acapulcense* is parasol-shaped, that of *T. chrysantha* is cylindrical, and that of *C. schiedeana* is mostly spherical-ovoid (Table 3). The arrangement of the foilage is evenly light and discontinuous in *L. acapulcense*, while in *C. schiedeana* it ranges from light to continuous, and in *T. chrysantha*, the leaf cover is less well defined. The crown architecture of *Lysiloma acapulcense* was observed to be tufted, segmented, multiple, and ranging from shallow to deep; the crown of *T. chrysantha* is star-shaped, unsegmented, ranging from compound to simple and from shallow to deep, and that of *C. schiedeana* is maily segmented and billowing, simple and deep (Table 3). Due to the management and characteristics of the sites where the trees were located, certain aspects of the architecture turned out to be unclearly defined, and therefore, individuals of the same species exhibited different patterns.



Cuadro 3. Arquitectura de copa en base a la frecuencia de *Calyptanthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson.

Criterio de clasificación	<i>Calyptanthes schiedeana</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
Contorno de copa			
Aparasolada	0	9	0
Cilíndrica	3	0	9
Esférica ovoidal	7	0	1
Cónica invertida	0	1	0
Cobertura del follaje			
Claro	10	10	4
Opaco	0	0	6
Cobertura del follaje			
Continuo	10	0	7
Discontinuo	0	10	3
Arquitectura de copa			
Copetuda	0	10	0
Forma de estrella	0	0	10
Redondeada	4	0	0
Ondulada	6	0	0
Arquitectura de copa			
Segmentada	3	10	0
No segmentada	7	0	10
Arquitectura de copa			
Múltiple	2	10	3
Sencilla	8	0	7
Arquitectura de copa			
Poco profunda	0	6	5
Profunda	10	4	5



Table 3. Frequency-based crown architecture of *Calypttranthes schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth and *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson.

Classification criterion	<i>Calypttranthes schiedeana</i>	<i>Lysiloma acapulcense</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>
Crown outline			
Parasol-shaped	0	9	0
Cylindrical	3	0	9
Spherical-ovoid	7	0	1
Inverted cone-shaped	0	1	0
Foliage cover			
Light	10	10	4
Dense	0	0	6
Foliage cover			
Continuous	10	0	7
Discontinuous	0	10	3
Crown architecture			
Tufted	0	10	0
Star-shaped	0	0	10
Rounded	4	0	0
Billowing	6	0	0
Crown architecture			
Segmented	3	10	0
Unsegmented	7	0	10
Crown architecture			
Multiple	2	10	3
Simple	8	0	7
Crown architecture			
Shallow	0	6	5
Deep	10	4	5



Discusión

Los tres taxa registraron patrones fenológicos característicos de especies de selva baja caducifolia y subcaducifolia, aunque tendieron a diferenciarse en algunos aspectos. *L. acapulcense* no se defolió completamente en ningún momento y cuando llegó a 75 % comenzó a cubrir su copa con renuevo (en primavera); mientras que la mayoría de los ejemplares de *C. schiedeana* y *T. chrysantha* sí perdieron la totalidad de su follaje (época seca), como ocurre con muchas especies deciduas que desprenden sus hojas al iniciar el estrés hídrico (Wright, 1996), y producen hojas nuevas un mes antes del inicio de las lluvias (Opler *et al.*, 1980). También, fue notorio que *L. acapulcense* se defolió durante un período de tiempo más prolongado que los otros taxa, esto es indicativo de diferencias en el mecanismo de tolerancia al estrés hídrico entre los taxa (Sánchez *et al.*, 2004).

Los momentos de floración no coincidieron, en *C. schiedeana* correspondió con el período de sequía intraestival (agosto) y las otras florecieron durante el seco. Sin embargo, todas tuvieron lapsos cortos y definidos de floración. Asimismo, la dispersión de semillas sucedió a un ritmo distinto, en *L. acapulcense* y *T. chrysantha* ocurrió en secas (primavera) y *C. schiedeana* a inicios de invierno. En las especies caducifolias, el crecimiento foliar no coincide con la maduración de frutos, que se presenta durante primavera y otoño. Esto se debe a la distribución de recursos (nutrientes) para la producción de órganos, en los períodos más favorables del año (Opler *et al.*, 1980).

En general, las especies estudiadas tuvieron distintos patrones fenológicos a pesar de compartir la misma región fisiográfica, y pueden identificarse con una de las tres estrategias (competidores, tolerantes al estrés y ruderales) propuestas por Grime (2001). Las pioneras florecen a lo largo del año, en cambio las de fases sucesionales tardías lo hacen en períodos marcados anualmente o, incluso, cada dos o tres años (Plana, 2000). El desfase de los picos de floración y fructificación entre especies disminuye la competencia por los dispersores y polinizadores comunes dentro de una comunidad vegetal (Snow, 1965), y además define la dieta de los consumidores acorde con la disponibilidad de alimento (van Schaik *et al.*, 1993). Por lo tanto, la coincidencia de los factores bióticos con los ciclos fenológicos determinan la fuerza u ocurrencia de los picos de las fenofases; los climáticos definen el tiempo en que se dan los procesos bióticos relacionados con la fenología. En este estudio, el manejo del suelo pudo ejercer algún efecto en los patrones fenológicos descritos, aunque el alcance de la investigación no permitió discernir su magnitud.

En estudios realizados en Costa Rica y México se ha observado que *T. chrysantha* florece en secas (enero-mayo) (Borchert *et al.*, 2004), y al igual que *T. neochrysantha* A.H.Gentry y *T. rosea* (Bertol.) Bertero ex A. D.C. produce flores, inmediatamente, después del desprendimiento de sus

Discussion

All three taxa showed characteristic phenological patterns of low deciduous and sub-deciduous forest species, although they tended to differ in certain aspects. *L. acapulcense* did not lose absolutely all its leaves at any point, and when it reached 75 %, new shoots began to cover its crown again (in the spring), while most specimens of *C. schiedeana* and *T. chrysantha* lost all of their foliage (during the dry seasons), as do many deciduous species whose leaves fall at the onset of hydric stress (Wright, 1996), and which produce new leaves one month before the beginning of the rainy season (Opler *et al.*, 1980). Notably, defoliation lasted longer in *L. acapulcense* than in other taxa; this indicates differences in the hydric stress tolerance mechanism between the taxa (Sánchez *et al.*, 2004).

The flowering times did not coincide: *C. schiedeana* flowered during the summer dry season (August), while the other species flowered during the dry season. However, they all had short, clearly defined flowering gaps. Furthermore, the seed dispersal occurred at a different rate: during the dry season (spring) for *L. acapulcense* and *T. chrysantha*, and in winter for *C. schiedeana*. In deciduous species, leaf growth does not coincide with the ripening of the fruits, which occurs in spring and fall. This is because the distribution of resources (nutrients) for organ production takes place during the most favorable periods of the year (Opler *et al.*, 1980).

In general, the studied species had different phenological patterns although they shared the same physiographic region, and can be identified with one of the three strategies (competitors, stress tolerators and ruderal) proposed by Grime (2001). The pioneers bloom throughout the year, while those of late successional phases do so in annually marked periods, or even every two or three years (Plana, 2000). The phase difference of blooming and fruiting peaks between the species reduces the competition for common dispersal agents and pollinators within a vegetal community (Snow, 1965), and furthermore, it defines the diet of the consumers according to the availability of food (van Schaik *et al.*, 1993). Therefore, the coincidence of biotic factors with the phenological cycles determines the intensity or occurrence of the phenophase peaks; climate cycles define the time in which the biotic processes related to phenology occur. In this study, soil management may have exerted some effect on the phenological patterns described above, although the scope of the research did not allow to discern their magnitude.

In studies carried out in Costa Rica and Mexico, *T. chrysantha* has been observed to bloom during the dry season (January-May) (Borchert *et al.*, 2004), and, like *T. neochrysantha* A.H.Gentry and *T. rosea* (Bertol.) Bertero ex A. D.C., it produces flowers immediately after the falling of its leaves (Borchert, 1983); furthermore, these species coincide with most low

hojas (Borchert, 1983); asimismo coinciden con la mayoría de los árboles de selva baja, que florecen en tiempos cortos (7-9 semanas) y de extrema sequía (Opler *et al.*, 1980; Kochmer y Handel, 1986).

El patrón fenológico de *L. acapulcense* fue diferente a lo citado por Pennington y Sarukhán (2005), ya que su floración y fructificación fueron más prematuras que en el bosque tropical lluvioso, donde taxa de la familia Fabaceae presentan flores en distintos momentos del año (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008). *L. watsonii* Rose, taxon siempre verde, comparte la floración con *L. acapulcense* (abril-mayo). No obstante, la caída de hojas coincidió, parcialmente, con lo señalado por Pennington y Sarukhán (2005), con una duración de dos meses (febrero-marzo) en la zona de estudio.

Sólo algunos eventos fenológicos tuvieron relación con las variables climáticas. La formación de yemas foliares en *C. schiedeana* y *T. chrysantha* presentó una relación positiva evidente con la precipitación: las yemas foliares se formaron a medida que avanzó la época de lluvia.

En cambio *L. acapulcense* no pareció depender de la precipitación, porque sus yemas emergieron en la estación con menor lluvia y temperaturas más altas. Esta respuesta puede deberse a que *L. acapulcense* tiene un sistema radicular más profundo que le permite mayor acceso a la humedad del suelo (Meinzer *et al.*, 1999), por lo que es tolerante a la sequía.

La caída de hojas, formación de yemas florales y fructificación se relacionaron con la temperatura. La fructificación y la defoliación de *L. acapulcense* y *T. chrysantha* avanzaron conforme disminuyeron las temperaturas; es decir, correspondieron con el otoño e invierno. La velocidad de la caída de hojas en épocas secas coincidió con la disminución de la humedad del suelo y el aumento del estrés hídrico de los árboles (Reich y Borchert, 1984).

Los taxa mostraron arquitecturas muy distintas. El modelo de Troll, adoptado por *L. acapulcense* es uno de los principales en la familia Fabaceae; y se caracteriza por la presencia de ejes horizontales con superposición continua (Hallé *et al.*, 1978), sus características morfométricas permiten inferir atributos estructurales relacionados con el ambiente: árbol pionero, láminas pinnadas, ramas secundarias y terciarias lo suficientemente flexibles para reducir la resistencia aerodinámica a fuertes rachas de viento; desarrollan un número reducido de hojas pequeñas, sostenidas en peciolo delgados y más flexibles (Vogel, 1989; Ennos, 1997).

Tabebuia chrysantha adquirió el modelo de Leeuwenberg, por sus ejes erectos (ortótropos), con crecimiento determinado y con inflorescencias terminales, característico de especies de vegetación secundaria y sitios con disturbio (Hallé *et al.*, 1978).

forest trees, which bloom during short periods (7-9 weeks) and extreme draughts (Opler *et al.*, 1980; Kochmer and Handel, 1986).

The phenological pattern of *L. acapulcense* differed from that cited by Pennington and Sarukhán (2005), as its blooming and fruiting were more premature than in the tropical rain forest, where taxa of the Fabaceae family bloom at various times of the year (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008). *L. watsonii* Rose, an evergreen taxon, shares flowering with *L. acapulcense* (April-May). However, the leaf fall period coincided partially with that observed by Pennington and Sarukhán (2005), lasting two months (February-March) in the study area.

Only certain phenologic events were related to climatic variables. The development of leaf buds in *C. schiedeana* and *T. chrysantha* exhibited an evident positive relationship with precipitation: leaf buds were formed as the rainy season advanced.

Conversely, *L. acapulcense* did not seem to depend on precipitation, as its buds emerged during the season with least rain and the highest temperatures. This response may be due to the fact that *L. acapulcense* has a deeper root system that allows it greater access to the moisture of the soil (Meinzer *et al.*, 1999), and therefore it tolerates draughts well.

Leaf fall, flowering, the development of floral buds and fruiting were all related to the temperature. The fruiting and defoliation of *L. acapulcense* and *T. chrysantha* progressed as the temperatures fell; i.e. they occurred in the fall and the winter. The leaf fall rate during the dry season coincided with the reduction of the soil moisture and the increase in the hydric stress of the trees (Reich and Borchert, 1984).

The taxa exhibited very different architectures. The Troll model adopted by *L. acapulcense* is prevalent among the Fabaceae family and is characterized by the presence of horizontal axes with continuous overlap (Hallé *et al.*, 1978); its morphometric characteristics allow inferring structural attributes related to the environment: pioneer tree, pinnate laminae, secondary and tertiary branches flexible enough to reduce the aerodynamic resistance to strong gusts of wind; these taxa develop a limited number of small leaves, held by thin and more flexible petioles (Vogel, 1989; Ennos, 1997).

Tabebuia chrysantha acquired the Leeuwenberg model, having erect axes (orthotrops), a determined growth and terminal inflorescences, characteristic of secondary vegetation species and disturbed sites (Hallé *et al.*, 1978). The Attims model was associated with *C. schiedeana*, with a main axis and orthotropic branches, with continuous growth and branching, and lateral inflorescences.

El modelo de *Attims* se asoció a *C. schiedeana*, con un eje principal y ramas ortótropas, con crecimiento y ramificación continua e inflorescencias laterales.

El modelo de *L. acapulcense* se asemejó al propuesto por Vester (2002) para *L. latisiliquum* (modelo de Troll). El de Leeuwenberg que representó a *T. chrysantha* se ha atribuido a *T. rosea* (Borchert y Tomlinson, 1984; Vester, 2002). Sin embargo, Vester (2002) atribuye el modelo de Roux a *C. pallens*, diferente del modelo de *Attims* de *C. schiedeana*, por la orientación horizontal de las ramas.

La arquitectura de los árboles es el resultado de la influencia de factores ontogenéticos y morfogenéticos que afectan todos los niveles de organización del organismo, en cada etapa de su desarrollo y durante todo su periodo de vida (Barthélémy y Caraglio, 2007). Así, la combinación espacial y temporal de los caracteres, el ciclo de vida y el hábitat determinan los distintos tipos de ramificación (Weberling et al., 2002). Sin embargo, la arquitectura de los árboles examinados en este estudio difirió de aquéllos que crecen en sitios sin disturbio, porque las condiciones de competencia en suelos de uso agropecuario son distintas a las que existen en comunidades vegetales.

En la agroforestería se desea manejar y dar forma a los componentes leñosos que comparten, en lugar de competir por los recursos ambientales (Huxley, 1999). Por eso, es necesario agrupar las plantas leñosas usadas con base en su funcionalidad, para lo cual se deben tomar en cuenta las formas que mejor se adapten a una circunstancia particular para optimizar la producción (Donald, 1968). Las tres especies consideradas en la presente investigación pueden considerarse ideotipos competentes y complementarios, cuyos atributos estructurales son compatibles con otras plantas cultivadas y con el ganado, en las situaciones particulares de los sitios estudiados.

Los tres taxa evidenciaron cualidades fenológicas y arquitectura arbórea adecuadas para incluirse en sistemas agroforestales. La presencia de hojas en *L. acapulcense* y *C. schiedeana* en época de lluvias (verano), no interfiere con el desarrollo de cultivos de temporal y de gran importancia en la región (maíz y frijol), porque tienen hojas de tamaño reducido que garantizan menor interferencias al paso de luz. Por su arquitectura, *C. schiedeana* con su copa estrecha, índice de densidad foliar ($1.75 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$) y la cobertura de suelo bajo su dosel (solo 7.5 % menor que a pleno sol) constituyen atributos aprovechables para establecerla en cercos vivos de potreros.

Lysiloma acapulcense, con foliolos y foliolulos pequeños, ramas horizontales que mejoran la captura de luz (King y Maindonald, 1999) y menor índice de densidad foliar en época de lluvias ($1.17 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$) proporciona una cobertura del suelo bajo su dosel igual o mayor que a pleno sol (24.6 %) que lo diferencia de las otras dos especies, probablemente, por ser de la familia

The model of *L. acapulcense* resembled the one proposed by Vester (2002) for *L. latisiliquum* (the Troll model). The Leeuwenberg model representing *T. chrysantha* has been attributed to *T. rosea* (Borchert and Tomlinson, 1984; Vester, 2002). However, Vester (2002) attributes the Roux model to *C. pallens*, which differs from the Attims model of *C. schiedeana* by the horizontal orientation of its branches.

Tree architecture is the result of the influence of ontogenetic and morphogenetic factors affecting all levels of the organization of the organism, in each stage of its development and during its entire lifetime (Barthélémy and Caraglio, 2007). Thus, the space-time combination of the nature and condition, life cycle and habitat determine the various types of branching (Weberling et al., 2002). However, the architecture of the trees examined in this study differed from that of the trees growing in undisturbed sites because the competition conditions in agricultural soils are different from those existing in vegetal communities.


In agroforestry there is a wish to manage and shape the shared woody components, rather than to compete for the environmental resources (Huxley, 1999). For this reason, it is necessary to group the utilized woody plants based on their functionality, for which purpose those shapes that best adapt to a particular circumstance in order to optimize production must be taken into account (Donald, 1968). The three species considered in the present research may be regarded as competent and complementary ideotypes, whose structural attributes are compatible with other cultivated plants and with the livestock under the particular conditions of the studied sites.

All three taxa exhibited adequate phenological qualities and tree architecture for inclusion in agroforestry systems. The presence of leaves in *L. acapulcense* and *C. schiedeana* during the rainy season (summer) does not interfere with the development of rainfed crops that are highly important in the region (corn and beans), because they have small leaves that ensure less interference to the passage of light. The attributes of the tree architecture of *C. schiedeana* --its narrow crown, its leaf density index ($1.75 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$) and the soil covered by its canopy (only 7.5 % less than in full sunshine)-- are useful for establishing this species in living fences around pastures.

Lysiloma acapulcense --having leaflets and small subleaflets, horizontal branches that improve the capture of light (King and Maindonald, 1999) and a lower leaf density during the rainy season ($1.17 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$)-- provides an equal or larger cover to the soil under its canopy than under the full sunshine (24.6 %), a feature that distinguishes it from the other two species and which is probably due to the fact that it belongs to the Fabaceae family. Thus, it can be exploited as dispersed trees in pastures, in association with grasses or other fodder taxa, as it favors their development due to the symbiosis established by Fabaceae with soil bacteria (Bloom, 2015). *Tabebuia chrysantha* --with a

Fabaceae. Por lo tanto, es factible aprovecharla como árbol disperso dentro de los potreros, asociados a gramíneas u otros taxa forrajeros, ya que favorece el desarrollo de estas, debido a la simbiosis que las Fabaceas establecen con bacterias del suelo (Bloom, 2015). *Tabebuia chrysantha*, con un índice de área foliar ($2.01 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$) superior a las otras especies, su influencia en la cobertura de suelo (55.8 % menos bajo el dosel) y copa amplia es ideal para establecerla en cercos vivos y linderos maderables, además como árboles dispersos en los potreros para sombra del ganado y protección de corrientes y fuentes de agua (Beer *et al.*, 2003).

Conclusiones

Las tres especies arbóreas estudiadas tienen fenología y arquitectura que les confieren potencial para plantarlas en sistemas agroforestales, con algunas diferencias que significan asignarles distintos espacios y funciones en esos sistemas. *L. acapulcense* tiene más atributos que la hacen idónea para asociarse a pastizales u otros cultivos, disperso o con algún arreglo espacial. *C. schiedeana* y *T. chrysantha* pueden utilizarse en espacios como cercos vivos y linderos maderables para no interferir con los cultivos, y al mismo tiempo brindar servicios ambientales, como embellecimiento del paisaje, reforestación y mejoramiento de suelos, y, a la vez, contribuir al rescate de especies nativas de importancia cultural y con valor de uso. 

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo financiero que otorgó para realizar esta investigación; a Salomé Quiroz Martínez, Josué Acosta Piña y Wendy Fernández por apoyar en el trabajo de campo; a Lizbeth Hernández Landa y Dr. José López Collado por su apoyo para elaborar las gráficas.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor


Eleonora Camacho Moreno: realización de la investigación; Silvia López Ortiz: dirección de la investigación; Carlos Olguin Palacios: diseño de la investigación y revisión de manuscrito; Alfonso Suárez Islas: diseño de la investigación, ejecución del trabajo de campo y revisión del escrito; Juan Ignacio Valdes Hernández: diseño de la investigación y revisión del manuscrito; Elizandro Pineda Herrera: definición de los métodos para medir la arquitectura y en el trabajo de campo.

Referencias

- Aguilar, S. and R. Condit. 2001. Use of native tree species by a Hispanic community in Panama. *Economic Botany* 55: 223-235.
- Barthélémy, D. and Y. Caraglio. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.

higher leaf area index ($2.01 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$) than the other species, its influence on the soil cover (55.8 % less under the canopy) and its broad crown-- is ideal for establishment in living fences, as boundary trees for timber and as dispersed trees in pastures to provide shade for the livestock and protection from water currents and sources (Beer *et al.*, 2003).

Conclusions

The three arboreal species studied herein have a phenology and an architecture that confer upon them the potential to be planted in agroforestry systems, with some differences that involve assigning them different spaces and functions within these systems. The attributes of *L. acapulcense* make it best suited to be associated with pastures or other crops, dispersed or with a spatial arrangement. *C. schiedeana* and *T. chrysantha* may be utilized in spaces such as living fences and as boundary trees for timber so as to avoid interfering with the crops, and at the same time, they may provide environmental services, such as the embellishment of the landscape, reforestation and improvement of the soils, while contributing to the rescue of culturally important native species with value in use. 

Acknowledgements

The authors wish to express their gratitude to the *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*, CONACYT (National Council for Science and Technology) for the funding provided to carry out this research; to Salomé Quiroz Martínez, Josué Acosta Piña and Wendy Fernández for their support in field work, and to Lizbeth Hernández Landa and Dr. José López Collado, PhD, for their help in preparing the charts.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interests.

Contribution by author

Eleonora Camacho Moreno: conducting research; Silvia López Ortiz: direction of research; Carlos Olguin Palacios: research design and manuscript review; Alfonso Suárez Islas: research design, field work execution and manuscript review; Juan Ignacio Valdes Hernández: research design and manuscript review; Elizandro Pineda Herrera: definition of methods for measuring architecture and field work execution.

End of the English version



- Bautista, T. M. 2009. Sistemas agro y silvopastoriles en El Limón, municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Postgrado en Agroecosistemas Tropicales. Colegio de Postgraduados. Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Ver., México. 82 p.

- Beer, J., M. Ibrahim, E. Somarriba, A. Barrance y R. Leakey. 2003. Establecimiento y manejo de árboles en sistemas agroforestales. In: Cordero, J. y D. Boshier (eds.). Árboles de Centroamérica: Manual para extensionistas. Biblioteca Orton IICA/CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1079 p.
- Bloom, A. J. 2015. Assimilation of inorganic nutrients. In: Taiz, L. and E. Zeiger (eds.). Plant physiology and development. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, USA. pp. 360-361.
- Bonham, C. D. 1989. Measurements for terrestrial vegetation. John Wiley and Sons, Inc. CO, USA. 239 p.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Borchert, R. and P. B. Tomlinson. 1984. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 71: 958-969.
- Borchert, R., S. A. Meyer, R. S. Felger and L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13(5): 409-425.
- Castillo-Campos, G. 2005. Contribución al conocimiento del endemismo de la flora vascular en Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 57: 19-57.
- Condit, R., S. P. Hubbell and R. B. Foster. 1993. Identifying fast growing native trees. *Forest Ecology and Management* 62: 123-143.
- Donald, C. M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17: 385-403.
- Ennos, A. R. 1997. Wind as an ecological factor. *Tree* 12: 108-111.
- Gómez, P. A., T. Krömer y R. Castro-Cortes. 2010. Atlas de la flora de Veracruz. Un patrimonio natural en peligro. Comisión del Estado de Veracruz para la conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana. Veracruz, Ver., México. 528 p.
- Grime, J. P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd Edition. Wiley and Sons. Chichester, England. 410 p.
- Hallé, F., R. A. Oldeman and P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forests*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 331 p.
- Huxley, P. A. 1983. Phenology of tropical Woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. In: Huxley, P. A. (ed.). Plant research and agroforestry. International Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya. pp. 503-525.
- Huxley, P. A. 1999. *Tropical agroforestry*. Blackwell Science. London, England. 384 p.
- Image Tool (IT). 2002. Image Tool version 3.0. Dental Diagnosis Science. The University of Texas Health Science Center. San Antonio, TX, USA. n/p.
- Instituto nacional de estadística y geografía (Inegi). 2009. prontuario de información geográfica municipal de los estados unidos mexicanos. paso de ovejas, veracruz de ignacio de la llave. Clave geoestadística 30126. http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos_geograficos/30/30126.pdf (5 de abril de 2016).
- Interián-Ku, V. M., J. I. Valdez-Hernández, E. García-Moya, A. Romero-Manzanares, M. A. Borja-De-La-Rosa y H. Vaquera-Huerta. 2009. Arquitectura y morfometría de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia del sur de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 17-29.
- King, D. and J. H. Maindonald. 1999. Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree in temperate stature and tropical rain forests. *Journal of Ecology* 87: 1012-1024.
- Kochmer, J. P. and S. N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- Meinzer, F. C., J. L. Andrade, G. Goldstein, N. M. Holbrook, J. Cavelier and S. J. Wright. 1999. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121: 293-301.
- Milla, R., P. Castro-Díez and G. Montserrat-Martí. 2009. Phenology of Mediterranean Woody plants from NE Spain: synchrony, seasonality, and relationships among phenophases. *Flora* 205: 190-199.
- Ochoa-Gaona, S., I. Pérez-Hernández y B. H. J. de Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 56: 657-673.
- Opler, P. A., G. W. Frankie and H. G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- Owino, F. 1992. Improving multipurpose tree and shrub species for agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 19: 131-137.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. In: Universidad Nacional Autónoma de México (ed.). Ediciones Científicas Universitarias, México. México, D.F., México. 523 p.
- Pineda-Herrera, E., J. I. Valdez-Hernández y M. A. López-López. 2012. Fenología de *Schizolobium parahyba* y *Vochysia guatemalensis* en una selva alta perennifolia de Oaxaca, México. *Botanical Sciences* 90 (2): 185-193.
- Plana, E. 2000. Introducción a la ecología y dinámica del bosque tropical. Curso sobre gestión y conservación de bosques tropicales. Centro Tecnológico Forestal de Cataluña. http://www.ctfc.es/webcast/areas/politica_for/docu-ments/ponb.pdf (10 de septiembre de 2015).
- Reich, P. B. and R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Sánchez, A. J., F. A. Pariacote, S. Alfonso y R. Flores. 2004. Arquitectura y fenología de las especies *Prosopis juliflora* y *Acacia tortuosa* en el semiárido del estado Falcón, Venezuela. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 12: 72-81.
- Statistical Analysis System (SAS). 2010. SAS/STAT. User's guide Version 4.3.0. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA. n/p.
- Sestras, R. 2004. Horticultural plant breeding (in Romanian). Academic Pres, Cluj-Napoca, Romania. 430 p.
- Snow, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- Somarriba, E. 2005. ¿Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaoales? *Agroforestería en las Américas*. 41: 122-130.
- Suárez, A., G. Williams-Linera, C. Trejo, J. I. Valdez-Hernández, V. M. Cetina-Alcalá and H. Vibrans. 2012. Local knowledge helps select species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* 85: 35-55.
- Trichon, V. 2001. Crown typology and the identification of rain forest trees on large-scale aerial photographs. *Plant Ecology* 153: 301-312.
- van Schaik, C. P., J. W. Terborgh and S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vester, H. F. M. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 45-57.
- Vogel, S. 1989. Drag and reconfiguration of broadleaves in high winds. *Journal of Experimental Botany* 40: 941-948.
- Weberling, F., T. A. Kraus, C. A. Bianco and R. Malpassi. 2002. Variación y estrategias adaptativas de los sistemas de ramificación de Fabáceas herbáceas. *Feddes Repertorium* 113: 342-353.
- Wishnie, M. H., D. H. Dent, E. Mariscal, J. Deago, N. Cedeño, D. Ibarra, R. Condit and P. M. S. Ashton. 2007. Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management* 243: 39-49.
- Wood, P. J. y J. Burley. 1995. Un árbol para todo propósito. Introducción y evaluación de árboles de uso múltiple para agroforestería. Centro Internacional para Investigación y Agroforestería, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. 180 p.
- Wright, S. J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest. In: Stephen, S. M., R. L. Chazdon and A. P. Smith (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall. New York, NY, USA. pp. 1-17.

