



Boletín de la Sociedad Botánica de México

ISSN: 0366-2128

victoria.sosa@inecol.edu.mx

Sociedad Botánica de México

México

Echeverry Gómez, Amparo; F.M. Vester, Henricus  
Desarrollo Arquitectónico de Tres Especies de Acacia  
Boletín de la Sociedad Botánica de México, núm. 69, 2001, pp. 7-14  
Sociedad Botánica de México  
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57706901>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en 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

## DESARROLLO ARQUITECTÓNICO DE TRES ESPECIES DE ACACIA

AMPARO ECHEVERRY GÓMEZ Y HENRICUS F.M. VESTER

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), carretera Chetumal-Bacalar km 2, Zona industrial número 2, Chetumal, Quintana Roo, México. email: hvester@ecosur-qroo.mx, Tel. 52 98383 21666 Ext.241, fax 52 98383 20447

**Resumen:** Existen pocos estudios sobre el desarrollo vegetativo de árboles de la familia de las leguminosas. Para poder interpretar la evolución de diferentes patrones de desarrollo se requiere el estudio de especies taxonómicamente cercanas. Se analizaron tres especies de *Acacia* (*A. collinsii*, *A. cedilloi* y *A. dolichostachya*), que a simple vista crecen según los modelos arquitectónicos de Champagnat y Troll, para contestar en un futuro preguntas sobre la relación evolutiva entre estos modelos. Se describe el desarrollo arquitectónico de estas especies. Se encontró que su patrón corresponde a combinaciones de modelos arquitectónicos, y que los ejes mixtos plagiotropos en *A. collinsii* son reemplazados por ejes ortótropos durante el desarrollo del árbol. Esta observación abre una discusión sobre el origen evolutivo del eje mixto.

**Palabras clave:** *Acacia collinsii*, *A. cedilloi*, *A. dolichostachya*, arquitectura, modelos arquitectónicos

**Abstract:** Studies about the vegetative development of Legume trees are relatively rare. In order to infer about the evolution of different development patterns a study of taxonomically related species is required. We analyzed three species of *Acacia* (*A. collinsii*, *A. cedilloi* and *A. dolichostachya*) which according to preliminary observations show branching patterns as defined in the architectural model of Troll or Champagnat in order to answer the question which is the evolutionary relation between these models. We describe the development pattern of these species and found that a combination of architectural models is needed to do so. We found that mixed plagiotropic axes in *A. collinsii* are relayed by orthotropic axes during development and open a discussion to the evolutionary origin of the mixed axis.

**Keywords:** *Acacia collinsii*, *A. cedilloi*, *A. dolichostachya*, architecture, architectural models

Los estudios arquitectónicos que se han llevado a cabo en especies de leguminosas son escasos en relación con el tamaño de la familia. Puede citarse el trabajo sobre las implicaciones biológicas de la arquitectura de leguminosas arbóreas (Oldeman, 1989) y las descripciones del desarrollo arquitectónico de *Faidhieberba albida* (del.) A. Chev. (Sterck, *et al.*, 1991), *Parkia biglobosa* R. Br. Ex G. Don. (Binnekamp, 1992) algunas especies en el género *Inga* (Poncy, 1985), *Inga megaphylla* (Vester y Poncy, 1995), *Acacia auriculiformis* (Edelín, 1984) y de *Clathrotropis macrocarpa* (Vester, 1997). En la Península de Yucatán se ha determinado (Vester, en prep.) el modelo arquitectónico de 23 de las 79 especies de leguminosas que anota Ibarra – Manríquez *et al.* (1995).

Algunos estudios morfológicos llevados a cabo en leguminosas se refieren a la arquitectura: el estudio

de la filotaxia en el género *Cassia* (Dormer, 1953), el valor taxonómico de la estructura de los vástagos (Dormer, 1945), la morfología vegetativa como una guía para la clasificación de Papilionatae (Dormer, 1946), la morfología de las formas juveniles (Poncy, 1985) y el uso de los caracteres vegetativos para la identificación de las tribus de leguminosas leñosas en América tropical (Keller, 1996).

Arquitectónicamente las leguminosas presentan ocurrencia frecuente de dos modelos muy parecidos: el de Champagnat y el de Troll. Ambos modelos están formados por la superposición simpódica de ejes mixtos; ortótropos en el modelo de Champagnat y plagiotropos en el modelo de Troll. Algunas veces estos modelos se encuentran en el mismo género lo que hace pensar que evolutivamente debe existir una relación entre dichos modelos. El género *Inga* por

ejemplo contiene, principalmente, especies que crecen según el modelo de Troll (Poncy, 1985). Pero en el sotobosque de la selva amazónica se encontró una especie que crece según el modelo de Champagnat (Vester y Poncy, 1995). Una posible relación entre estos modelos es que ambos surgen de un mismo modelo ancestral.

Las primeras observaciones de campo en varias especies de *Acacia* muestran que el mismo fenómeno ocurre en este género: la presencia del modelo de Champagnat y el de Troll.

Con miras hacia estudios filogenéticos que pueden indicar el papel de la arquitectura en la evolución se estudió la arquitectura de tres especies del género *Acacia* que corresponden a los modelos de Champagnat o Troll, las variaciones que existen y los comportamientos transicionales con otros modelos.

### Arquitectura arbórea

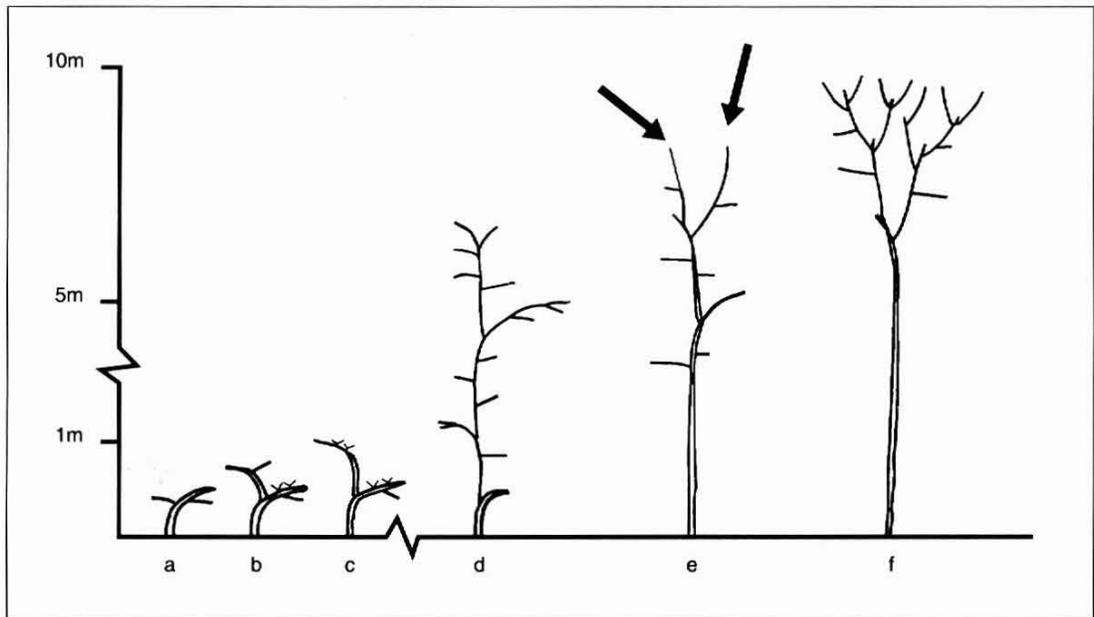
La morfogénesis de los vegetales leñosos reposa sobre la existencia de dos procesos distintos y complementarios: la expresión del modelo arquitectónico como un programa de ramificación y diferenciación de ejes y la reiteración de este programa dentro de la estructura del árbol (Edelín, 1986).

Existen solamente 23 modelos arquitectónicos (Hallé *et al.*, 1978), pero la variedad es mucho ma-

yor. Para poder describir diferencias arquitectónicas más detalladas Edelín (1984) definió la unidad arquitectónica como la expresión específica de un modelo en una especie dada; es decir dos especies que presenten el mismo modelo pueden presentar unidades arquitectónicas diferentes (ver también Hallé, 1995).

**Ejes.** La ortotropía y la plagiotropía son dos estados extremos sobre un continuo de diferenciación morfológica de los ejes que forman una planta. Los ejes ortótropos tienen una dirección vertical de crecimiento, presentan simetría radial y una filotaxia espiralada u opuesta-decusada; los ejes plagiótropos tienen una dirección horizontal de crecimiento, presentan simetría bilateral y filotaxia dística o una orientación secundaria dorsiventral de hojas (e.g. Hallé *et al.*, 1978; Millet *et al.*, 1998). Un eje mixto, es un eje que presenta una parte basal vertical en el papel de tronco y una parte distal horizontal, en el papel de rama, separadas por una curva de radio variable (Hallé y Oldeman, 1970).

**Organización.** La superposición de ejes mixtos conduce a una estructura simpodial. Aunque la distinción simpodio/monopodio es propia para el análisis morfológico y morfogenético, no describe efectivamente la organización de los ejes en la formación del árbol.



**Figura 1.** Arquitectura y desarrollo de *Acacia collinsii* Saff. a, b y c: plántula. a: eje A1 (doble línea) con ramificación A3; b y c: Eje A1 con relevo, A3 y ejes cortos (línea delgada en forma v); d y e: árbol juvenil. d: superposición de ejes mixtos con A3 (no se dibujaron los A4); e: aparición de A2 (flechas). f: árbol maduro.

Árboles contruidos con simpodios pueden tener la misma organización que un árbol monopódico. Para caracterizar las relaciones que existen entre los ejes de una planta cuya construcción puede ser monopodial o simpodial, Edelín (1991) introduce el concepto de Plan de Organización y sus dos estados estructurales posibles: jerarquía y poliarquía. En una organización jerárquica todos los ejes son interdependientes, las correlaciones morfogenéticas fuertes que se establecen entre ellos conduce a su diferenciación en órganos especializados dispuestos jerárquicamente. En una organización poliárquica, el sistema ramificado está formado de ejes o complejos de ejes equivalentes, los cuales poseen una morfología idéntica y autonomía de funcionamiento.

#### Materiales y métodos

Esta investigación se llevó a cabo en y alrededor del Jardín Botánico Dr. Alfredo Barrera Marín localizado en la zona norte del estado de Quintana Roo, 34 km al sur de Cancún. Sus coordenadas geográficas aproximadas son 20° 50' latitud norte y 86° 53' longitud oeste; la altitud aproximada es de 3 msnm (Sánchez y Escalante, 2000). El jardín tiene una extensión de 65 ha y está cubierto, principalmente, por selva mediana subperennifolia. La geomorfología muestra un paisaje cárstico plano, con micro relieve determinado por una gran cantidad de roca caliza aflorante y un buen número de concavidades causadas por la solución de la caliza. Los suelos son someros, correspondiendo a litosoles y rendzinas. El clima es del tipo Awo (X')I' según el sistema de Köppen, es decir, cálido subhúmedo con lluvias en verano (Sánchez y Escalante, 2000).

Se seleccionaron 3 especies que a primera vista crecen según los modelos de Troll o de Champagnat: *Acacia collinsii* Saff. (modelo de Troll), *Acacia cedilloi*

L. Rico (especie endémica de la Península de Yucatán, modelo de Champagnat) y *Acacia dolichostachya* S.F. Blake (modelo de Troll). *Acacia collinsii* y *Acacia cedilloi* son especies del subgénero *Acacia* (Rico, 1994), *Acacia dolichostachya* pertenece al subgénero *Aculeiferum*.

En cada una de las especies, el número de individuos por muestra varió de acuerdo a la complejidad de sus características arquitectónicas. La complejidad arquitectónica de la especie está determinada por la cantidad de tipos de ejes, la variedad entre individuos y la facilidad de reiteración. Se dibujaron y midieron un total de 105 individuos: *A. collinsii* (40), *A. cedilloi* (30) y *A. dolichostachya* (35).

Para caracterizar el desarrollo arquitectónico de cada especie, se describieron los diferentes tipos de ejes presentes en cada caso y el orden de aparición de los mismos. La descripción de los ejes se basó en características morfológicas que están relacionadas con la diferenciación del eje: orientación y tipo de crecimiento, tipo de ramificación, filotaxia, simetría, longitud, crecimiento secundario y presencia de inflorescencias (Barthélémy *et al.*, 1989).

El orden de aparición de los ejes y la secuencia de las diferentes fases se analizó en campo por medio de la morfología y se representa en dibujos a escala de individuos en todos los estados de desarrollo. El desarrollo se esquematizó para formar un diagrama arquitectónico (Edelín, 1977; Barthélémy, 1988). Los resultados fueron validados en el campo verificando que todos los individuos encontrados compartían el patrón de desarrollo propuesto.

En individuos pequeños las observaciones se hicieron directamente; a menudo fue necesario el uso de lupa para verificar detalles morfológicos relevantes. En árboles grandes fue necesario el uso de binoculares. En estos últimos se tomaron las siguientes medidas: diámetro a la altura del pecho (DAP) o

**Cuadro 1.** Descripción de los ejes que forman la unidad arquitectónica de *Acacia collinsii* Saff.

	A1	A2	A3	A4
Naturaleza	Simpodio mixto orto-plagiótropo	monopodio ortótropo	simpodio plagiótropo	monopodio ortótropo
Filotaxia	espiral	espiral	espiral	espiral
Simetría	bilateral	radial	bilateral	bilateral
Crecimiento	continuo	continuo	continuo	continuo
Ramificación	continua	continua	continua	no ramificado
Longitud	8-9 m	1-2 m	20 cm	1-6 cm
Tamaño de hoja	10-17 cm long	12 cm long	15 cm long	4 cm long
Sexualidad	no	no	sí, axilar	sí, axilar

diámetro normal (1.30 m), altura total, altura de la inserción de las principales ramas y proyección de la copa.

**Resultados**

*Acacia collinsii* Saff.

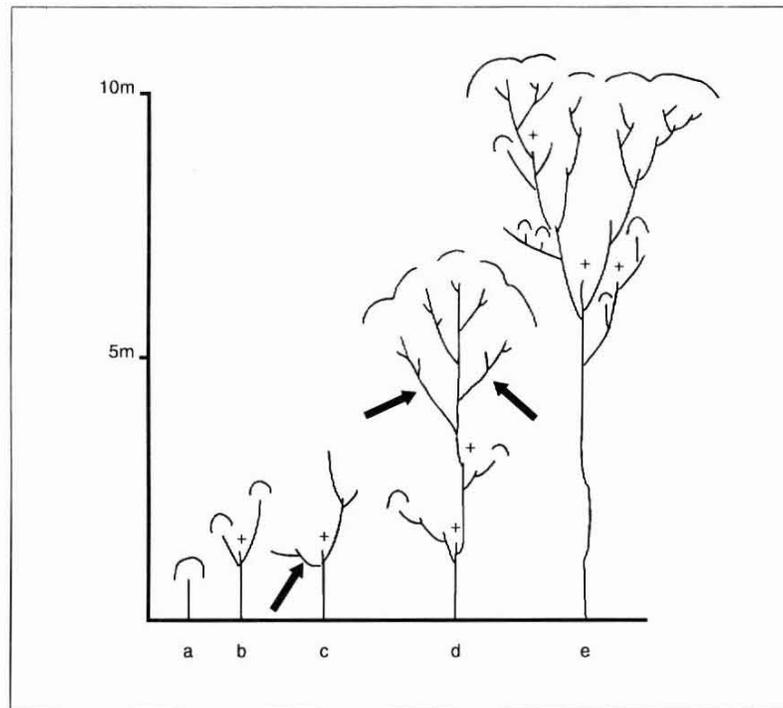
*Plántula.* El primer eje, que la planta forma es un eje mixto con crecimiento continuo y determinado (A1, ver cuadro 1); presenta una base corta vertical y una extremidad horizontal (figura 1a). Su filotaxia es espiral, visible en la posición de las cicatrices de las hojas en la conjunción con las espinas estipulares. En la parte horizontal las hojas están organizadas secundariamente en el plano horizontal por medio de torsión del pecíolo. Estas hojas caen rápidamente. El desarrollo del eje A1 presenta un patrón característico para las plantas que crecen conforme el modelo de Mangenot (Hallé et al. 1978): la parte basal es ortótropo y la parte distal plagiotropo. Uno de los ejes secundarios toma la posición del eje A1 (figura 1b).

*Árbol juvenil.* El primer eje mixto tiene ramificaciones de ejes tipo A3 (cuadro 1). La mayoría de estos

ejes se caracterizan por su plagiotropía. Es decir que no son ejes mixtos. Sin embargo, uno de ellos toma la posición del eje A1. Esta fase de crecimiento es jerárquica.

Sobre los ejes A3 y A1 se forman ejes de tipo A4. Estos ejes son "ejes cortos" (figura 1b y c); las hojas producidas por estos ejes son de tamaño menor a las hojas caedizas de los ejes A1 y A3; su disposición en un solo plano se logra por la corta distancia de los entrenudos (no son visibles a simple vista), formando una "roseta". La disposición de las hojas es espiralada y el eje es ortótropo. Los ejes A4 se encuentran creciendo sobre ejes A1, A2 y A3 y producen inflorescencias axilares (tabla 1). Se forman en los axiles de las hojas caídas.

*Árbol maduro.* Hasta llegar a una altura de aproximadamente 4 m el árbol forma varios relevos del eje A1, mostrando una forma general jerárquica. A esta altura comienza a formar ejes de tipo A2 (cuadro 1) con una filotaxia espiral y ortótropa (figura 1e). Varios ejes de este tipo dan una forma general poliárquica al árbol. Los ejes A2 continúan la función del eje A1 en la formación del árbol. El árbol ya no forma ejes de tipo A1.



**Figura 2.** Arquitectura y desarrollo de *Acacia cedilloi* L. Rico. a, b y c: plántula. a: eje A1 indicando tamaño de copa (curva); b: monopodio inestable (A1) con relevos (+ = ápice muerto). c: diferenciación en A3 (flecha) d: árbol juvenil con aparición de A2 (flechas). e: árbol maduro.

*Árbol maduro.* Al llegar a la altura de cerca de 5 m más de uno de los ejes A2 comienza a comportarse como tronco, ampliando la copa del árbol e iniciando la fase poliárquica, que continúa hasta una altura de alrededor de 8 m (figura 2d).

*Acacia dolichostachya* S.F.Blake

*Plántula.* El primer eje es un monopodio inestable, ortótropo (cuadro 3). En los individuos observados este eje presenta ramificación subterminal produciendo

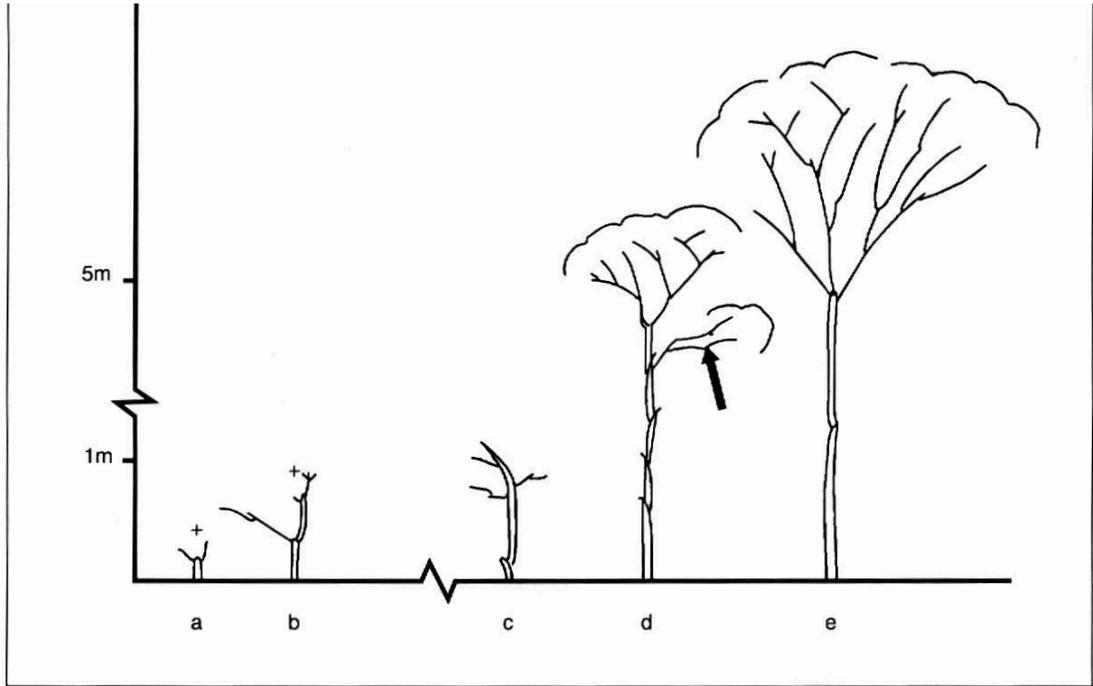
A1 (dediferenciación) y la estructura general se vuelve poliárquica (figura 3e). La copa se puede ampliar hasta alcanzar una altura de 9 (15)m.

### Discusión

La principal diferencia entre el eje principal en el modelo de Champagnat y el modelo de Troll es que el eje principal en el modelo de Champagnat es ortótropo, y el extremo (parte distal) se inclina por su propio peso; además el eje principal del modelo de Troll es plagiotropo con erección secundaria en la

**Cuadro 2.** Descripción de los ejes que forman la unidad arquitectónica de *Acacia cedilloi* L. Rico

	A1	A2	A3
Naturaleza	monopodio inestable ortótropo	monopodio ortótropo	monopodio ortótropo
Filotaxia	espiral	espiral	espiral
Simetría	radial	radial	radial
Crecimiento	continuo	continuo	continuo
Ramificación	difusa	difusa	no ramificado
Longitud	8 m	1-2 m	< 50 cm
Tamaño de hoja	20-25 cm long	18-20 cm long	15 cm long
Sexualidad	no	no	sí, axilar



**Figura 3.** Arquitectura y desarrollo de *Acacia dolichostachya* S.F. Blake. a y b: plántula; a: A1 inestable con ramificación A3; b: desarrollo de uno de los A3 en complejo de ramas y otro en relevo de A1. c y d: árbol juvenil: superposición de relevos A1, formación de pisos de ramas (flecha). e: árbol maduro.

Sin embargo, la temprana muerte del primer eje y sus primeros relevos no permite el desarrollo del extremo del eje. En el árbol maduro todos los ejes son mixtos ortótopos.

Las tres especies estudiadas muestran que la expresión genética completa solamente se muestra después de varios relevos del eje principal inestable. Parece ser que estas especies en las situaciones encontradas necesitan un mínimo tamaño de planta para poder expresar su patrón genético completo. Es decir que

concepts for tropical trees. En: Holm-Nielsen L.B. y Balslev H. Eds. *Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London. 89-100.

Binnekamp, A. 1992. Analyse architecturale de *Parkia biglobosa* R. Br. Ex G. Don. Au Burkina Faso. Tesis de maestría, Departamento Forestal, Universidad Agrícola Wageningen. 33 pp.

Dormer K. J. 1945. An investigation of the taxonomic value of shoot structure in angiosperms with especial reference to Leguminosae. *Annals of Botany* 9: 141-153.

**Cuadro 3.** Descripción de los ejes que forman la unidad arquitectónica de *Acacia dolichostachya* S. F. Blake

	A1	A2	A3
Naturaleza	simpodio ortótopo, mixto	simpodio ortótopo dorsiventral	simpodio ortótopo dorsiventral
Filotaxia	Espiral	espiral	espiral
Simetría	Radial	bilateral	bilateral
Crecimiento	Continuo	continuo	continuo
Ramificación	En principio acrotono, subterminal, luego difusa	continua	Acrotono, subterminal
Longitud	9-10 m	1 m	50 cm
Tamaño de hoja	20 cm long	15 cm long	10 cm long
Sexualidad	No	no	si, axilar, subterminal

- Forest canopies*. Academic Press, San Diego. 27-44.
- Ibarra-Manriquez 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. 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 Venezuelana* **19**: 1-24.
- Millet J., Bouchard A. y Edelín C. 1998. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temper-
- Vester H. F. M. y Poncy O. 1995. *Inga megaphylla* (Leguminosae, Mimosoideae), a new species from western amazonia (Colombia, Perú), with comments on architectural features unusual in the genus *Inga*. *Novon* **5**: 384-387
- 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. Universidad de Amsterdam, Países Bajos 180 pp.
- Vester H. F. M. (en prensa). Diversidad en modelos arquitectónicos en la península de Yucatán.