

Artículo de investigación

<https://doi.org/10.47460/minerva.v7i21.356>

Trayectorias alométricas del crecimiento clonal en *Dipteryx ferrea*: mediación serial y procedencia

Crecencio Amaro Quiñones Narvaez*
<https://orcid.org/0009-0001-5922-4688>
cquinones@undac.edu.pe
Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión
Lima, Perú

Rosario Salazar Minaya
<https://orcid.org/0000-0001-8503-0417>
rsalazarm@undac.edu.pe
Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión
Tingo María, Perú

Francisco Tongo Pizarro
<https://orcid.org/0009-0000-7313-3363>
ftongop@undac.edu.pe
Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión
Cerro de Pasco, Perú

Jesús Marino Gomez Miguel
<https://orcid.org/0000-0003-0706-072X>
jgomezm@undac.edu.pe
Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión
Cerro de Pasco, Perú

Edilberto Cueva Pérez
<https://orcid.org/0000-0002-0351-1442>
ecuevap@undac.edu.pe
Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión
Lima, Perú

*Autor de correspondencia: cquinones@undac.edu.pe

Recibido: (14/06/2026), Aceptado: (08/10/2026)

Resumen. El crecimiento clonal de las especies maderables amazónicas se selecciona por la altura, bajo el supuesto de que anticipa el desempeño posterior. Se examinó si la altura, el diámetro y la ramificación se encadenan durante el desarrollo y si la procedencia genética modifica esa trayectoria. Se midieron mensualmente treinta clones de *Dipteryx ferrea* de cuatro procedencias en un jardín clonal amazónico durante catorce ocasiones, ajustando modelos lineales mixtos, modelos generalizados para los rasgos de recuento y un análisis de rutas dentro de cada clon con especificación contemporánea y rezagada. El encadenamiento sólo se sostuvo al respetar la precedencia temporal, y aun así resultó parcial. La covariación entre altura y diámetro fue intensa dentro del clon y nula entre clones. El efecto de la procedencia no pudo resolverse, y el estudio delimita cuántos clones exigiría resolverlo. Los resultados aportan criterios de selección para restauración y acotan el alcance de la evidencia.

Palabras clave: alometría clonal, jardín clonal, mediación serial, procedencia genética.

Allometric trajectories of clonal growth in *Dipteryx ferrea*: serial mediation and provenance

Abstract. Clonal growth of Amazonian timber species is selected on height, on the assumption that this trait anticipates later performance. This study examined whether height, diameter and branching form a developmental chain, and whether genetic provenance modifies that trajectory. Thirty clones of *Dipteryx ferrea* from four provenances, established in an Amazonian clonal garden, were measured monthly on fourteen occasions. Linear mixed models, generalised models for the count traits and a within-clone path analysis with contemporaneous and lagged specifications were fitted. The chain held only when temporal precedence between traits was respected, and even then it was partial. The covariation between height and diameter was strong within clones and null between clones. The provenance effect could not be resolved with the available information, and the study specifies how many clones its resolution would require. The findings provide selection criteria for restoration and bound the reach of the evidence.

Keywords: clonal allometry, clonal garden, serial mediation, genetic provenance.



I. INTRODUCCIÓN

La restauración de los bosques amazónicos degradados recurre de forma creciente a la propagación clonal de especies maderables de alto valor, entre ellas *Dipteryx ferrea*, conocida regionalmente como shihuahuaco, y su viabilidad técnica está documentada para material forestal de crecimiento lento [1]. La práctica descansa, sin embargo, sobre una premisa que rara vez se somete a prueba: que la selección por altura anticipa el desempeño posterior en campo. La teoría admite dos lecturas opuestas. La economía de tejidos predice compensaciones entre crecimiento vertical y radial, de modo que ganar altura debería costar diámetro; la plasticidad fenotípica sugiere que la homogeneidad de un jardín clonal relaja esas restricciones y permite que los rasgos se acumulen conjuntamente [2]. La consecuencia práctica no es menor: si los rasgos se acumulan basta seleccionar clones generalistas, y si se compensan cada contexto de plantación exige material especializado.

La evidencia neotropical deja el problema abierto por una razón metodológica antes que empírica. Los estudios alométricos documentan que las relaciones entre altura y diámetro varían con el sitio y que los modelos ajustados en un contexto fallan al trasladarse a otro [3], y para el género aquí estudiado los antecedentes regionales describen el crecimiento bajo distintos regímenes de luz, espaciamiento y suelo [4], [5]. Son, sin embargo, trabajos transversales: describen el estado de los rasgos, no su encadenamiento en el tiempo. A ello se añade una limitación estadística, pues la variación entre clones y la variación dentro de cada clon son fenómenos distintos que pueden apuntar en direcciones opuestas, y tratar las mediciones repetidas como individuos sobrestima la precisión y subestima el número de clones que un contraste genético necesita.

Este trabajo aborda ambas limitaciones sobre un mismo conjunto de datos: sigue mensualmente un jardín clonal de *Dipteryx ferrea* de cuatro procedencias y separa la variación dentro de cada clon de la que distingue a unos clones de otros. El artículo se organiza como sigue: la sección II expone los fundamentos teóricos, la sección III describe el diseño, la justificación del tamaño de muestra y la estrategia analítica, la sección IV presenta los resultados y los contrasta con la literatura, y las conclusiones sintetizan las implicaciones para la selección de material genético.

II. MARCO TEÓRICO

La teoría de la economía de tejidos parte de una premisa de asignación: los recursos que una planta destina a la elongación del eje principal no están disponibles para el engrosamiento radial, de modo que ambos procesos deberían compensarse. La expectativa ha orientado durante décadas los criterios de selección en mejoramiento forestal, donde se asume que un genotipo no puede ser simultáneamente superior en altura y en diámetro sin pagar un coste en otro rasgo, y sobre ella se han construido buena parte de los índices de selección que emplean los programas de mejora de especies tropicales [6].

La evidencia empírica ha ido matizando esa expectativa. Las compensaciones observadas dependen del contexto ambiental, y el análisis de la alometría de copa y del crecimiento del fuste en condiciones contrastadas muestra que la relación entre ambos procesos se modula según la disponibilidad de recursos y no según una regla fija [2]. La compensación parece, así, una propiedad del ambiente tanto como del genotipo: si responde a la escasez, un jardín clonal, ambiente de baja heterogeneidad por construcción, es precisamente donde cabe esperar que no se exprese. De ello se sigue una expectativa concreta sobre la arquitectura del crecimiento: la elongación del eje principal debería habilitar el engrosamiento radial, y éste liberar recursos para la diferenciación de ramas laterales.

La expectativa no es la de una correlación sino la de una secuencia, y la diferencia es sustantiva: una correlación entre rasgos medidos en el mismo momento resulta compatible con dos mecanismos incompatibles entre sí, un encadenamiento en el que cada rasgo, habilita al siguiente y una respuesta simultánea de los tres a una misma señal. Por eso el estudio contrasta el encadenamiento en dos especificaciones, una contemporánea y otra con cada mediador rezagado un mes. La procedencia genética entra en este marco como segunda fuente de variación: la ecología de la restauración la trata como descriptor de la historia selectiva del genotipo y no como etiqueta administrativa, y el trabajo sobre material clonal ha mostrado que procedencia y genotipo son fuentes distintas y separables [7].

La literatura de ensayos de procedencia respalda parcialmente esa expectativa. Se han documentado efectos sobre el crecimiento e interacciones entre procedencia y sitio que indican que el ordenamiento de los materiales genéticos no se conserva de un ambiente a otro [8], y la sensibilidad climática diferencial

apunta en la misma dirección [9]. La magnitud de esos efectos es, sin embargo, característicamente modesta, del orden de unidades porcentuales de varianza fenotípica [6], y existen ensayos bien dimensionados en los que no llega a expresarse [10]. Un efecto pequeño que opera en el nivel del genotipo requiere un número elevado de genotipos para ser resuelto, con independencia de cuántas veces se mida cada uno, y esa distinción separa un contraste confirmatorio de uno descriptivo.

III. METODOLOGÍA

Se implementó un diseño longitudinal de medidas repetidas sobre un jardín clonal de *Dipteryx ferrea* establecido en la Amazonía central peruana, con catorce evaluaciones mensuales consecutivas. La unidad experimental es el clon y la unidad de observación la medición clon-mes, de modo que la estructura resulta jerárquica. Se evaluaron treinta clones de cuatro procedencias: dos de conservación local, tres de Ciudad Constitución-La Unión, ocho de Puerto Bermúdez-San Luis y diecisiete de Puerto Bermúdez-Miraflores. La asignación responde a la disponibilidad de material en el banco clonal de partida y no a una asignación aleatoria, lo que condiciona la interpretación del contraste procedencial. Se incorporaron dos clones de *Calycophyllum spruceanum* para contrastar la sensibilidad del protocolo, y al ser dos genotipos se reportan sólo de forma descriptiva. El panel es completo y balanceado, con cuatrocientas veinte observaciones y sin mediciones ausentes.

Las variables se midieron con instrumentos directos por un único evaluador calibrado: la altura con cinta métrica en centímetros, el diámetro del tallo principal con vernier digital a cinco centímetros del suelo en milímetros, los entrenudos, ramas y brotes por conteo directo, y el tamaño de los brotes como longitud axial. El tiempo se operacionalizó como meses desde el establecimiento, de cero a trece, y su forma funcional se contrastó de forma empírica. La precisión se evaluó descomponiendo la varianza de cada rasgo en sus componentes entre y dentro de clon, cuyo cociente es el coeficiente de correlación intraclase; esta descomposición sustituye a cualquier validación de escala, improcedente porque las variables son mediciones morfológicas directas y no indicadores latentes. El espaciamiento, los bloques, los rametos por clon y el riego corresponden al protocolo del banco clonal de origen y no se declaran, dado que ningún resultado se sostiene sobre ellos.

La hipótesis se formula en el nivel intra-clonal, que es donde opera el mecanismo postulado: la nula sostiene que el efecto indirecto serial del tiempo sobre la ramificación, canalizado por la altura y el diámetro con precedencia temporal, es nulo. Los demás contrastes se abordan como objetivos, y su tratamiento se declara exploratorio cuando el diseño no admite conclusión confirmatoria.

El tamaño de muestra se justifica por un cálculo a priori sobre las pruebas de este estudio, con significación de 0,05 bilateral y efectos anclados a rangos publicados. Para un predictor que varía dentro de cada clon en un panel balanceado, la información disponible asciende a 6 825, de donde resulta un efecto mínimo detectable de 0,034 desviaciones típicas residuales por mes con potencia de 0,80, de modo que la potencia para la pendiente y para las rutas del encadenamiento es prácticamente unitaria. El contraste de procedencia opera en cambio en el nivel del clon: su error típico depende del número de clones y no del de ocasiones, con un efecto de diseño de 5,55 frente a 0,65. Con el material disponible la potencia es de 0,121 y alcanzar 0,80 exigiría del orden de trescientos clones, mientras que las recomendaciones publicadas sitúan el mínimo en cincuenta unidades de nivel superior [11]. El cálculo evalúa por tanto la adecuación de la muestra y no determinó su tamaño.

La estrategia analítica comprendió cinco componentes. Primero, una secuencia de modelos lineales mixtos sobre la altura con intercepto aleatorio por clon, desde el modelo nulo hasta el que añade la interacción entre tiempo y procedencia, con varianzas por máxima verosimilitud restringida, comparación de modelos anidados por verosimilitud plena y varianza explicada marginal y condicional [12]. Segundo, los rasgos de recuento se modelaron con modelos generalizados, contrastando Poisson frente a binomial negativa. Tercero, el encadenamiento se estimó sobre variables centradas dentro de cada clon, y se repitió con los mediadores rezagados un mes. Cuarto, el efecto indirecto y la proporción mediada se acompañaron de intervalos bootstrap con corrección de sesgo y aceleración, remuestreando clones y no observaciones. Quinto, se verificaron los supuestos, se evaluó la estabilidad de la pendiente en cinco especificaciones y se examinó la adecuación del diseño mediante retrodiseño [13]. Los análisis se realizaron en Python 3.12 con NumPy 1.26, pandas 2.2, SciPy 1.15 y statsmodels 0.14, con semilla fija.

IV. RESULTADOS

A. Estructura de la variación y descomposición multinivel

La Tabla 1 resume la distribución de los seis rasgos y descompone su varianza entre y dentro de clon. El componente clonal es sustancial en altura, diámetro y entrenudos, y prácticamente nulo en los brotes y su tamaño, rasgos con fuerte asimetría y exceso de ceros; los tres primeros se sitúan dentro de la banda de repetibilidad que documentan los ensayos clonales de especies forestales [14], [1].

La descomposición de las correlaciones resulta más informativa que su forma agregada y constituye un resultado en sí misma. La asociación entre altura y diámetro fue intensa dentro de cada clon, con 0,836, y prácticamente nula y de signo contrario entre clones, con $-0,095$; el mismo patrón se repitió entre altura y ramas. Los clones más altos no son, por tanto, los de mayor diámetro: dentro de cada clon los meses de mayor altura son los de mayor diámetro y ramificación, de modo que agregar ambos niveles atribuiría a la biología del genotipo un patrón que pertenece a la ontogenia del individuo. Ello justifica además no someter los rasgos a análisis factorial, pues son mediciones directas y no indicadores latentes.

Tabla 1. Estadísticos descriptivos y componentes de varianza de los rasgos evaluados

Rasgo	M	DE	Mín.	Máx.	Asimetría	τ_{00}	σ^2	ICC
Altura (cm)	57,07	17,22	13,93	108,70	0,28	122,61	177,75	0,408
Diámetro (mm)	7,17	1,70	2,80	10,95	$-0,06$	0,66	2,24	0,227
Entrenudos (n)	8,61	7,10	0,00	43,00	1,45	23,71	27,47	0,463
Ramas (n)	4,51	3,92	0,00	24,00	1,39	2,73	12,74	0,176
Brotes (n)	0,36	1,05	0,00	8,00	3,99	0,01	1,08	0,011
Tamaño de brotes (mm)	3,12	8,98	0,00	60,32	3,62	0,06	80,60	0,001

Nota. M: media; DE: desviación estándar; τ_{00} : varianza entre clones; σ^2 : varianza dentro de clones; ICC: coeficiente de correlación intraclase.

Los estadísticos descriptivos y los componentes de varianza permiten caracterizar la distribución de cada rasgo y distinguir la variabilidad observada dentro de los clones y entre ellos. Como complemento, la Tabla 2 presenta las correlaciones entre pares de características morfológicas, diferenciando las relaciones registradas en ambos niveles de análisis. Esta información permite examinar si las asociaciones entre rasgos mantienen patrones similares dentro de los clones y entre ellos.

Tabla 2. Correlaciones entre rasgos morfológicos dentro y entre clones

Pares de rasgos	r dentro del clon	r entre clones
Altura – Diámetro	0,836	$-0,095$
Altura – Entrenudos	0,551	0,453
Altura – Ramas	0,427	$-0,232$
Diámetro – Ramas	0,471	0,154
Diámetro – Entrenudos	0,494	0,497
Brotes – Tamaño de brotes	0,617	0,672

Nota. r : coeficiente de correlación. Los valores describen la magnitud y dirección de las asociaciones entre rasgos morfológicos dentro de los clones y entre clones. Su interpretación es descriptiva, sin atribución de significación estadística inferencial.

La variación entre clones no se limita al nivel de los rasgos: alcanza también a su ritmo de crecimiento. La Fig. 1 ordena los treinta clones por su pendiente de crecimiento en altura, con su intervalo al 95%. La desviación típica entre pendientes clonales, 1,11 cm/mes, más que duplica el error típico medio de cada pendiente, 0,47 cm/mes; el intervalo de nueve clones excluye la pendiente media y el de veintiocho excluye el cero. Los cuatro clones de menor pendiente y el de mayor pendiente proceden de Puerto Bermúdez-Miraflores, de modo que la procedencia más numerosa abarca todo el recorrido observado.

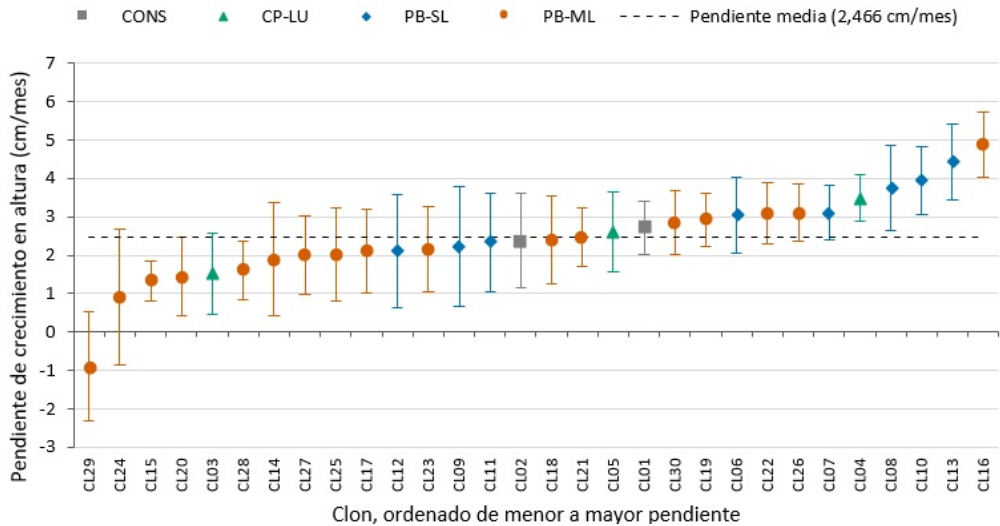


Fig. 1. Pendiente del crecimiento en altura por clon ordenada de menor a mayor, con intervalo de confianza al 95%.

B. Trayectoria de crecimiento y encadenamiento alométrico

La Tabla 3 presenta la secuencia de modelos mixtos. La incorporación del tiempo mejoró el ajuste de forma decisiva y elevó la varianza marginal explicada del 0% al 32,9%, con una pendiente de 2,466 cm por mes, y la especificación lineal resultó suficiente. La procedencia como efecto principal no mejoró el ajuste y ningún contraste frente a la referencia alcanzó significación; el bloque de interacciones sí mejoró el ajuste global, aunque ningún término individual resultó significativo. Esa combinación es la firma de una heterogeneidad de pendientes que el diseño detecta pero no localiza: la procedencia de referencia tiene dos clones, de modo que todo contraste que la tome como base carece de precisión.

Tabla 3. Parámetros y medidas de ajuste de los modelos lineales mixtos de crecimiento en altura

Parámetro	M0 nulo	M1 tiempo	M2 + procedencia	M3 + interacción
Intercepto	57,067 (2,124)***	41,037 (2,226)***	39,902 (8,193)***	39,374 (8,549)***
Tiempo (mes)	—	2,466 (0,102)***	2,466 (0,102)***	2,548 (0,389)***
CP-LU	—	—	−9,450 (10,543)	−9,420 (11,037)
PB-SL	—	—	4,956 (9,130)	1,243 (9,558)
PB-ML	—	—	1,337 (8,633)	4,012 (9,038)
Tiempo × CP-LU	—	—	—	−0,004 (0,502)
Tiempo × PB-SL	—	—	—	0,571 (0,435)
Tiempo × PB-ML	—	—	—	−0,412 (0,411)
τ_{00} (entre clones)	122,61	130,20	128,27	128,45
σ^2 (residual)	177,75	71,49	71,49	68,93
ICC	0,408	0,646	0,642	0,651
R^2 marginal	n. a.	0,329	0,364	0,373
R^2 condicional	0,408	0,762	0,772	0,781
AIC	3443,63	3089,43	3091,73	3080,47
BIC	3455,75	3105,59	3120,01	3120,87

Nota. Los valores de los efectos fijos se presentan con sus errores estándar entre paréntesis. Se conservan los símbolos de significación del original. ICC: correlación intraclase; AIC: criterio de información de Akaike; BIC: criterio de información bayesiano.

La comparación sucesiva de los modelos (Tabla 4) permite evaluar si la incorporación del tiempo, la procedencia y sus interacciones mejora el ajuste de la trayectoria de crecimiento en altura. La Tabla 4 presenta los contrastes de ajuste y las diferencias en el criterio de información de Akaike para cada especificación.

Tabla 4. Comparación de los modelos de crecimiento en altura

Comparación	χ^2	gl	p	ΔAIC
M0 frente a M1	356,20	1	< 0,001	–354,20
M1 frente a M2	3,71	3	0,295	2,29
M2 frente a M3	17,26	3	< 0,001	–11,26
Tiempo lineal frente a cuadrático	0,16	1	0,687	1,84

Nota. gl: grados de libertad; ΔAIC : variación del criterio de información de Akaike entre modelos.

La Tabla 5 contrasta las dos especificaciones del encadenamiento y constituye el resultado central del trabajo. En la contemporánea, el tiempo predijo la altura y la altura el diámetro, ambas con valores p inferiores a 0,001, pero la ruta que cierra la cadena no alcanzó significación y el efecto indirecto serial fue de 0,019, con un intervalo que incluye el cero. La rezagada invierte la conclusión: al entrar cada mediador rezagado un mes, la ruta de cierre alcanza significación y el efecto indirecto sube a 0,029 con un intervalo que excluye el cero. El encadenamiento se sostiene, por tanto, sólo cuando se le exige precedencia temporal, y ese contraste permite descartar la explicación alternativa de una respuesta simultánea de los tres rasgos a una misma señal.

La mediación resultante es parcial. El efecto directo del tiempo sobre la ramificación permaneció significativo, y la proporción del efecto canalizada por la cadena fue de 0,093 con un intervalo de [0,003; 0,598], cuya amplitud desaconseja afirmar su magnitud más allá de que es distinta de cero; conviene subrayar que la ausencia de significación de un efecto directo no habría constituido evidencia de mediación completa. Los rasgos de recuento exigieron abandonar el ajuste por mínimos cuadrados: los tres presentaron sobredispersión respecto de la referencia de Poisson y el criterio de información favoreció la binomial negativa, con un 83,8 % de ceros en los brotes que aconseja tratarlos con cautela.

Tabla 5. Rutas estimadas en los modelos contemporáneo y con rezago

Ruta	Modelo contemporáneo: predictor	β (EE)	Modelo con rezago: predictor	β (EE)
a	Tiempo sobre altura	0,774 (0,031)***	Tiempo sobre altura	0,754 (0,033)***
b	Altura (t) sobre diámetro	0,372 (0,031)***	Altura ($t - 1$) sobre diámetro	0,158 (0,037)***
c	Diámetro (t) sobre ramas	0,064 (0,107)	Diámetro ($t - 1$) sobre ramas	0,241 (0,109)*
c'	Tiempo sobre ramas (directo)	0,397 (0,092)***	Tiempo sobre ramas (directo)	0,281 (0,094)**

Nota. β : coeficiente estimado; EE: error estándar. Significación según los valores p originales: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

A partir de las rutas estimadas, se calcularon los efectos indirectos seriales, directos residuales y totales, así como la proporción mediada. La tabla siguiente permite comparar la magnitud de estos efectos entre la especificación contemporánea y el modelo que incorpora rezagos temporales, incluyendo los intervalos de confianza bootstrap corregidos por sesgo y aceleración (BCa) disponibles.

Tabla 6. Descomposición de efectos y proporción mediada

Efecto	Contemporáneo	IC 95 % BCa	Con rezago	IC 95 % BCa
Indirecto serial ($a \cdot b \cdot c$)	0,0185	[−0,0463; 0,0822]	0,0287	[0,0024; 0,0817]
Directo residual	0,3967	—	0,2808	—
Efecto total	0,4152	—	0,3095	—
Proporción mediada	0,045	[−0,095; 0,267]	0,093	[0,003; 0,598]

Nota. BCa: intervalo de confianza bootstrap corregido por sesgo y aceleración. Los guiones indican valores no reportados en la tabla de origen.

La Fig. 2 compara, ruta a ruta, los coeficientes de las dos especificaciones con su intervalo al 95%. Las rutas a y b y el efecto directo se sostienen en ambas; la diferencia se concentra en la ruta que cierra la cadena, cuyo intervalo incluye el cero en la especificación contemporánea, de −0,146 a 0,274, y lo excluye con rezago, de 0,027 a 0,455.

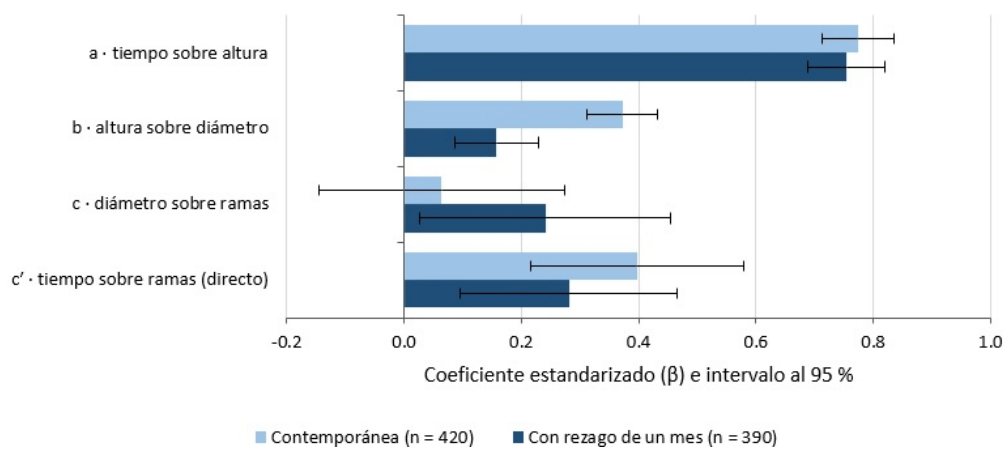


Fig. 2. Comparación de los coeficientes de las rutas alométricas en los modelos contemporáneo y con rezago de un mes, con intervalos de confianza al 95 %.

C. Alcance del contraste procedencial

La Tabla 7 reúne el cálculo a priori de potencia y el contraste de procedencia, y su lectura conjunta resulta imprescindible. El contraste con mayor información opone los diecisiete clones de Puerto Bermúdez-Miraflores a los trece restantes. Estimado sobre las cuatrocientas veinte observaciones con pendiente aleatoria arrojó una diferencia de −0,762 cm por mes con un valor p de 0,050; estimado sobre las treinta pendientes clonales, tomando el clon como unidad biológica, arrojó 0,060 y no alcanza significación. La discrepancia es la advertencia sobre la no independencia de las medidas repetidas, expresada en cifras, y es la situación para la que se formularon las recomendaciones sobre el número mínimo de unidades de nivel superior [11].

Tabla 7. Cálculo a priori de potencia y contraste de procedencia

Prueba del estudio	Efecto anclado (rango; k)	Efecto mínimo detectable	Potencia
Pendiente de crecimiento (nivel 1)	2,5 cm/mes (1,7–16,6; $k = 5$)	$0,034 \sigma_e$ /mes	$\approx 1,000$
Rutas a y b de la cadena (nivel 1)	$r = 0,65$ (0,45–0,97; $k = 5$)	0,142 (β estand.)	$\approx 1,000$
Ruta c de la cadena (nivel 1)	No anclable en la literatura	0,142 (β estand.)	—
Rasgos de recuento ($\phi = 2,0$)	$\phi = 2,0$ (1,0–3,2; $k = 5$)	0,201 (β estand.)	—
Procedencia (nivel 2)	0,5 % de varianza (0,5–5 %; $k = 6$)	0,150 cm/mes	0,055
Procedencia (nivel 2)	2,5 % de varianza (0,5–5 %; $k = 6$)	0,338 cm/mes	0,121
Procedencia (nivel 2)	5,0 % de varianza (0,5–5 %; $k = 6$)	0,484 cm/mes	0,211

A la potencia de este diseño (Tabla 8), un estimador que alcanzase significación vendría acompañado de un factor de exageración de 2,92 respecto del efecto plausible y, en el extremo inferior del rango documentado, de una probabilidad de 0,133 de signo invertido. El estimador observado es 2,26 veces el efecto plausible, de modo que resulta indistinguible de un artefacto de baja potencia y el desglose exploratorio se reporta con carácter descriptivo [13].

Tabla 8. Pendiente de crecimiento por grupo de clones

Pendiente de crecimiento por grupo de clones	n de clones	M (cm/mes)	DE	Diferencia	d	p
PB-ML	17	2,136	1,197	—	—	—
Resto de procedencias	13	2,898	0,829	—	—	—
Contraste sobre los 30 clones (unidad biológica)	30	—	—	–0,762	–0,722	0,060
Contraste sobre las 420 observaciones (pendiente aleatoria)	—	—	—	–0,762	—	0,050
Exploratorio: CONS	2	2,548	0,246	—	—	—
Exploratorio: CP-LU	3	2,543	0,980	—	—	—
Exploratorio: PB-SL	8	3,119	0,867	—	—	—
Exploratorio: PB-ML	17	2,136	1,197	—	—	—

Con los treinta disponibles la potencia no pasa de 0,211 ni con el efecto máximo publicado, y el mínimo recomendado de cincuenta clones apenas la eleva a 0,349; alcanzar 0,80 exige del orden de 150 clones con el efecto máximo y de 308 con el central, mientras que con el efecto mínimo ninguno de los tamaños de muestra evaluados llega a 0,30.

D. Discusión

Los supuestos se sostuvieron: los residuos no se apartaron de la normalidad, con un valor p de 0,122, ni tampoco los interceptos aleatorios, y la varianza residual resultó homogénea entre ambas mitades del seguimiento. La autocorrelación de primer orden dentro de cada clon fue de 0,421, magnitud que confirma la pertinencia de haber tratado la estructura longitudinal de forma explícita, y la pendiente se mantuvo entre 2,451 y 2,508 cm por mes en las cinco especificaciones evaluadas. El testigo externo creció a 6,040 cm por mes frente a 2,466 de los clones focales, lo que verifica que el protocolo discrimina tasas contrastadas.

Estos resultados admiten una lectura conjunta frente a la literatura. La predicción de compensación no se cumplió dentro del clon, lo que concuerda con la evidencia de que las compensaciones dependen del contexto y pueden no expresarse cuando los recursos abundan [2]. La aportación no es el signo de la asociación, ya documentado por los modelos alométricos ajustados en bosques amazónicos [3], sino

su localización: la covariación positiva es intra-clonal y desaparece, e incluso se invierte, entre clones, de modo que la relajación de la compensación es una propiedad de la ontogenia y no del genotipo. Un estudio transversal habría concluido lo contrario, y por eso tratar la relación altura-diámetro con modelos de efectos mixtos no es una preferencia técnica sino una condición de validez [15]. La magnitud del crecimiento concuerda además con lo publicado para el género en la región [4], [5] y en la Amazonía brasileña [16].

En cuanto a la procedencia, la literatura documenta efectos reales pero modestos [6], [9], y registra ensayos en los que no se expresa [10]. Este trabajo no la contradice: muestra que un diseño con treinta genotipos, por intensivo que sea su seguimiento, no puede resolverla, y cuantifica cuántos harían falta. Es una contribución de alcance general para los ensayos clonales de especies tropicales, donde la escasez de material empuja hacia diseños con pocos genotipos y muchas mediciones, es decir, hacia la combinación menos favorable para el contraste que esos ensayos pretenden resolver.

CONCLUSIONES

El crecimiento de los clones de *Dipteryx ferrea* en jardín clonal responde a un encadenamiento alométrico en el que la altura habilita el engrosamiento radial y éste la diferenciación de ramas laterales. La afirmación merece sostenerse con una precisión que la literatura alométrica rara vez explicita: el encadenamiento sólo se verifica cuando se exige precedencia temporal, y no cuando los rasgos se modelan de forma simultánea, porque una especificación contemporánea resulta compatible con un mecanismo alternativo que ningún análisis simultáneo puede descartar. La cadena es además parcial, pues el efecto directo persiste y la proporción canalizada por los mediadores se estima con una amplitud que impide afirmar su magnitud.

El contraste entre lo que ocurre dentro del clon y lo que distingue a unos clones de otros ordena la lectura práctica: la covariación positiva entre altura y diámetro, intensa dentro de cada individuo, se desvanece entre genotipos, de modo que un programa que evalúe clones por su altura media no está seleccionando la propiedad que este estudio documenta. El seguimiento longitudinal del diámetro, en cambio, sí informa sobre el proceso que conduce a la arquitectura de copa.

Sobre la procedencia la conclusión es de alcance y no de efecto. El diseño detectó heterogeneidad de pendientes pero no pudo localizarla, y el contraste con mayor información quedó en el límite de la significación con una potencia que sitúa cualquier hallazgo de ese tipo en el régimen donde la magnitud se exagera y el signo puede invertirse. La lectura honesta no es que la procedencia carezca de efecto, sino que este diseño no puede pronunciarse: los ensayos clonales que pretendan resolverlo deberían dimensionarse por el número de genotipos y no por el de mediciones. La validez de estas trayectorias se circunscribe, además, a las condiciones controladas del jardín clonal. El detalle íntegro de la operacionalización, de los modelos de recuento, de la verificación de supuestos y robustez, del desglose exploratorio y de los rangos anclados se presenta como material suplementario.

REFERENCIAS

- [1] V. Gudynaitė and A. Pliūra, "The impact of different environmental conditions during vegetative propagation on growth, survival, and biochemical characteristics in *populus* hybrids in clonal field trial," *Forests*, vol. 12, no. 7, p. 892, 2021, <https://doi.org/10.3390/f12070892>.
- [2] L. Bohnhorst, P. Biber, T. Hilmers, E. Uhl, and H. Pretzsch, "Differential modulation of crown allometry and stem growth at gap edges in five European tree species by drought conditions," *Forest Ecosystems*, vol. 11, p. 100219, 2024, <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100219>.
- [3] A. Baia, H. Nascimento, M. Guedes, R. Hilário, and J. Toledo, "Tree height-diameter allometry and implications for biomass estimates in Northeastern Amazonian forests," *PeerJ*, vol. 13, 2025, <https://doi.org/10.7717/peerj.18974>.

- [4] M. Romo, "Efecto de la luz en el crecimiento de plántulas de *dipteryx micrantha* Harms "shihuahuaco" transplantadas a sotobosque, claros y plantaciones," *Ecología Aplicada*, vol. 4, p. 1, 2016, <https://doi.org/10.21704/rea.v4i1-2.291>.
- [5] Y. Flores, "Crecimiento del "shihuahuaco" *dipteryx ferrea* (Ducke) Ducke en plantaciones bajo diferentes espaciamientos y tipos de suelo en Ucayali, Amazonía peruana," *Revista Forestal del Perú*, vol. 39, no. 2, pp. 238–255, 2025, <https://doi.org/10.21704/rfp.v39i2.1829>.
- [6] V. Martínez, L. Fallas, O. Murillo, and Y. Badilla, "Potencial de mejoramiento genético en *dipteryx panamensis* a los 33 meses de edad en San Carlos, Costa Rica," *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 13, no. 30, p. 03, 2015, <https://doi.org/10.18845/rfmk.v13i30.2455>.
- [7] E. Palmquist, K. Ogle, T. Whitham, G. Allan, P. Shafroth, and B. Butterfield, "Provenance, genotype, and flooding influence growth and resource acquisition characteristics in a clonal, riparian shrub," *American Journal of Botany*, vol. 110, no. 2, 2023, <https://doi.org/10.1002/ajb2.16115>.
- [8] C. Harrington, P. Gould, and R. Cronn, "Site and provenance interact to influence seasonal diameter growth of *pseudotsuga menziesii*," *Frontiers in Forests and Global Change*, vol. 6, 2023, <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1173707>.
- [9] Z. Zhang, G. Jin, Z. Feng, L. Sun, G. Jin, Z. Feng, L. Sun, and Z. Zhou, "Provenance-specific climate sensitivity of *pinus massoniana*: a multi-environmental trial in subtropical China," *Dendrobiology*, vol. 85, pp. 3–18, 2021, <https://doi.org/10.12657/denbio.085.002>.
- [10] M. Wegener, M. Van Der Maaten, V. Schneck, and E. Van Der Maaten, "Provenance without effect? climate–growth relationships and drought tolerance in a Scots pine (*pinus sylvestris* L.) provenance trial in northeastern Germany," *Forest Ecology and Management*, vol. 614, p. 123822, 2026, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123822>.
- [11] C. Maas and J. Hox, "Sufficient sample sizes for multilevel modeling," *Methodology*, vol. 1, no. 3, pp. 86–92, 2005, <https://doi.org/10.1027/1614-2241.1.3.86>.
- [12] S. Nakagawa and H. Schielzeth, "A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models," *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 4, no. 2, pp. 133–142, 2012, <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>.
- [13] A. Gelman and J. Carlin, "Beyond power calculations," *Perspectives on Psychological Science*, vol. 9, no. 6, pp. 641–651, 2014, <https://doi.org/10.1177/1745691614551642>.
- [14] E. Wood, B. Bullock, F. Isik, and S. McKeand, "Variation in stem taper and growth traits in a clonal trial of loblolly pine," *Forest Science*, vol. 61, no. 1, pp. 76–82, 2015, doi:10.5849/forsci.12-068.
- [15] B. Silva, C. Demétrio, R. Sermarini, A. Behling, G. Molenberghs, G. Verbeke, E. Marques, Y. Accioly, and M. Figura, "A mixed-effects model approach to height–diameter relationships," *Acta Scientiarum. Agronomy*, vol. 48, no. 1, 2026, <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v48.i1.76526>.
- [16] M. Da Silva, H. Machado, K. Almada, A. Teixeira, L. Guerreiro, R. Bezerra, A. Resende, and J. Vasconcellos, "Capacidade produtiva de *dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. em um sistema de produção de pecuária integrada no Baixo Amazonas, Brasil," *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 19, no. 44, 2022, <https://doi.org/10.18845/rfmk.v19i44.6102>.