



Boletín de la Sociedad Botánica de México  
ISSN: 0366-2128  
victoria.sosa@inecol.edu.mx  
Sociedad Botánica de México  
México

Vester, Henricus Franciscus Maria  
Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la Península de Yucatán  
Boletín de la Sociedad Botánica de México, núm. 71, diciembre, 2002, pp. 45-57  
Sociedad Botánica de México  
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57707103>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en [redalyc.org](http://redalyc.org)

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal  
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## MODELOS ARQUITECTÓNICOS EN LA FLORA ARBÓREA DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

HENRICUS FRANCISCUS MARIA VESTER

El Colegio de la Frontera Sur, Apdo. Postal 424, Chetumal, Quintana Roo, 77000 México. Fax: +52 (983) 20447 ext. 240; correo electrónico: hvester@ecosur-qroo.mx

**Resumen:** Los modelos arquitectónicos ayudan a describir el desarrollo y la organización de las copas de los árboles. Este conocimiento es indispensable para entender el desarrollo de los árboles en el bosque y puede ayudar a entender la relación evolutiva entre taxa. En esta contribución se presenta una lista de 108 especies de la flora arbórea de la Península de Yucatán, que representan el 25% del total de las especies y el 68% de las familias presentes en la flora peninsular. En total se reconocieron 15 modelos arquitectónicos diferentes. Los datos provienen tanto de trabajo de campo como de una revisión de la literatura.

**Palabras clave:** Arquitectura arbórea, modelo arquitectónico, Península de Yucatán.

**Abstract:** Architectural models help to describe the development and build-up of tree crowns. This knowledge is indispensable for understanding the behavior of trees in the forest and is useful in studying the evolutionary relationships between taxa. This contribution presents a list of 108 tree species from the tree flora of the Yucatan Peninsula and their corresponding architectural models. These species represent 25% of the total number of species and of 68% of the families in the tree flora of the Peninsula. A total of 15 different architectural models were recognized. Data were acquired from field observations and literature study.

**Keywords:** Tree architecture, architectural model, Yucatan Peninsula.

El presente estudio resume el conocimiento actual sobre la arquitectura de especies arbóreas de la península de Yucatán. El conocimiento de la arquitectura arbórea es una herramienta útil en los siguientes tipos de estudios: (1) en estudios de ecología de árboles, el análisis de su arquitectura ayuda a conocer y diagnosticar parte de la historia de un árbol y su estado de vitalidad (*e.g.* Roloff, 1988; Gruber, 1994, 1995; Gleißner, 1998); (2) en estudios de botánica sistemática, la arquitectura es una herramienta para buscar y establecer relaciones evolutivas (*e.g.* Rossignol y Rossignol, 1985; Sanoja, 1992; Robson, 1993; Vester, 1999); (3) en estudios de taxonomía, es útil en el reconocimiento de especies (Keller, 1994, 1996); (4) en ecología, en el reconocimiento de patrones de desarrollo en la arquitectura de los árboles, ayuda a interpretar la dinámica del bosque (Oldeman, 1974; Torquebiau, 1981; Oldeman, 1990; Vester, 1997; Vester y Cleef, 1998). Durante la evolución, las formas de los árboles han ido cambiando en interacción con la estructura del bosque (Sanoja, 1992; Millet *et al.*, 1998; Vester, 1999).

El estudio de la arquitectura arbórea como método para analizar y entender el desarrollo biológico del árbol completo se estableció como disciplina a partir de los años 70, con el

ensayo sobre modelos arquitectónicos de Hallé y Oldeman (1970). Los autores proporcionaron el marco teórico para el estudio del crecimiento y el desarrollo del árbol, en términos de unidades biológicamente significativas y visualmente distinguibles; como resultado se generó la noción del árbol como una población (Torquebiau, 1979).

Un elemento clave en el estudio de la arquitectura arbórea es el reconocimiento de un patrón inicial de ramificación heredado, que se expresa entre la germinación y la floración, y que puede ser descrito como modelo arquitectónico (*e.g.* Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Bell, 1994; Hallé, 1995) o unidad arquitectónica (Barthélémy *et al.*, 1991; Edelín, 1991). Con base en el modelo arquitectónico se puede analizar cualquier árbol en cuanto a su historia de desarrollo, y hacer un diagrama del patrón de desarrollo de una especie desde árbol joven a senescente (*e.g.* Drenou, 1994; Grosfeld, 2002). Se usan los conceptos de reiteración (Oldeman, 1974), o la repetición del programa del modelo dentro del mismo árbol, y de metamorfosis (Hallé y Ng, 1981; Edelín, 1984), un proceso de reiteración programada en el desarrollo del árbol.

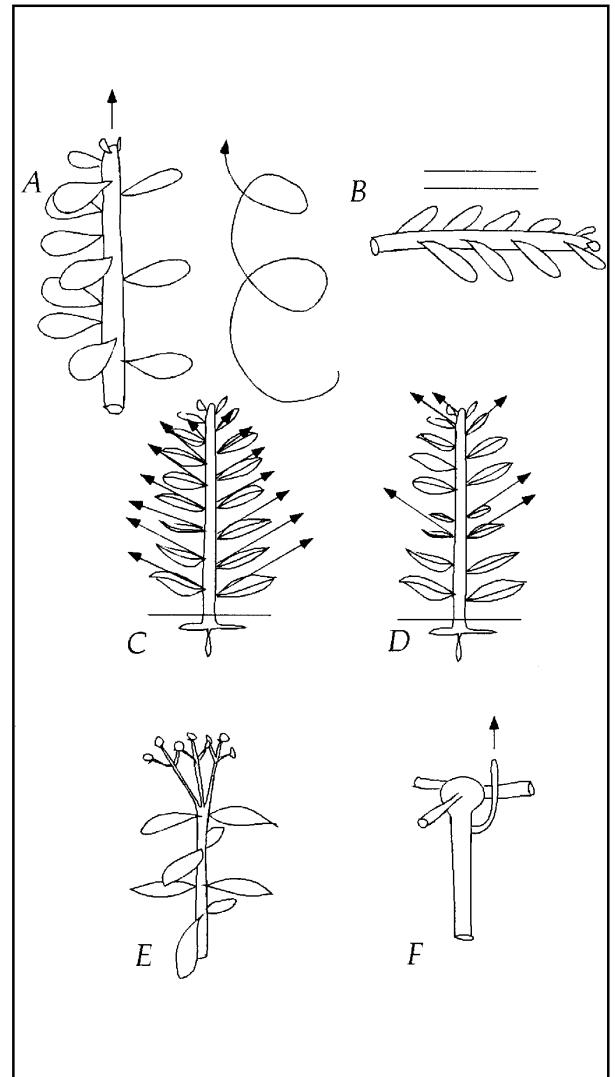
La arquitectura de una planta en un momento dado es la expresión del equilibrio entre los procesos de crecimiento

endógeno y las restricciones externas ejercidas por el ambiente (Barthélémy *et al.*, 1991). El objetivo del análisis arquitectónico es identificar los procesos endógenos que determinan la forma de un árbol.

Para entender la arquitectura de una planta se analiza la actividad de los meristemos, sobre todo de los apicales. La base para el análisis de los árboles son los ejes de crecimiento, producto de la actividad de un solo meristemo apical caulinar, con sus respectivas características en cuanto a orientación y posición de los órganos, como las hojas y las flores.

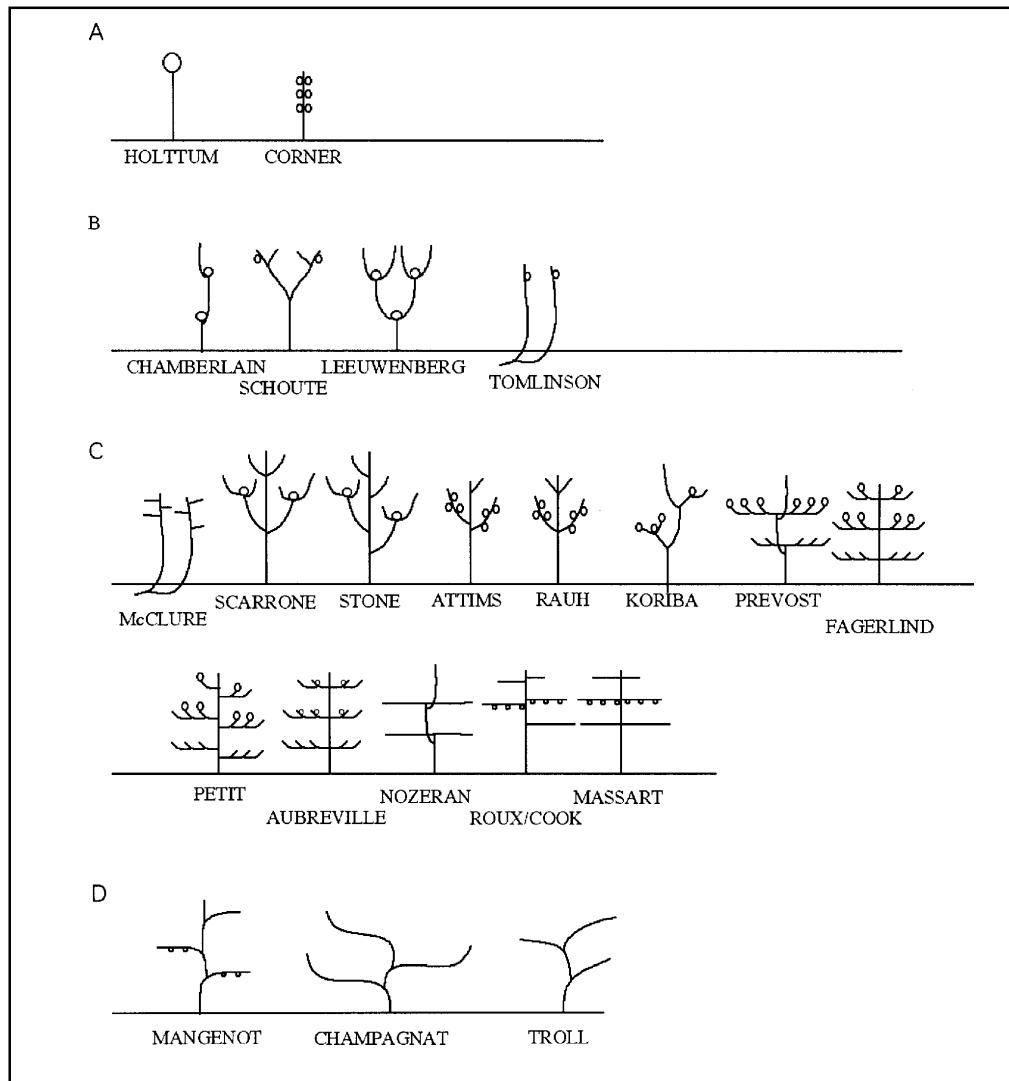
Se han distinguido los siguientes grupos de características para distinguir diferentes tipos de ejes (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy *et al.*, 1991):

- Diferenciación: Ortotropía (respuesta a la gravedad que produce un eje vertical), se reconoce por el desarrollo vertical y la orientación de las hojas en espiral (figura 1, a) o decusada, y plagiotropía (respuesta a la gravedad que produce un eje horizontal o oblicuo) con simetría dorsiventral (figura 1, b) y en forma extrema distica; existen muchas formas intermedias entre estos extremos. Debido a que se ha sugerido que el eje plagiótropo es más diferenciado que el eje ortotropo (*e.g.* Hallé *et al.*, 1978), en este texto se considera como eje plagiótropo a cada eje que tenga algún indicio de plagiotropía, ya sea por su orientación oblicua o por la orientación de las hojas en un plano. En algunos tipos de ejes la diferenciación cambia; estos ejes se conocen como ejes mixtos (Oldeman y Hallé, 1970; ver más adelante).
- Tipo de ramificación: presente o ausente, rítmica o continua. Muchas palmas y otras monocotiledóneas no muestran ninguna forma evidente de ramificación, ya que se forman por la actividad de un solo meristemo que no se ramifica. Otras plantas pueden tener tanto ejes que se ramifican como otros que no lo hacen. La ramificación puede tener lugar en todas las axilas de hojas que forma el meristemo (ramificación continua, figura 1, c), o puede ocurrir en zonas definidas y repetitivas a lo largo del eje (ramificación rítmica, figura 1, d).
- Tipo de crecimiento: rítmico o continuo. Se refiere a la actividad recurrente de crecimiento y descanso del meristemo apical, generalmente visible en la distribución de hojas pequeñas y grandes a lo largo del eje (figura 1, d). El ritmo en el crecimiento es diferente del ritmo en la ramificación. En la mayoría de las especies que muestran un crecimiento rítmico, su ramificación también es rítmica, pero algunas especies con un crecimiento continuo pueden mostrar ramificación rítmica (*e.g.* *Cecropia* spp.). Para la identificación del modelo arquitectónico, el ritmo en la ramificación tiene prioridad, ya que de alguna manera expresa una actividad rítmica del meristemo.
- Crecimiento determinado o crecimiento indeterminado. El primero se refiere a la conversión del meristemo apical en inflorescencia (figura 1, e), zarcillo, bola de parénquima (figura 1, f) u otra estructura que no permite que el eje se



**Figura 1.** Características de los ejes usados en el análisis arquitectónico. a) El eje ortotropo tiene una orientación vertical, con los apéndices en forma espiral. b) El eje plagiótropo tiene una orientación horizontal y los apéndices en un plano, muchas veces en dos filas. c) Ramificación continua. d) Ramificación rítmica. e) Crecimiento determinado; el eje termina en una inflorescencia. f) Crecimiento determinado, como en el modelo de Prevost, terminando en una bola de parénquima.

siguiente alargando. Los ejes con crecimiento indeterminado no tienen un fin en su funcionamiento de manera determinada. Un tronco o una rama formada por el encadenamiento de ejes con crecimiento determinado se conoce como simpodio, mientras que un tronco o rama formado por un solo eje indeterminado es un monopodio. Un simpodio también se puede formar por el encadenamiento de ejes mixtos (ver adelante).



**Figura 2.** Modelos arquitectónicos según Hallé *et al.* (1978). a) Modelos sin ramificación. b) Modelos ramificados sin diferenciación entre ejes. c) Modelos con diferenciación entre ejes; el modelo de Cook se diferencia del modelo de Roux en que las ramas plagiótropas son filoformes. d) Modelos con ejes mixtos, formando parte tronco, parte rama.

Las combinaciones de los ejes de diferentes tipos, considerándolos como clases (e.g. Robinson, 1996), y el orden en que aparecen en el árbol, están limitados en la naturaleza (figura 2). La caracterización del eje principal (que nace de la semilla) y sus ramificaciones de primer orden forman una combinación característica para una especie, la cual se conoce como modelo arquitectónico. Hasta ahora se han reconocido 23 modelos arquitectónicos diferentes (Hallé *et al.*, 1978). Sin embargo, el número de variantes es tan grande como el número de especies.

La existencia de modelos arquitectónicos intermedios se debe en gran parte a la capacidad de muchos árboles de

desarrollar estructuras repetitivas, cada uno repitiendo el modelo básico del árbol dentro del mismo árbol. Oldeman (1974) denominó este proceso como reiteración. El resultado de la reiteración es una copa mucho más grande y compleja de la que un cierto modelo básico puede producir por sí mismo, y asegura el reemplazo de partes dañadas de la copa. La reiteración se expresa en diferentes formas (De Castro e Santos, 1980; Edelín, 1984), una de ellas cambiando las características de los ejes secundarios a lo largo del eje principal. Esta forma de reiteración se denominó metamorfosis (Hallé y Ng, 1981; Edelín, 1984). Durante el proceso de la metamorfosis el árbol cambia de modelo arquitectónico. Una

forma de expresar este cambio es considerar el modelo como intermedio, la otra forma es describir la arquitectura de árbol con más detalle a través de su ciclo de vida.

En 1984, Edelín abandonó el uso del modelo arquitectónico como elemento básico de construcción y lo reemplazó por la unidad arquitectónica, concepto que describe en detalle todos los diferentes ejes presentes en una especie de árbol. Con el concepto de la unidad arquitectónica, cada especie es única. No obstante, el concepto de modelo arquitectónico (Hallé y Oldeman, 1970) es mucho más abstracto y por eso es más útil como descriptor general de los patrones de ramificación. En el análisis de la arquitectura de un árbol para un perfil de bosque (Vester, 1997; Vester y Cleef, 1998), por ejemplo, es suficiente reconocer y delimitar la secuencia de ramificación que se repite en el desarrollo del árbol, sin preocuparse por los detalles característicos de los ejes.

Hallé y Oldeman (1970) resaltaron que los modelos arquitectónicos no son categorías o clases, sino áreas de conglomeración en un continuo arquitectónico. De esta misma manera, los descriptores de los modelos, como por ejemplo plagiotropía y ortotropía, también son extremos en un continuo de diferenciación. Junto con la metamorfosis, la continuidad entre los descriptores es una causa de la existencia de modelos intermedios.

Con base en el número limitado de modelos y la gran cantidad de posibles combinaciones de tipos de ejes, Robinson (1996) diseñó un sistema simbólico basado en las mismas características. Este sistema tiene la ventaja de ser completamente sistemático y permite la discusión sobre los modelos teóricos, pero por el gran número de posibilidades no logra mostrar los patrones generales. En el presente estudio se usa el sistema de Hallé y Oldeman en su forma presentada en 1978 (Hallé *et al.*, 1978).

Parte del interés en los modelos arquitectónicos es su relación con la ecología (Hallé *et al.* 1978; Foresta, 1983; Vester, 1997; Vester y Cleef, 1998). A nivel global se ha notado que la mayor concentración de los modelos se encuentra en los trópicos. Hallé y Oldeman (1970) escribieron que la cantidad de modelos probablemente disminuye con el incremento del estrés del ambiente, así que se espera encontrar una riqueza menor en la selva mediana, por la pronunciada época de sequía que la caracteriza, en comparación con la selva amazónica.

## Materiales y métodos

Se presentan datos recolectados en el ejido El Refugio, aledaño a la reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, el ejido San Isidro Poniente, en el municipio de José María Morelos, Quintana Roo, en las afueras de Bacalar, Quintana Roo, y durante varias visitas al Jardín Botánico “Dr. Alfredo Barrera Marín” en Puerto Morelos, Quintana Roo, en el periodo 1998 - 2000. Las observaciones fueron realizadas en

uno o varios árboles de la misma especie de manera no sistemática, aprovechando cada árbol que mostrara los detalles necesarios para la identificación del modelo. También se presentan datos encontrados en la literatura (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978; Torquebiau, 1981; Borchert y Tomlinson, 1984; Oldeman, 1989; Vester, 1997; Echeverri-Gómez, 2000; Baltazar-Ramírez, 2001; Echeverri-Gómez, y Vester, 2001). La mayoría de las especies se observaron en la selva mediana subperennifolia (*sensu* Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963). Las observaciones se hicieron directamente en árboles pequeños y por medio de binoculares en árboles grandes. Se observaron varios individuos de la misma especie en diferentes fases de desarrollo, con el fin de acumular la información necesaria para determinar el modelo arquitectónico. De las especies cuya identidad era desconocida se tomaron muestras para su determinación, las cuales fueron depositadas en el herbario CICR de ECOSUR.

Para determinar el modelo arquitectónico se hicieron las siguientes observaciones: tipo de crecimiento, rítmico o continuo; tipo de ramificación, rítmica o continua; caracterización de los ejes principales, ortótropos, plagiótropos o mixtos; caracterización de los ejes secundarios: ortótropos, plagiótropos o mixtos; posición de las flores o inflorescencias, terminales o laterales. Las definiciones de Hallé *et al.* (1978) fueron usadas para la identificación de los modelos arquitectónicos (ver también figura 2). En las siguientes caracterizaciones se usó el concepto de eje en el sentido expuesto arriba, como el producto de un solo meristemo apical. El término tronco se refiere al eje o encadenamiento de ejes principales en el modelo. El término rama se refiere a la estructura secundaria axilar en el modelo. La mayoría de las veces, un árbol se construye por la superposición o multiplicación de réplicas del modelo denominadas reiteraciones (Oldeman, 1974).

### Modelos sin ramificación

Modelo de Holttum. Consta de un único meristemo que forma un solo eje no ramificado, con crecimiento determinado por una inflorescencia terminal.

Modelo de Corner. Crecimiento vegetativo de un solo meristemo que produce un eje no ramificado, con crecimiento indeterminado, en el cual la inflorescencia es lateral.

### Modelos ramificados sin diferenciación entre ejes

Modelo de Chamberlain. Superposición de ejes de crecimiento determinado formando un simpodio ascendente linear.

Modelo de Schoute. Crecimiento por medio de meristemos que forman ejes ortótropos o plagiótropos por dicotomía, es decir, la división del meristemo apical en dos nuevos meristemos equivalentes. Las inflorescencias son laterales. Este modelo fue observado en la palma *Hyphaea thebaica* Mart. en África y en las Cactaceae *Mammillaria*

*parkinsonii* Ehrenberg y *M. perbella* Hildmann en México (Hallé *et al.*, 1978).

Modelo de Leeuwenberg. Consta de ejes ortótropos equivalentes con crecimiento determinado por la producción de una inflorescencia terminal. La ramificación produce varios ejes equivalentes y a su vez ortótropos, con crecimiento determinado. La ramificación está relacionada con la inflorescencia, teniendo lugar después de la floración, y en posición distal, debajo de la inflorescencia, excepto en los ejes juveniles donde puede haber ramificación sin inflorescencia. En estos casos el meristemo terminal generalmente deja de funcionar.

Modelo de Tomlinson. Arquitectura que resulta del desarrollo repetitivo de ejes ortótropos equivalentes, ramificado basalmente. Las inflorescencias pueden ser terminales o laterales; el crecimiento de cada eje puede ser continuo o rítmico.

#### *Modelos con diferenciación entre ejes*

Modelo de McClure. Consta de dos tipos de ejes. Los tallos son ortótropos y se originan por ramificación basal; apicalmente presentan ramas plagiótropas. Ambos tipos de ejes tienen un crecimiento determinado y un alto grado de preformación. Esto último significa que en la yema ya están formados todas las partes de los ejes antes del crecimiento en extensión. Ecológicamente significa que durante la extensión, es decir, al “poner en su lugar” al eje, no puede haber ajustes mayores en la organización del eje.

Modelo de Scarrone. Arquitectura caracterizada por un tronco ortótropo con crecimiento rítmico, formando pseudoverticilos de ramas ortótropas y simpodiales por substitución, con inflorescencias terminales.

Modelo de Stone. Se forma por un tronco ortótropo con crecimiento continuo y ramas ortótropas, simpodiales por substitución. Las inflorescencias son terminales.

Modelo de Attims. Se forma por un eje principal ortótropo, con crecimiento y ramificación continua, y ramas también ortótropas. Las inflorescencias son laterales.

Modelo de Rauh. Arquitectura determinada por un tronco monopódico con crecimiento rítmico, el cual desarrolla pseudoverticilos de ramas morfogenéticamente iguales al tronco. Las flores o inflorescencias son siempre laterales.

Modelo de Koriba. Ejes ortótropos con diferenciación secundaria entre ellos. El primer eje es ortótropo con ramificación distal, produciendo una serie de ramas que en principio son equivalentes, y también ortótropas. Una de estas ramas se vuelve dominante, funcionando como eje de relevo; las otras funcionan como ramas. Las inflorescencias son terminales.

Modelo de Prevost. El tronco es un simpodio de ejes con crecimiento determinado. Generalmente los ejes terminan en una bola de parénquima. Las ramas se originan de silepsis en un área subapical restringida del tronco y son simpodios de ejes mixtos plagio-ortótropos (Oldeman y Hallé, 1980) con

crecimiento determinado, generalmente terminando en inflorescencia. Este modo de formación de ramas plagiótropas por ejes mixtos de crecimiento determinado es denominado plagiotropía por substitución (Hallé *et al.*, 1978). El tronco se forma por la superposición de ejes que son prolépticos y nacen debajo del vertílico de ramas.

Modelo de Fagerlind. Arquitectura caracterizada por un tronco monopodial (formado por un solo eje), ortótropo, con crecimiento rítmico y vertílicos o pseudovertílicos de ramas plagiótropas simpodiales. Cada rama se forma de modo plagiótropo por substitución.

Modelo de Petit. Arquitectura caracterizada por crecimiento continuo de un tronco monopodial, ortótropo, que produce continuamente ramas plagiótropas simpódicas con las hojas en una espiral, o decusadas con crecimiento determinado, terminando en inflorescencia (se trata de un simpodio plagiótropo por substitución).

Modelo de Aubreville. Arquitectura caracterizada por un tronco monopódico ortótropo con crecimiento rítmico y filotaxia en espiral o decusada. Este tronco lleva pseudoverticilos de ramas simpodiales, cada una constituida por ejes mixtos plagio-ortótropos (Oldeman y Hallé, 1980), con floración lateral. Este modo de formación de una rama plagiótropa por ejes de crecimiento indeterminado se denomina plagiotropía por aposición (Hallé *et al.*, 1978).

Modelo de Nozeran. Arquitectura caracterizada por un tronco ortótropo, simpodial, donde cada eje del simpodio muestra crecimiento determinado, generalmente en una bola de parénquima y en posición apical un vertílico de ramas plagiótropas; la plagiotropía está establecida por la posición de las hojas, no por aposición o substitución. El crecimiento de los dos tipos de ejes puede o no ser rítmico. Las ramas pueden ser simpódicas o monopódicas. La posición de la inflorescencia no influye en el modelo.

Modelo de Roux. Arquitectura determinada por un tronco ortótropo monopódico con crecimiento continuo; las ramas son plagiótropas y están insertadas continuamente. La ubicación de la inflorescencia no es relevante para este modelo.

Modelo de Cook. Es igual al modelo de Roux, pero las ramas son filiformes, es decir, que parecen hojas compuestas; tiene un crecimiento determinado sin formar simpodios.

Modelo de Massart. Arquitectura caracterizada por un tronco monopódico ortótropo, con crecimiento rítmico y filotaxia en espiral o decusada. Este tronco lleva pseudoverticilos de ramas plagiótropas. La posición de la inflorescencia no influye en el modelo.

#### *Modelos con ejes mixtos*

Modelo de Mangenot. Se define por ejes mixtos. El meristemo apical produce primero una parte basal vertical, luego una parte distal horizontal, muchas veces relacionada con cambios en su filotaxia, de espiral a dística, y de hojas pequeñas a grandes. La superposición indeterminada de tales

ejes, al nivel de la transición de vertical a horizontal, construye la arquitectura del árbol, con el tronco formado por el encadenamiento sucesivo de las partes próximas verticales de cada uno de los ejes. Las ramas resultan de las partes distales horizontales de cada eje.

Modelo de Champagnat. Se define por la superposición de ejes mixtos ortótropos. Las partes distales se vuelven péndulas y forman las ramas. Las partes próximas forman un tronco simpódico.

Modelo de Troll. Se define por ejes plagiótropos. La arquitectura está construida por la sobreposición continua de estos ejes. Los ejes principales construyen parte del tronco y parte de una rama; la parte próxima crece erecta (parte del tronco). La parte distal del eje forma la rama con o sin crecimiento determinado, y con ejes laterales en general sin formar una parte basal erecta.

La lista de las especies de árboles de la Península se tomó de Ibarra-Manríquez *et al.* (1995). Estos autores encontraron 437 especies de árboles en la región; la lista se restringe a las comunidades entre los límites políticos de los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo, en el territorio mexicano. La definición de árbol que utilizan estos autores se basó en las etiquetas de herbario, por lo que está basada en su tamaño y no en términos morfológicos estrictos (Hallé *et al.*, 1978). Sin embargo, dicha lista es la revisión más completa y reciente de los árboles de la Península de Yucatán.

## Resultados

En el apéndice 1 se presentan los modelos arquitectónicos de árboles incluidos en la lista de Ibarra-Manríquez *et al.* (1995), excluyendo arbustos, palmas pequeñas y lianas, aunque existe información sobre su arquitectura. Contiene 108 especies (92 géneros de 46 familias), de las cuales se conoce el modelo arquitectónico que representan. Este número de especies equivale a 25% de las 437 especies de árboles reconocidas por Ibarra-Manríquez *et al.* (1995). En 67% de las 68 familias arbóreas reconocidos por dichos autores se conocen modelos arquitectónicos de una o más especies.

Para algunas especies se ofrecen dos modelos. En estos casos la arquitectura de estas especies es intermedia entre ellos. Por ejemplo, *Pouteria campechiana* (modelo Rauh / Aubreville) muestra una arquitectura cuya organización de los ejes producidos por el eje principal no es estrictamente plagiótropa por aposición como se define en el modelo de Aubreville, expresada en especies como *Terminalia amazonia* o *Manilkara zapota*. Sin embargo, tampoco muestra una organización que refleje la del eje principal como en el modelo de Rauh.

## Discusión

De los 23 modelos descritos por Hallé *et al.* (1978) se han encontrado 15 modelos en las especies de la Península de

Yucatán. En comparación, entre 306 especies de 154 géneros y de 55 familias en la Amazonía colombiana se encontraron 17 modelos arquitectónicos (Vester, datos no publicados); es decir, sólo dos modelos más para casi el triple de especies, por lo cual se puede concluir de manera preliminar que la Península no es menos rica en modelos arquitectónicos que la selva amazónica, sino tal vez más rica. Al analizar cuáles modelos no se encontraron podemos obtener una idea más clara de la variedad en modelos arquitectónicos.

Los modelos que no se encontraron en la Península de Yucatán, pero sí en la Amazonía, son el modelo de Nozeran (para especies de *Theobroma*, *Sterculiaceae* y especies de *Mabea*, *Euphorbiaceae*) y el modelo de Prevost (en especies de *Cordia*, *Boraginaceae*). Estos modelos tienen en común que la construcción del tronco es simpodial, producida por ejes de crecimiento determinado y prolepsis. Debido a que las especies del género *Cordia* en la Península de Yucatán muestran un modelo que difiere del de Prevost, es posible que existan restricciones filogenéticas que afecten a estos patrones geográficos.

Los modelos encontrados más frecuentemente en la Península fueron el de Troll y el de Rauh. Estos modelos son abundantes tanto en el trópico como en zonas templadas, y su éxito en la naturaleza se debe, según Hallé *et al.* (1978), a su flexibilidad en la construcción de la estructura arbórea.

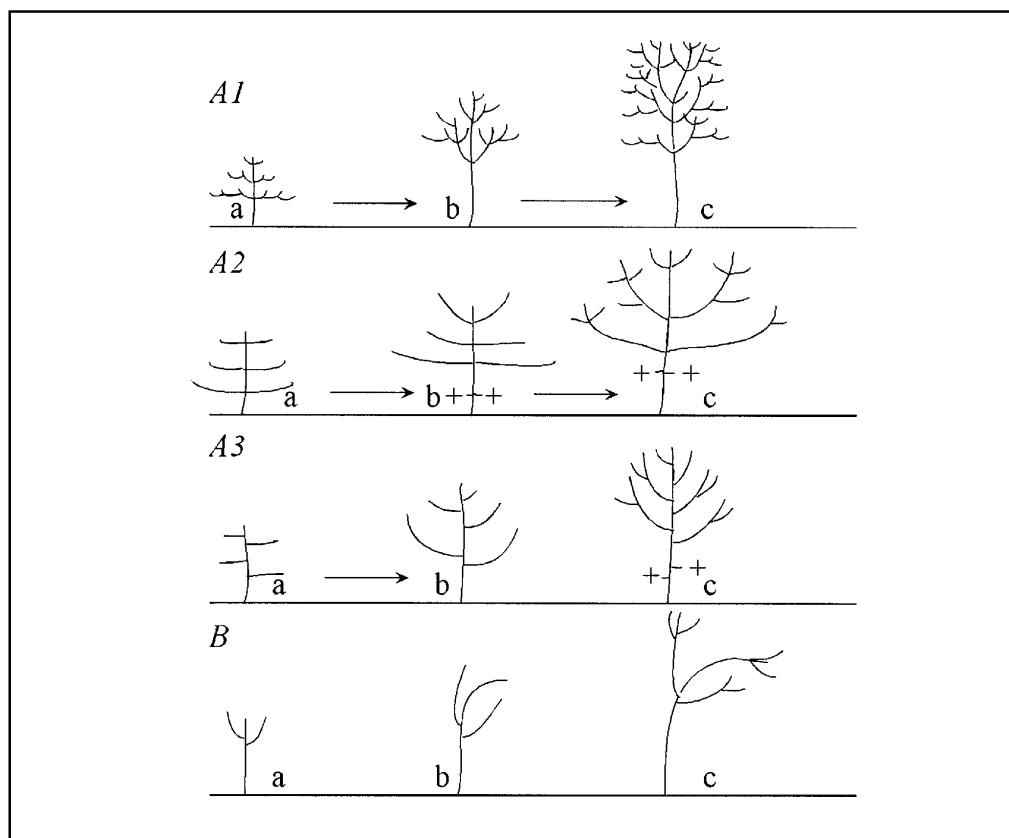
La ausencia de otros modelos en el apéndice 1 se explica en la mayoría de los casos por ser modelos típicos para arbustos o hierbas. El modelo de Stone es muy escaso en la naturaleza y se encuentra principalmente en el género *Pandanus* (Madagascar) y algunas hierbas, principalmente de la familia Asteraceae (Hallé *et al.*, 1978). Otro modelo muy escaso es el de Schoute que se limita a las monocotiledóneas y algunas especies de *Mammillaria* (Cactaceae) encontradas en México (Hallé *et al.*, 1978). El modelo de Holttum no fue registrado (apéndice 1); sin embargo, se encuentra en la mayoría de las especies de *Agave*, que crecen de forma natural en la Península de Yucatán. Este modelo también se encuentra más entre las hierbas que entre los árboles. El modelo de Tomlinson es escaso en árboles, por lo que no se registra en el apéndice 1; no obstante, en el género *Chamaedorea* es común. Esta forma de crecimiento se encontró en *Chamaedorea seifrizii*, nativa de la Península (H. Vester, obs. pers.). El modelo de McClure tampoco es característico en árboles; las plantas más grandes que muestran este modelo son los bambúes. El modelo de Chamberlain se encuentra en especies arbóreas del sotobosque y en hierbas. Torquebiau (1981) documentó este modelo para *Ouratea tuerckheimii* Donn. Sm. (Ochnaceae) en la selva de Los Tuxtlas (Veracruz), pero hasta ahora no se ha encontrado en especies de la Península. Los modelos de Prevost y Nozeran no son muy abundantes; algunas especies africanas y asiáticas de Apocynaceae muestran el modelo de Prevost. En la región neotropical el modelo de Prevost está representado principalmente por especies de *Cordia* (Hallé

et al., 1978, Vester, 1997) y *Euphorbia pulcherrima* (Hallé et al., 1978). El modelo de Nozeran se encuentra en varias especies de Euphorbiaceae y Sterculiaceae (Hallé et al., 1978). A excepción del modelo de Schoute, todos los mencionados probablemente se pueden encontrar en la península, más aún si se incluye los arbustos y las hierbas.

Los modelos intermedios que se encontraron se explican en parte por el proceso de metamorfosis. *Pouteria campechiana*, *Sideroxylon foetidissimum*, *Leucaena leucocephala* y *Pseudobombax ellipticum* son especies que muestran una arquitectura intermedia entre dos modelos, en la cual los ejes secundarios muestran un comportamiento de desarrollo plagiótropo al inicio de su crecimiento, pero que fácilmente se convierte en un comportamiento ortótropo. Este cambio ocurre en cada árbol en el transcurso de su vida y ayuda a establecer una copa más amplia (figura 3, a).

Otro grupo de árboles muestra una arquitectura intermedia entre dos modelos por causas relacionadas con el crecimiento secundario: *Lonchocarpus xul*, *L. castilloi*, *Bursera simaruba*, y *Protium copal*. Estas especies crecen al inicio de su vida según el modelo de Rauh, pero debido a causas fisiológicas no identificadas el crecimiento secundario que ayuda a mantener la posición vertical del eje principal no es suficiente, ocasionando la inclinación del eje, de manera que un eje secundario remplaza el eje principal en su función de crecimiento en altura, ajustándose de esta manera al modelo de Champagnat (figura 3, b).

Finalmente, hay un grupo de especies con arquitectura intermedia por causas de desarrollo, pero no directamente relacionado con la metamorfosis. En *Acacia cedilloi*, las primarias fases de desarrollo corresponden al modelo de Koriba, ya que el eje principal no logra mantenerse vivo;



**Figura 3.** Ejemplos de árboles que crecen con una arquitectura intermedia entre dos modelos arquitectónicos. (A) Arquitectura intermedia por causas de metamorfosis. A1 *Pouteria campechiana* y *Sideroxylon foetidissimum*, a) en el árbol joven, según el modelo de Aubreville, b) fase intermedia, c) en el árbol más desarrollado, según el modelo de Rauh. A2 *Pseudobombax ellipticum*, a) en el árbol joven se reconoce el modelo de Massart, b) fase intermedia, c) en el árbol maduro se nota el modelo de Rauh. A3 *Leucaena leucocephala*, a) el árbol joven crece según el modelo de Roux, b) fase intermedia, c) en el árbol maduro se reconoce el modelo de Attims. (B) Arquitectura intermedia por causas relacionadas al crecimiento secundario en *Lonchocarpus xul*, *L. castilloi* y *Bursera simaruba*, a) árbol joven según modelo de Rauh, b) fase intermedia, c) en el árbol más desarrollado se reconoce el modelo de Champagnat.

esto ocurre como una regla, no ocasionalmente. Sin embargo, después de establecer un cuerpo lo suficiente grande, aparece en su ramificación el modelo de Attims (Echeverry-Gómez y Vester, 2001). *Acacia dolichostachya* muestra algo parecido, aunque en este caso se trata de un cambio del modelo de Koriba al de Champagnat (Echeverry-Gómez y Vester, 2001).

#### Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por NASA, con el proyecto “Land cover and land use change of the Southern Yucatán Peninsular region” (Clark University, Harvard Forest, ECOSUR), el Jardín Botánico “Alfredo Barrera Marín” y el proyecto “Sinopsis paleo y actúo ecológico de Quintana Roo” (CONACyT 25035N). Agradezco a Silvia Torres y Francisco Xuluc por la identificación del material botánico, a Ingrid Olmsted, *in memoriam*, por sus comentarios al manuscrito y a Amparo Echeverry y Julio Espinosa por sus correcciones del español. Las observaciones de dos revisores y del editor ayudaron mucho en mejorar la versión final del manuscrito.

#### Literatura citada

- Baltazar-Ramírez J.O. 2001. Modelos arquitectónicos arbóreos en selva mediana subperennifolia secundaria y primaria, ejido X’Hazil Sur y anexos, Quintana Roo. Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, 27 pp.
- Barthélémy D., Edelín C. y Hallé F. 1991. Canopy architecture. En: Raghavendra A.S. Ed. *Physiology of Trees*, pp. 1-20, Wiley, Nueva York.
- Bell A.D. 1994. A summary of the branching process in plants. En: Ingram D.S. y Hudson A. Eds. *Shape and Form in Plants and Fungi*, pp. 119-142, Linnean Society Symposium Series No. 16. Academic Press, Oxford.
- Borchert R. y Tomlinson P.B. 1984. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* **71**:958-969.
- De Castro e Santos, A. 1980. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* **12**:187-194.
- Drenou C. 1994. Approche architecturale de la senescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales. Tesis de Doctorado, Universidad de Montpellier II, Montpellier, Francia, 261 pp.
- Echeverry-Gómez A. 2000. Desarrollo arquitectónico y variación morfológica de cuatro especies de leguminosas en la Península de Yucatán, México. Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, 46 pp.
- Echeverry-Gómez A. y Vester H.F.M. 2001. Desarrollo arquitectónico de tres especies de *Acacia*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **69**:7-14.
- Edelín C. 1984. L’architecture monopodiale: l’exemple de quelques arbres d’Asie tropicale. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier II, Montpellier, Francia, 258 pp.
- Edelín C. 1991. Nouvelle données sur l’architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d’organisation. En: Edelín C. Ed. *Colloque International sur l’Arbre; Biologie et Développement, Montpellier, Naturalia Monspeliensis, Edición especial*:127-154.
- Forest H. 1983. Le spectre architectural: aplicación à l’étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. *Adansonia* **3**:295-302.
- Gleißner P. 1998. Das Verzweigungsmuster ausgewählter Laubbaumarten und seine Veränderung durch nicht-patogene Schädigungen. *Palmarum Hortus Francofurtensis Scientific Report PHF* **6**:3-132.
- Grosfeld, J. 2002. Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic Serm et Bizarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M.Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D.Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 250 pp.
- Gruber F. 1994. Morphology of coniferous trees: possible effects of soil acidification on the morphology of Norway spruce and silver fir. En: Godbold D.L. y Hüttermann A. Eds. *Effects of Acid Rain on Forest Processes*, pp. 265-324, Wiley, Nueva York.
- Gruber F. 1995. Morphologie der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) II. Wurzelverzweigung, Architekturmödell und Kronenanalysen. *Flora* **190**:135-153.
- Hallé F. 1995. Canopy architecture in tropical trees: a pictorial approach. En: Lowman M.D. y Nadkarni N.M. Eds. *Forest Canopies*, pp. 27-44, Academic Press, San Diego.
- Hallé F. y Ng F.S.P. 1981. Crown construction in mature Dipterocarp trees. *The Malaysian Forester* **44**:222-233.
- Hallé F. y Oldeman R.A.A. 1970. *Essai sur l’architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. [Traducción al inglés 1975]. Penerbit University Malaya, Kuala Lumpur.
- Hallé F. Oldeman R.A.A. y Tomlinson P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer, Berlín.
- Ibarra-Manríquez G., Villaseñor J.L. y Durán-García R. 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**:49-77.
- Keller R. 1994. Neglected vegetative characters in field identification at the supraspecific level in woody plants: phyllotaxy, serial buds, syllepsis and architecture. *Botanical Journal of the Linnean Society* **116**:33-51.
- Keller R. 1996. Identificación de las tribus de leguminosas leñosas en América tropical mediante el uso de caracteres vegetativos: propuesta de una clave de campo. *Acta Botanica Venezolana* **19**:1-24.
- Millet J., Bouchard A. y Edelín C. 1998. Plant architecture and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta Biotheoretica* **46**:1-22.
- Miranda F. y Hernández-Xolocotzi E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Oldeman R.A.A. 1974. *L’architecture de la forêt guyanaise*. ORSTOM, Mémoire No. 73, París.
- Oldeman R.A.A. 1989. Biological implications of leguminous tree architecture. En: Stirton C.H. y Zarucchi J.L. Eds. *Advances in Legume Biology. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* **29**:17-34.
- Oldeman R.A.A. 1990. *Forests: Elements of Silvology*. Springer, Berlín.
- Oldeman R.A.A. y Hallé F. 1980. Sobre ejes mixtos plagioclinos.

- ortótopos en algunos árboles tropicales. *Wageningen Agricultural University, Miscellaneous Papers* **19**:281-287.
- Robinson D.F. 1996. A symbolic framework for the description of tree architectural 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.
- Roloff A. 1988. *Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemässigten Breiten*. Habilitationsschrift, Universität Göttingen, Göttingen, Alemania.
- Rossignol L. y Rossignol M. 1985. Architecture et tendances évolutives dans le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *Adansonia* **1**:67-80.
- Sanoja E. 1992. Essai d'application de l'architecture vegetale a la systematique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae. Tesis doctoral, Université de Montpellier II, Montpellier, Francia, 404 pp.
- Torquebiau E. 1979. The reiteration of the architectural model, a demographic approach to the tree. Tesis de Maestría, Academie de Montpellier, Montpellier, 51 pp.
- Torquebiau E. 1981. Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Tesis Doctoral, Académie de Montpellier, Montpellier, Francia, 51 pp.
- 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 Doctoral, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam, Holanda, 180 pp.
- Vester H.F.M. 1999. Architectural diversification within the genus *Vismia* (Clusiaceae) in Amazonian rain forest (Araracuara, Colombia). En: Kurmann M.H. y Hemsley, A.R. Eds. *The Evolution of Plant Architecture*, pp. 147-158, Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido.
- Vester H.F.M. y Cleef A.M. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development: a case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* **193**:75-97.

**Apéndice 1.** Especies arbóreas con modelos arquitectónicos conocidos en la flora de la Península de Yucatán (nomenclatura y orden del listado según Ibarra-Manríquez *et al.*, 1995). Los modelos arquitectónicos van acompañados por una referencia a la literatura (e.g. Hallé *et al.*, 1978), a una muestra de herbario (e.g. Vester # 984), o a una observación de campo, indicada por el observador, el lugar y el año (e.g. Vester, JBPM, 2000); JBPM = Jardín Botánico Puerto Morelos; FCP = Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, México. El asterisco (\*) indica una especie no considerado por Ibarra-Manríquez *et al.* (1995), pero que claramente es un árbol.

| Taxón  | Modelo arquitectónico / cita, voucher u observación |
|--|---|
| <b>GYMNOSPERMAE</b>  |   |
| <b>PINACEAE</b>  |   |
| <i>Pinus caribea</i> Morelet   | RAUH (Hallé <i>et al.</i> , 1978)                   |
| <b>ANGIOSPERMAE - Magnoliopsida</b>  |   |
| <b>ANACARDIACEAE</b>   |   |
| <i>Astronium graveolens</i> Jacq.  | SCARRONE (Vester, JBPM, 2000)                       |
| <i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urb.   | RAUH (Vester # 984)                                 |
| <i>Spondias mombin</i> L.  | SCARRONE (Hallé <i>et al.</i> , 1978)               |
| <b>ANNONACEAE</b>  |   |
| <i>Annona reticulata</i> L. var <i>primigenia</i><br>(Standl. et Steyermark) Lundell | TROLL (Vester y Xuluc # 1034, # 1037)               |
| <i>Mosannona depressa</i> (Baill.) Chatrou   | ROUX (Vester y Xuluc #1033, #1038)                  |
| <b>APOCYNACEAE</b>   |   |
| <i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg.   | MASSART (Hallé <i>et al.</i> , 1978)                |
| <i>Plumeria obtusa</i> L.  | LEEUWENBERG (Vester, JBPM, 1998)                    |
| <i>Plumeria rubra</i> L.   | LEEUWENBERG (Hallé <i>et al.</i> , 1978)            |
| <i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson                                    | KORIBA (Torquebiau, 1981)                           |
| <i>Thevetia ahouai</i> (L.) DC.  | SCARRONE (Vester, Calakmul, 1999)                   |
| <i>Thevetia gaumeri</i> Hemsl.   | SCARRONE (Vester, JBPM, 1998)                       |
| <b>ARALIACEAE</b>  |   |
| <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch.                                   | SCARRONE (Baltazar-Ramírez, 2001)                   |
| <b>BIGNONIACEAE</b>  |   |
| <i>Crecentia cujete</i> L.   | CHAMPAGNAT (Hallé <i>et al.</i> , 1978)             |
| <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A.DC.  | LEEUWENBERG (Borchert y Tomlinson, 1984)            |
| <b>BIXACEAE</b>  |   |
| <i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.                                     | KORIBA (Hallé <i>et al.</i> , 1978)                 |
| <b>BOMBACACEAE</b>   |   |
| <i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.  | MASSART (Hallé <i>et al.</i> , 1978)                |
| <i>Pachira aquatica</i> Aubl.  | AUBREVILLE (Hallé <i>et al.</i> , 1978)             |
| <i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand  | MASSART / RAUH (Vester, JBPM, 1998)                 |
| <i>Quarararibea funebris</i> (Llave) Vischer   | MASSART (Torquebiau, 1981)                          |
| <b>BORAGINACEAE</b>  |   |
| <i>Cordia alliodora</i> (Ruiz et Pav.) Oken  | FAGERLIND (Hallé <i>et al.</i> , 1978)              |
| <i>Cordia gerascanthus</i> L.  | FAGERLIND (Vester, JBPM, 1999)                      |
| <i>Cordia sebestena</i> L.   | FAGERLIND (Vester, JBPM, 1999)                      |
| <b>BURSERACEAE</b>   |   |
| <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.   | RAUH/CHAMPAGNAT (Vester # 1003)                     |
| <i>Protium copal</i> (Schltdl. et Cham.) Engl.                                       | RAUH/SCARRONE (Vester, JBPM, 1998)                  |
| <b>CAESALPINIACEAE</b>   |   |
| <i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm.   | TROLL (Vester, JBPM, 1998)                          |

MODELOS ARQUITECTÓNICOS EN ÁRBOLES DE YUCATÁN

| Taxón  | Modelo arquitectónico / cita, voucher u observación  |
|--|--|
| <i>Caesalpinia mollis</i> (Kunth) Spreng.<br><i>Cathartocarpus grandis</i> (L.f.) Pers.<br><i>Cynometra retusa</i> Britton et Rose<br><i>Haematoxylon campechianum</i> L.<br><i>Hymenaea courbaril</i> L.<br><i>Senna racemosa</i> (Mill.) Irwin et Barneby  | TROLL (Vester, JBP, 1998)<br>TROLL (Oldeman, 1989)<br>TROLL (Torquebiau, 1981)<br>CHAMPAGNAT (Echeverry-Gómez, 2000)<br>TROLL (Hallé y Oldeman, 1970)<br>PETIT (Vester, JBP, 1999)   |
| CAPPARIDACEAE<br><i>Capparis cynaphalophora</i> L.   | ROUX (Vester, JBP, 1998)   |
| CARICACEAE<br><i>Carica papaya</i> L.  | CORNER (Hallé <i>et al.</i> , 1978)  |
| CECROPIACEAE<br><i>Cecropia peltata</i> L.   | RAUH (Hallé <i>et al.</i> , 1978)  |
| CLUSIACEAE<br><i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Triana et Planch.  | ROUX (Torquebiau, 1981)  |
| COMBRETACEAE<br><i>Bucida buceras</i> L.<br><i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Exell   | AUBREVILLE (Vester <i>et al.</i> # 969)<br>AUBREVILLE (Vester, 1997)   |
| EUPHORBIACEAE<br><i>Croton cf. reflexifolius</i> Kunth<br><i>Jatropha gaumeri</i> Greenm.<br><i>Drypetes laterifolia</i> (Sw.) Krug et Urb.  | SCARRONE (Navarro & Vester # 555)<br>SCARRONE (Vester, Calakmul y Chetumal, 2000)<br>ROUX (Vester, JBP, 1998)  |
| FABACEAE<br><i>Andira inermis</i> (Sw.) Kunth<br><i>Erythrina standleyana</i> Krukoff et Barneby<br><i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Steud.<br><i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.<br><i>Lonchocarpus xul</i> Lundell<br><i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.<br><i>Swartzia cubensis</i> (Britton et Wilson) Standl. | CHAMPAGNAT (Hallé y Oldeman, 1970)<br>CHAMPAGNAT (Vester, JBP, 1998)<br>CHAMPAGNAT (Según descripción en Oldeman, 1989)<br>RAUH / CHAMPAGNAT (Vester, Calakmul, 1998)<br>RAUH / CHAMPAGNAT (Baltazar-Ramírez, 2001)<br>TROLL (Vester, Calakmul, 1998)<br>TROLL (Vester, JBP, 1998) |
| FLACOURTIACEAE<br><i>Laetia thamnia</i> L.<br><i>Muntingia calabura</i> L.<br><i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton et Millsp.  | ROUX (Vester y Xuluc # 1048)<br>TROLL (Hallé <i>et al.</i> 1978)<br>ROUX (Vester, Calakmul, 1998)  |
| ICACINACEAE<br><i>Ottoschulzia pallida</i> Lundell   | TROLL (Vester, JBP, 1998)  |
| LAURACEAE<br><i>Nectandra coriacea</i> (Sw.) Griseb.   | ROUX (Vester y Xuluc # 1047)   |
| MALPIGHIACEAE<br><i>Malpighia glabra</i> L.<br><i>Byrsinima crassifolia</i> (L.) Kunth   | cf. CHAMPAGNAT (Vester,<br>FAGERLIND (Baltazar-Ramírez, 2001)  |
| MALVACEAE<br><i>Hampea trilobata</i> Standl.   | RAUH (Vester, JBP, 2000)   |
| MELIACEAE<br><i>Cedrela odorata</i> L.   | SCARRONE (Vester, FCP, 1999)   |

| Taxón  | Modelo arquitectónico / cita, voucher u observación  |
|--|--|
| <i>Swietenia macrophylla</i> King<br><i>Trichilia hirta</i> L.   | RAUH (Hallé <i>et al.</i> , 1978)<br>RAUH (Vester, Calakmul, 1999)   |
| MIMOSACEAE<br><i>Acacia cedilloi</i> Rico<br><i>Acacia collinsii</i> Saff.<br><i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.<br><i>Acacia dolichostachya</i> S.F.Blake  | KORIBA / ATTIMS (Echeverry-Gómez y Vester, 2001)<br>MANGENOT (Echeverry-Gómez y Vester, 2001)<br>MANGENOT (Vester, Bacalar, 2001)<br>KORIBA / CHAMPAGNAT (Echeverry-Gómez y Vester, 2001)<br>CHAMPAGNAT (Vester # 945)<br>TROLL (Vester # 947; Vester y Xuluc # 1045)<br>TROLL (Vester y Xuluc # 1044)<br>TROLL (Vester, JBP, 1998)<br>ROUX / ATTIMS (Vester, Bacalar, 1998)<br>TROLL (Vester # 985)<br>CHAMPAGNAT (Vester # 949)<br>TROLL (Vester, JBP, 1998) |
| <i>Acacia glomerosa</i> Benth.<br><i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. et Cham.) Benth.<br><i>Calliandra belizensis</i> (Britton et Rose) Standl.<br><i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton et Rose<br><i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit<br><i>Lysiloma latifolium</i> (L.) Benth.<br><i>Mimosa bahamensis</i> Benth.<br><i>Zygia stevensonii</i> (Standl.) Record |  |
| MORACEAE<br><i>Brosimum alicastrum</i> Sw.<br><i>Castilla elastica</i> Cerv.<br><i>Ficus citrifolia</i> Mill.<br><i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn.Sm.   | TROLL (Torquebiau, 1981)<br>COOK (Hallé <i>et al.</i> , 1978)<br>RAUH (Hallé <i>et al.</i> , 1978)<br>ROUX (Torquebiau, 1981)  |
| MYRICACEAE<br><i>Myrica cerifera</i> L.  | RAUH (Hallé <i>et al.</i> , 1978)  |
| MYRSINACEAE<br><i>Parathesis cubana</i> (DC.) Molinet et M. Gómez  | SCARRONE (Vester, JBP, 1998)   |
| MYRTACEAE<br><i>Calyptranthes pallens</i> Griseb.<br><i>Psidium guajava</i> L.   | ROUX (Vester, JBP, 1998)<br>TROLL (Vester, JBP, 1999)  |
| OCHNACEAE<br><i>Ouratea</i> sp.  | ROUX (Vester <i>et al.</i> # 967)  |
| POLYGONACEAE<br><i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.<br><i>Coccoloba reflexiflora</i> Standl.<br><i>Coccoloba spicata</i> Lundell<br><i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe   | MANGENOT (Vester, Calakmul y JBP, 1998)<br>ROUX (Vester, Calakmul, 1998)<br>ROUX (Vester, FCP, 2000)<br>CHAMPAGNAT (Vester y Xuluc # 1058)   |
| RHAMNACEAE<br><i>Colubrina arborescens</i> (Mill.) Sarg.   | ROUX (Vester # 952, # 953)   |
| RHIZOPHORACEAE<br><i>Rhizophora mangle</i> L.  | ATTIMS (Hallé <i>et al.</i> , 1978)  |
| RUBIACEAE<br><i>Alseis yucatanensis</i> Standl.  | SCARRONE (Baltazar-Ramírez, 2001)  |
| RUTACEAE<br><i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp.  | RAUH (Baltazar-Ramírez, 2001)  |
| SAPINDACEAE<br><i>Exothea diphylla</i> (Standl.) Lundell   | CHAMPAGNAT (Baltazar-Ramírez, 2001)  |

| Taxón   | Modelo arquitectónico / cita, voucher u observación  |
|---|--|
| SAPOTACEAE  |  |
| <i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee<br><i>Manilkara zapota</i> (L.) van Royen<br><i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni<br><i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq.<br><i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam. | TROLL (Vester, Calakmul, 1998)<br>AUBRÉVILLE (Vester, Bacalar, 1998)<br>RAUH / AUBRÉVILLE (Vester, Calakmul, 1998)<br>RAUH / AUBREVILLE (Vester, J BPM, 1998)<br>AUBREVILLE (Vester y Macario # 974) |
| SIMAROUBACEAE   |  |
| <i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.<br><br><i>Picramnia antidesma</i> Sw.<br><i>Simarouba glauca</i> DC.  | LEEUWENBERG (Vester, San Isidro poniente, Mpio. José María Morelos, 2000)<br>TROLL (Vester, J BPM, 1998)<br>SCARRONE (Hallé et al., 1978)  |
| SOLANACEAE  |  |
| <i>Solanum erianthum</i> D. Don   | LEEUWENBERG (Hallé et al., 1978; Vester # 994)   |
| STERCULIACEAE   |  |
| <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.   | ROUX (Hallé et al., 1978)  |
| TILIACEAE   |  |
| <i>Luehea speciosa</i> Willd.   | TROLL (Hallé et al., 1978)   |
| ULMACAE   |  |
| <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume   | ROUX (Hallé et al., 1978)  |
| VERBENACEAE   |  |
| <i>Avicennia germinans</i> (L.) L.<br><i>Vitex gaumeri</i> Greenm.  | ATTIMS (Hallé et al., 1978)<br>RAUH (Vester, J BPM, 1999)  |
| ZYGOPHYLLACEAE  |  |
| <i>Guaiacum sanctum</i> L.  | TROLL (Vester, J BPM, 1999)  |
| <b>ANGIOSPERMAE - Liliopsida</b>  |  |
| ARECACEAE   |  |
| <i>Coccothrinax readii</i> H.J. Quero<br><i>Roystonea regia</i> (Kunth) O.F. Cook<br><i>Thrinax radiata</i> Lodd. ex Schult. et Schult. f.<br><i>Sabal yapa</i> C. Wright ex Becc.                                      | CORNER (Vester, J BPM, 1998)<br>CORNER (Hallé et al., 1978)<br>CORNER (Vester, J BPM, 1998)<br>CORNER (Vester, Calakmul, 1999)   |
| NOLINACEAE  |  |
| <i>Beaucarnea pliabilis</i> (Baker) Rose  | LEEUWENBERG (Vester, J BPM, 1999)  |