UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Variabilidad de rasgos funcionales en especies arbóreas del bosque seco tropical de Colombia

Claudia Marcela Rivera Agudelo

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2019

Variabilidad de rasgos funcionales en especies arbóreas del bosque seco tropical de Colombia

Claudia Marcela Rivera Agudelo

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Bosques y Conservación Ambiental

Directora:

Ph.D. María Claudia Díez Gómez

Codirector:

Ph.D. Evert Thomas

Línea de Investigación:

Bosque Seco Tropical en Colombia

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2019

A mi hermosa familia por su amor y apoyo incondicional en todos mis proyectos.

Agradecimientos

Este trabajo está enmarcado en el proyecto "*Desarrollo de protocolos de restauración ecológica de la diversidad florística y genética del bosque seco tropical de Colombia*" financiado por Ecopetrol, Empresas Públicas de Medellín (EPM) y la Gobernación de Antioquia, administrado por Bioversity International y apoyado por Forestpa, Universidad Nacional y el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Agradezco especialmente a mi codirector Evert Thomas investigador de Bioversity International y coordinador del proyecto por su incondicional compromiso, dedicación, apoyo, disposición a corregirme y por todo el aprendizaje durante este proceso.

A mi directora María Claudia Díez, profesora asociada de la Universidad Nacional, por su acompañamiento y asesoría académica.

A Carolina Alcázar por el acompañamiento y enseñanzas.

A Robin Van Havermaet, Álvaro Peinado, Jorge Soto, Anjuly Murillo, Jessica Alarcón, Henry Giraldo y a todas las personas que me acompañaron en el trabajo de campo.

A Luis Gonzalo Moscoso y su equipo de trabajo por facilitar la logística en el desarrollo de las actividades de campo.

A Isabel y Rodrigo por su generosidad para apoyarme en la culminación de este proceso.

A María Alejandra por animarme en los tiempos difíciles.

Por último, quiero agradecer a aquellas personas que por una u otra razón hicieron posible este estudio.

Resumen

El bosque seco tropical es un bioma de tierras bajas que se caracteriza por tener un periodo de sequía muy marcado al año. Su distribución natural ha disminuido considerablemente y solo queda el 8% de su cobertura original en Colombia. Por tanto, son de suma importancia proponer estrategias de conservación y restauración de este ecosistema. Nuestros objetivos fueron cuantificar la variabilidad inter e intraespecífica de rasgos funcionales de especies arbóreas en el bosque seco tropical de Colombia y evaluar las correlaciones de rasgos funcionales y la integridad fenotípica con variables ambientales. Para esto, medimos tres rasgos funcionales (área foliar específica, contenido foliar de materia seca y densidad de madera en fuste) y dos rasgos arquitectónicos (profundidad y diámetro de copa) a 14 especies arbóreas del bosque seco tropical en 17 sitios de seis bioregiones en Colombia. Nuestros resultados muestran que para la mayoría de los rasgos la variación intraespecífica fue más alta en las especies evaluadas. También se encontró que a pesar de la existencia de varias correlaciones significativas estadísticamente entre ambiente y rasgos e integridad el patrón de relacionamiento no fue muy claro.

Palabras clave: Bosque seco tropical, rasgos funcionales, variabilidad interespecífica e intraespecífica, variables ambientales

Variability of functional traits in tree species of the tropical dry forest of Colombia

Abstract

The tropical dry forest is a lowland biome that is characterized by a very marked drought period every year. Its natural distribution has decreased considerably and only 8% of its original cover remains in Colombia. Therefore, conservation strategies and restoration of this ecosystem are very important. Our objectives were to quantify the inter and intraspecific variability of functional traits of tree species in the tropical dry forest of Colombia and evaluate the correlations of functional traits and phenotypic integrity with environmental variables. For this, we measured 3 functional traits (specific leaf area, leaf dry matter content and wood density) and 2 architectural features (depth and canopy diameter) to 14 tree species of the tropical dry forest at 17 sites of 6 bioregions in Colombia. Our results show that for most traits the intraspecific variability was higher in the species evaluated. It was also found that despite the existence of several statistically significant correlations between environment and traits and integrity the relationship pattern was not very clear.

Keywords: Tropical dry forest, functional traits, interspecific and intraspecific variability, environmental variables

Contenido

Pág.

Resumen……IX

1. Introducción 1

2. Metodología 10

2.1 Selección de especies 10

2.2 Área de estudio 13

2.3 Toma de datos 15

2.3.1 Caracterización funcional 16

2.3.2 Caracterización ambiental 18

2.4 Análisis de datos 21

2.4.1 Exploración de datos 21

2.4.2 Análisis estadístico 21

3. Resultados 24

3.1 Exploración de datos 24

3.2 Variabilidad de rasgos funcionales 28

3.3 Relación entre rasgos funcionales y variables ambientales e integridad fenotípica. 33

4. Discusión 39

- Variabilidad de rasgos funcionales 39
- Relación entre rasgos funcionales e integridad fenotípica con variables ambientales 41

5. Conclusiones 45

A. Anexo 1: Descripción de las especies 46

6. Bibliografía 53

Lista de figuras

Pág.

Figura 2-1 Localización de los sitios de muestreo de las especies seleccionadas, en diferentes zonas de bosque seco tropical en Colombia 14
Figura 3-1: Panel múltiple de diagramas de puntos de Cleveland graficas de puntos para los 5 rasgos funcionales que se evaluaron en las especies de árboles del bosque seco tropical tenidas en cuenta en el estudio..... 25
Figura 3-2: Diagramas de cajas de cada uno para los 5 rasgos funcionales tenidos en cuenta en el estudio. 26
Figura 3-3 Diagramas de cajas de rasgos funcionales. 28
Figura 3-4 Descomposición de la varianza relativa dentro poblaciones, entre poblaciones y dentro de individuos en los rasgos funcionales 31
Figura 3-5 PCA con variables ambientales..... 34
Figura 4-1 Respuesta de rasgos funcionales a través de gradientes ambientales a nivel interespecífico e intraespecífico..... 42

Lista de tablas

Pág.

Tabla 2-1: Especies de árboles del bosque seco tropical en Colombia seleccionadas para realizar este estudio 11
Tabla 2-2: Sitios de muestreo de las especies seleccionadas, en diferentes zonas de bosque seco tropical en Colombia 13
Tabla 2-3: Variables dasométricas medidas a cada individuo 15
Tabla 2-4: Rasgos funcionales medidos a cada individuo de las especies de árboles de bosque seco tropical preseleccionadas en los diferentes sitios de muestreo 17
Tabla 2-5: Variables directas consideradas para evaluar la variación a través de gradientes ambientales 18
Tabla 2-6: Variables indirectas obtenidas a partir de las coordenadas de los individuos en los sitios de muestreo de bosque seco tropical en Colombia 19
Tabla 3-1: Resumen de la conformación de la base de datos de este estudio por número de sitios de muestreo y cantidad de individuos muestreados por rasgo, para cada especie 24
Tabla 3-2 Correlaciones entre variables ambientales con rasgos funcionales, integridad fenotípica y coeficientes de variación 37

1. Introducción

Bosque seco tropical

El Bosque Seco Tropical (BST) es un bioma forestal que ocurre en tierras bajas de zonas tropicales y que se caracteriza por presentar una estacionalidad marcada de la precipitación, con varios meses de sequía (Pizano and García, 2014). Generalmente, se define como el conjunto de bosques de tierras bajas con temperatura anual igual o superior a 25°C, precipitación anual entre 700 y 2000 mm, evapotranspiración mayor a precipitación y uno o dos periodos de sequía (precipitación menor a 100 mm mensual), los cuales pueden durar entre dos y seis meses al año (Dirzo et al., 2011; IAvH, 2014; Murphy and Lugo, 1986; Pennington et al., 2006; Sánchez-Azofeifa et al., 2014). Estas condiciones, especialmente la estacionalidad en la precipitación que se asocian con la duración e intensidad de los periodos de sequía y la disponibilidad espacial del agua en el suelo, determinan la fenología, densidad de madera, distribución de especies y fisiología de la vegetación en el BST (Borchert, 1994; Eamus, 1999; Murphy and Lugo, 1986), que la mayoría de árboles sean deciduos durante los periodos de sequía (Dirzo et al., 2011; Pennington et al., 2006); y los procesos biológicos como crecimiento y reproducción estén sincronizados con la disponibilidad de agua (Murphy and Lugo, 1986).

Actualmente, el BST es uno de los ecosistemas más amenazados del mundo. Por consiguiente, se encuentra fragmentado en relictos pequeños y aislados, que constituyen una marcada heterogeneidad en términos de irradiación, temperatura, humedad y velocidad de liberación de nutrientes en el suelo (Khurana and Singh, 2001). Las causas de las grandes transformaciones del BST son múltiples, incluida la vulnerabilidad del BST al fuego, la relativa alta fertilidad de los suelos y el clima agradable para el establecimiento de asentamientos humanos (Powers et al., 2009; Quesada et al., 2009; Sánchez-Azofeifa et al., 2014). Se estima que hay 1.048.700 km^2 de remanentes de BST a nivel mundial, de los cuales más de la mitad (54,2%) se encuentra en Suramérica, donde están las áreas contiguas más extensas, una en el noreste de Brasil y la otra en el sureste de Bolivia,

Paraguay y el norte de Argentina. En el norte de Venezuela y Colombia también se presenta una región extensa de BST (Miles et al., 2006).

La extensión original del BST en Colombia era de más de 8’000.000 ha, pero alrededor del 90% fue reemplazado por pastizales, cultivos y urbanizaciones durante el siglo XX (cita). En la actualidad, tan solo queda el 8% de la cobertura original del BST, con un alto grado de fragmentación, baja representatividad en áreas protegidas, y con gran parte de su cobertura como vegetación secundaria (González-M et al., 2018; Pizano and García, 2014; Sánchez-Azofeifa et al., 2014). En Colombia el BST se desarrolla en seis regiones biogeográficas diferentes: el valle del río Patía, el valle del río Cauca, el alto y medio valle del río Magdalena, Santander y Norte de Santander, la costa Caribe, y la Orinoquía, en las cuales se tienen condiciones contrastantes en cuanto a composición, estadíos sucesionales y estado de conservación (González-M et al., 2018; Pizano and García, 2014). El BST en Colombia se desarrolla en áreas con una alta variación ambiental y edáfica, con temperatura anual promedio de 26,5°C, precipitación media anual de 1571,1 mm y una o dos estaciones de sequía anuales. Los suelos varían desde poco fértiles, con alto contenido de arena y poco contenido de carbono orgánico a fértiles debido a la alta capacidad de intercambio catiónico, alto contenido de textura fina y materia orgánica (González-M et al., 2018).

La limitación en la disponibilidad del agua en el BST, ha generado que las especies arbóreas tengan múltiples adaptaciones fisiológicas y morfológicas para reducir la transpiración y evitar la cavitación del xilema, como: fuerte control estomático (Slot and Poorter, 2007), alta densidad de madera y hojas compuestas con menor área foliar por masa vegetal, que les permite ser más óptimas durante periodos de estrés (Markesteijn, 2010). También se ha registrado que para el bosque seco tropical en estadíos iniciales las especies tienen alta densidad de madera como un mecanismo de tolerancia a la sequía y a medida que avanza la sucesión las comunidades convergen a especies con menor densidad de madera (Poorter et al., 2019).

Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medidas a nivel individual, sin referencia al ambiente o cualquier otro nivel de organización,

que impacta su éxito reproductivo a través de sus efectos sobre el crecimiento, reclutamiento y mortalidad (Violle et al., 2007). Los mecanismos y adaptaciones fisiológicas y morfológicas que han desarrollado las especies del BST para enfrentar la sequía están fuertemente relacionadas con los rasgos funcionales (Poorter and Markesteijn, 2008). Varios trabajos han reconocido la importancia de los rasgos funcionales para explicar la respuesta de las especies a gradientes ambientales en el BST (Pandey et al., 2013; Poorter, 2009; Poorter and Markesteijn, 2008). Los rasgos funcionales en plantas se pueden agrupar en diferentes grupos como (Salgado-Negret and Paz, 2015):

i) *Vegetativos*: incluye rasgos como altura máxima, clonalidad y formas de crecimiento. Son sensibles a la variabilidad del clima y de los recursos del suelo e influencian procesos de los ecosistemas como la productividad primaria y los ciclos biogeoquímicos.

ii) *Foliares*: incluye rasgos como área foliar, área foliar específica, densidad de estomas y tricomas, contenido foliar de materia seca, entre otros. Son probablemente los más variables de las plantas y se han reportado variaciones con la luminosidad, disponibilidad hídrica, viento y nutrientes

iii) *Hidráulicos y biomecánicos del tallo*: están asociados a las células que forman la madera o tejido xilematico. Dan información asociada con la capacidad de almacenamiento y transporte de agua, resistencia mecánica, arquitectura y ganancia de carbono. Incluye rasgos como densidad de madera, grosor de corteza, porosidad de madera, entre otros.

iv) *Radiculares*: Los rasgos radiculares permiten la transferencia de recursos entre partes subterráneas y aéreas de la planta, se encargan de su soporte mecánico e influencian procesos como los ciclos biogeoquímicos. Incluye rasgos como contenido radicular de materia seca, profundidad de enraizamiento, densidad de raíz, entre otros.

v) *Regenerativos*: está asociado con aspectos reproductivos de las plantas e incluye rasgos como masa de semilla y síndrome de dispersión.

El ***Área foliar especifica*** (AFE), es la relación entre el área foliar y la masa seca foliar (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), indica el área de superficie de captura de luz por unidad de biomasa seca (Poorter, 2009). Está relacionado con muchos aspectos asociados al crecimiento y supervivencia de las plantas (Shipley and Vu, 2002), como la capacidad fotosintética neta, la concentración de nitrógeno, la longevidad de la hoja, la tasa de

crecimiento relativa, la densidad de la madera, y capacidad competitiva (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter, 2009; Sánchez-Azofeifa et al., 2014).
El AFE tiene una alta variación en el BST, las diferencias en el AFE son probablemente importantes para la coexistencia de especies en los BST, porque una mayor variación en el AFE dentro de una comunidad podría permitir que diferentes especies dividan los recursos en el entorno altamente variable de los BST tanto en el tiempo (la estacionalidad de la lluvia) como en el espacio (variación en la topografía y contenido de agua del suelo) (Sánchez-Azofeifa et al., 2014).

El ***Contenido foliar de materia seca*** (CFMS) es la relación entre la masa seca y la masa fresca de la hoja e indica la cantidad de materia seca invertida por unidad de masa fresca (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Se ha demostrado que CFMS está asociado con la tolerancia a la sequía (Markesteijn, 2010).

La ***densidad de la madera*** es otro rasgo muy informativo que está relacionado con funciones ecológicas como el uso de recursos y la resistencia al estrés y las perturbaciones (Chave et al., 2009), y está asociado con el crecimiento, sobrevivencia y almacenamiento de carbono (Poorter et al., 2018). Representa la compensación que existe entre el crecimiento, el soporte mecánico, la conductividad hidráulica y la capacidad de almacenamiento de agua (Niklas, 1995). Este rasgo es muy importante en el BST, puesto que está asociado con la tolerancia a la seguía debido a que está fuertemente influenciado por la disponibilidad de agua del suelo (Borchert, 1994) y además está vinculado con maderas más densas en el BST, debido a que la baja disponibilidad hídrica en este ecosistema hacen que los vasos xilematicos sean más delgados y con paredes reforzadas que implican una alta asignación de carbono estructural y fibras para favorecer la resistencia a embolismos en su sistema de transporte (Salgado Negret, 2016).

Arquitectura arbórea

La arquitectura del árbol se refiere a la forma general del árbol y a la posición espacial de sus componentes (Poorter et al., 2003). Es un determinante importante de la extensión de altura, la captura de luz, eficiencia en el crecimiento de la copa y la estabilidad mecánica de los árboles. Permite a las especies explotar el gradiente de altura vertical en el dosel

del bosque y los gradientes horizontales de luz en el suelo del bosque.(Poorter et al., 2006, 2003).

Los rasgos arquitectónicos o estructurales reflejan la forma del árbol y de la posición espacial, sus componentes están basados en medidas de la altura de la planta y el tamaño de la copa (Jopaul et al., 2018; Poorter et al., 2006, 2003). Están asociados con las estrategias de historia de vida de árboles tropicales y son derivados de alometrías especificas por especie y pueden ser cuantificados en diferentes estados (Jopaul et al., 2018). Están fuertemente influenciados por patrones ontogénicos que son altamente específicos por especie (Poorter et al., 2006). Pero algunos estudios han encontrado que en el trópico los rasgos arquitectónicos varían entre especies en estadíos iniciales pero esto desaparece cuando los individuos son adultos y alcanzan el dosel (Poorter et al., 2006, 2003).

Los rasgos arquitecturales en parte son genéticamente predeterminados, la copa, la altura y la relación entre altura y diámetro (alometría) varían entre especies y con otros rasgos funcionales (Banin et al., 2012). Estudios han encontrado correlaciones positivas entre rasgos arquitecturales, sugiriendo que especies de doseles altos son altas y con mayor profundidad de copa que especies de doseles bajos en todos los estados ontogénicos (Jopaul et al., 2018).

Espectros funcionales

Los rasgos funcionales se han utilizado ampliamente para describir, agrupar y clasificar las especies según sus funciones. La clasificación de estas estrategias ecológicas se realiza de acuerdo a la variación de estos rasgos funcionales a lo largo de ejes de especialización que se denominan espectros funcionales (Reich et al., 2003). En la plantas están identificados los espectro foliares, de madera, radiculares, de regeneración (Salgado Negret, 2016) y arquitectónicas (Banin et al., 2012).

En cuanto a las hojas existe un espectro foliar que es fuertemente consistente en las angiospermas y aplica independientemente de la forma de crecimiento, el tipo funcional de la planta o el bioma. El espectro varía desde el rápido a lento retorno en la inversión de nutrientes. En el primer extremo están las especies adquisitivas que se caracterizan por ser de rápido crecimiento, corta vida, altos valores de AFE, bajos valores de CFMS y hojas estructuralmente económicas con alto contenido nitrógeno y alta tasa fotosintética. Al otro extremo están las especies conservativas, de lento crecimiento y larga vida, con bajos

valores de AFE, altos valores de CFMS, hojas estructuralmente costosas con bajo contenido de nitrógeno y baja tasa fotosintética. Estas dos estrategias reflejan el costo de construir una hoja versus el beneficio que provee una hoja en la fijación del carbono vía fotosíntesis (Díaz et al., 2004; Donovan et al., 2011; Freschet et al., 2010; Wright et al., 2004).

De otro lado, la densidad de madera también tiene un espectro asociado funciones ecológicas como la habilidad competitiva y resistencia al estrés y perturbaciones (Chave et al., 2009). Las especies con densidad baja, han sido asociadas con especies de rápido crecimiento con altos de requerimientos de luz debido a la poca inversión que realizan las plantas en la madera (Poorter et al., 2010), mientras que especies con densidades más altas están asociadas con una alta supervivencia debido a una mayor inversión en la madera que genera mayor fortaleza hidráulica para tolerar el estrés de la sombra, el viento, la sequía y los herbívoros (Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010).

Respecto a las variables arquitectónicas, se presentando dos extremos en el espectro. De un lado están las especies de porte alto, las cuales crecen más rápido para alcanzar rápidamente el dosel, son de pequeñas copas con fustes delgados en el sotobosque y luego desarrollan grandes copas una vez alcanzan el dosel abierto para maximizar la ganancia de carbono y reproducción. Mientras que las especies de porte bajo completan su ciclo de vida por debajo del dosel, desarrollan amplias copas para maximizar la captura de luz y alcanzar su tamaño reproductivo (Jopaul et al., 2018)

Variación inter e intraespecífica de rasgos funcionales

La variabilidad funcional interespecífica es la variación de rasgos funcionales entre diferentes especies. Está asociada con las respuesta de las especies a gradientes y cambios ambientales (Salgado Negret, 2016). Por otro lado, la variabilidad funcional intraespecífica o variabilidad de rasgos dentro de especies, es en general la variabilidad de los rasgos funcionales expresados por individuos dentro de una especie (Albert et al., 2011). Muestra la habilidad de las especies de responder a variaciones ambientales (Salgado-Negret and Paz, 2015), a través de mecanismos como adaptación (variabilidad fenotípica entre genotipos individuales) y plasticidad fenotípica (potencial de cada genotipo individual de producir múltiples fenotipos bajo varias condiciones ambientales). Esta variabilidad resulta de ambos mecanismos y sus interacciones (Albert et al., 2011).

Además, tiene efectos significativos en procesos comunitarios y ecosistémicos (Albert et al., 2011). Se ha relacionado con ensamble de comunidades (Jung et al., 2010; Kichenin et al., 2013; Siefert et al., 2015), respuesta a fertilización (Siefert and Ritchie, 2016) y descomposición de hojarasca (Lecerf and Chauvet, 2008). La variabilidad funcional intraespecífica surge a diferentes escalas espacio-temporales y niveles ecológicos organizacionales, los cuales reflejan distintos impulsores de variación (ontogenéticos, plasticidad y genética) (Messier et al., 2017b). Esta variabilidad puede ser descompuesta en tres componentes principales (Albert et al., 2011):

Variabilidad intraespecífica poblacional: es la diferencia en los valores de los rasgos funcionales entre poblaciones de una sola especie. Puede ser debida a diferentes composiciones genotípicas de poblaciones, pero también a respuestas plásticas de genotipos a diferentes condiciones ambientales. También puede ser de carácter temporal, es decir, cuando los individuos dentro de una población están siendo afectados simultáneamente por un cambio temporal en el ambiente, como por ejemplo la estacionalidad de la precipitación.

Variabilidad intraespecífica entre individuos: Es la variabilidad dentro de una población dada. Se puede deber a la coexistencia de diferentes genotipos y también a la plasticidad de esos diferentes genotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales como el estrés, disponibilidad de recursos, perturbaciones o interacciones bióticas.

Variabilidad dentro individuos: Es la habilidad de los rasgos funcionales de variar dentro de individuos. Puede deberse a heterogeneidad espacial (hojas expuestas al sol y en la sombra) y también a la variabilidad temporal a través de procesos como la fenología, ontogenia o a la respuesta a la variabilidad ambiental en el tiempo (estacionalidad, cambio climático).

En general, la caracterización de especies se hace basada en el promedio de los rasgos por especie (variabilidad interespecífica), asumiendo que la variabilidad intraespecífica es poco significativa (Albert et al., 2011, 2010b), sin tener en cuenta que los rasgos funcionales varían dentro de especies dependiendo de factores genéticos y ambientales. Incluso en evolución está bien establecido que la variabilidad genética es una condición necesaria para adaptarse a cambios ambientales (Albert et al., 2011). Identificar qué escalas (inter o intraespecífica) representan la mayor parte de la variación en los rasgos

también puede ayudar a enfocar los esfuerzos de investigación en patrones y procesos a escalas espaciotemporales que son ecológicamente más importantes (Messier et al., 2010).

Integridad fenotípica funcional

La integridad fenotípica se refiere al patrón de correlación funcional entre diferentes rasgos en un organismo determinado asociados a un rol o modulares relacionadas con la independencia de un grupo de rasgos (Armbruster et al., 2014; Murren, 2002; Pigliucci, 2003). Los rasgos varían en todas las escalas ecológicas (individuo, población, comunidad) en respuesta a una amplia gama de mecanismos ecológicos y evolutivos que crean variación fenotípica (Messier et al., 2017a). La integración se mide a nivel de grupos funcionales de caracteres, y algunos grupos pueden estar más o menos integrados dentro del mismo organismo (Pigliucci, 2003). La variación entre rasgos funcionales refleja las redes de interacción de desarrollo, fisiológicas y funcionales de diferentes fuerzas (Armbruster et al., 2014)

Generalmente, la integridad fenotípica se establece a través de correlaciones entre rasgos funcionales (Armbruster et al., 2014; Messier et al., 2018; Murren, 2002). El tipo de correlación en la integridad fenotípica de rasgos funcionales tiene implicaciones importantes para la evolución de todo el organismo, es decir, si existe una correlación positiva sugiere que los rasgos evaluados aumentarán o disminuirán simultáneamente en tamaño, forma o cantidad. Una correlación negativa indica que a medida que un rasgo aumenta, el otro disminuye. Esto puede considerarse una compensación o una restricción genética. Mientras que la ausencia de correlaciones significativas indican que los rasgos son disociables (Murren, 2002).

En este estudio, se evaluaron cinco rasgos funcionales en 11 especies arbóreas del bosque seco tropical en 17 sitios de Colombia, abarcando gran parte de la distribución actual de este ecosistema. Las preguntas de investigación son: (i) ¿Dónde ocurre la mayor parte de la variación de rasgos funcionales para especies arbóreas del bosque seco: dentro especies, entre especies o dentro de individuos? La hipótesis asociada es que las condiciones ambientales en el bosque seco tropical funcionan como un “filtro”, es decir, que las características del entorno elimina todas las especies que carecen de combinaciones específicas de rasgos para establecerse (Keddy, 1992), y como este filtro

actúa a escala individual, de la población y de la comunidad (Messier et al., 2017a) y por tanto se espera que la variabilidad intraespecífica sea mayor.

La segunda pregunta de investigación es: (ii) ¿Cómo están relacionados los rasgos funcionales y la integridad fenotípica de especies arbóreas en el bosque seco tropical con variables ambientales? La hipótesis asociada es que debido al estrés hídrico del bosque seco tropical las variables climáticas tendrán mayor influencia en la variación de rasgos funcionales.

2. Metodología

2.1 Selección de especies

Se seleccionaron 14 especies de amplia distribución en el bosque seco en Colombia. La selección estuvo basada en la abundancia de las especies, la existencia de marcadores genéticos para la realización de estudios posteriores y en aspectos funcionales logrando tener representantes de los grandes grupos de estrategias funcionales reportados para este ecosistema (Mendez-Alonso et al. 2013) (Tabla 2-1). El Anexo 1 contiene una descripción de las especies seleccionadas para realizar el estudio.

Tabla 2-1: Especies de árboles del bosque seco tropical en Colombia seleccionadas para realizar este estudio

Especie	Familia	Distribución natural	Tipo de ecosistema	Estadío sucesional	Fenología foliar	Tipo de hoja	Síndrome de dispersión
Albizia saman	Leguminosae	Sur de México hasta norte de Surámerica	Bosque seco tropical y sabanas	Secundaria	Semi-caducifolio	Compuesta	Zoocoria
Aspidosperma polyneuron	Apocynaceae	Colombia, Venezuela, Perú, Argentina, Paraguay y sur de Brasil	Bosque seco y húmedo tropical	Secundaria tardía	Perennifolio	Simple	Anemocoria
Astronium graveolens	Anacardiaceae	Sur de México hasta Bolivia	Bosque seco y húmedo tropical	Secundaria tardía	Semi-caducifolio	Compuesta	Anemocoria
Bursera simaruba	Burseraceae	Sureste de Estados Unidos hasta Venezuela	Bosque seco y húmedo tropical	Pionera	Caducifolio	Compuesta	Zoocoria
Caesalpinia ebano	Leguminosae	Región Caribe de Colombia	Bosque seco tropical	Secundaria tardía	Caducifolio	Compuesta	
Cedrela odorata	Meliaceae	Norte de México hasta Brasil, Bolivia y Perú, y las Indias Occidentales	Bosques húmedos y estacionalmente seco de zonas de vidas tropicales y subtropicales	Pionera de larga vida	Caducifolio	Compuesta	Anemocoria

Especie	Familia	Distribución natural	Tipo de ecosistema	Estadío sucesional	Fenología foliar	Tipo de hoja	Síndrome de dispersión
Ceiba pentandra	Malvaceae	América tropical y África occidental	Bosques húmedos y secos de tierras bajas tropicales	Pionera de larga vida	Caducifolio	Compuesta	Anemocoria
Enterolobium cyclocarpum	Leguminosae	México hasta el norte de Suramérica	Bosque seco y húmedo tropical	Secundaria tardía	Caducifolio	Compuesta	Zoocoria
Hura crepitans	Euphorbiaceae	Honduras hasta Bolivia	Bosque seco y húmedos de tierras bajas tropicales y subtropicales	Pionera de larga vida	Perennifolio	Simple	Autocoria
Hymenaea courbaril	Leguminosae	México hasta Brasil	Bosque seco y húmedo de tierras bajas tropicales	Secundaria tardía	Semi-caducifolio	Compuesta	Agentes múltiples
Platymiscium pinnatum	Leguminosae	México hasta Venezuela	Bosque seco y húmedo de tierras bajas tropicales	Secundaria tardía	Caducifolio	Compuesta	Anemocoria

Fuente: (Burns and Honkala, 1990; Cárdenas-Henao et al., 2015; Cárdenas L and Salinas, 2006; Dick et al., 2007; Fonseca et al., 2004; Francis et al., 2000a; Gardarin et al., 2011; Gómez Restrepo et al., 2013; Havermaet, 2015; Lacerda et al., 2008; Noguchi et al., 2009; Román et al., 2012)

2.2 Área de estudio

Se seleccionaron 17 sitios de remanentes del BST ubicados en seis bioregiones en Colombia (Tabla 2-2). La selección de los sitios se realizó de acuerdo con la distribución actual del bosque seco tropical, la accesibilidad a los predios y las condiciones contrastantes geográficas y climáticas entre ellos, para así poder evaluar la importancia relativa del clima en la variabilidad de los rasgos (Figura 2-1).

Tabla 2-2: Sitios de muestreo de las especies seleccionadas, en diferentes zonas de bosque seco tropical en Colombia

Bioregión	Sitio	Código de sitio	Temperatura media anual(°C)	Precipitación anual (mm)	Altura sobre el nivel del mar (msnm)
Caribe	Zona Amortiguadora PNN Tayrona	ZAT	27,3 ± 0,09	893,4 ± 44,79	100,8 ± 12,19
	Mamancana	MAM	26,4 ± 0,28	1159,6 ± 135,87	188,3 ± 22,48
	Guamo	GUA	28,1 ± 0,03	1122,5 ± 5,5	47,9 ± 6,06
	Zambrano	ZAM	28 ± 0,02	976,4 ± 4,81	39,5 ± 4,28
	Colosó	COL	26,2 ± 0,12	1344,2 ± 2,86	254,7 ± 18,67
Chicamocha	Chicamocha	CHI	24,6 ± 0,22	1039,3 ± 162,85	725,5 ± 48,07
Valle del Cauca	Ituango	ITU	25,8 ± 0,2	2656,3 ± 55,09	416,5 ± 43,65
	Olaya	OLA	25,2 ± 0,31	1384 ± 42,98	517,7 ± 12,09
	Santa fe de Antioquia	SFE	26,1 ± 0,03	1279,8 ± 16,1	490 ± 6,16
	La Pintada	PIN	24,9 ± 0,07	2275,1 ± 172,29	669,2 ± 24,39
	La Paila	PAI	23,8 ± 0,02	1334,1 ± 9,37	942,6 ± 4,01
	Parque Nacional Natural Mateguadua	MAT	22,8 ± 0,1	1387,3 ± 15,79	1128 ± 21,89
	Centro Internacional de Agricultura Tropical	CIAT	24 ± 0	1010 ± 0	971,8 ± 3,01
	Jamundí	JAM	26,1 ± 0,81	1586,1 ± 143,86	491,3 ± 120
Valle del Magdalena	Palmarosa, Guataquito, Mendez, Mariquita	TOL	26,1 ± 0,81	1586,1 ± 143,86	491,3 ± 120

Bioregión	Sitio	Código de sitio	Temperatura media anual(°C)	Precipitación anual (mm)	Altura sobre el nivel del mar (msnm)
Tatacoa	Desierto de La Tatacoca	TAT	27,7 ± 0,06	1380,8 ± 21,24	366,9 ± 4,75
Valle del Patía	Patía	PAT	25,2 ± 0,6	1694,6 ± 69,15	629,8 ± 91,57

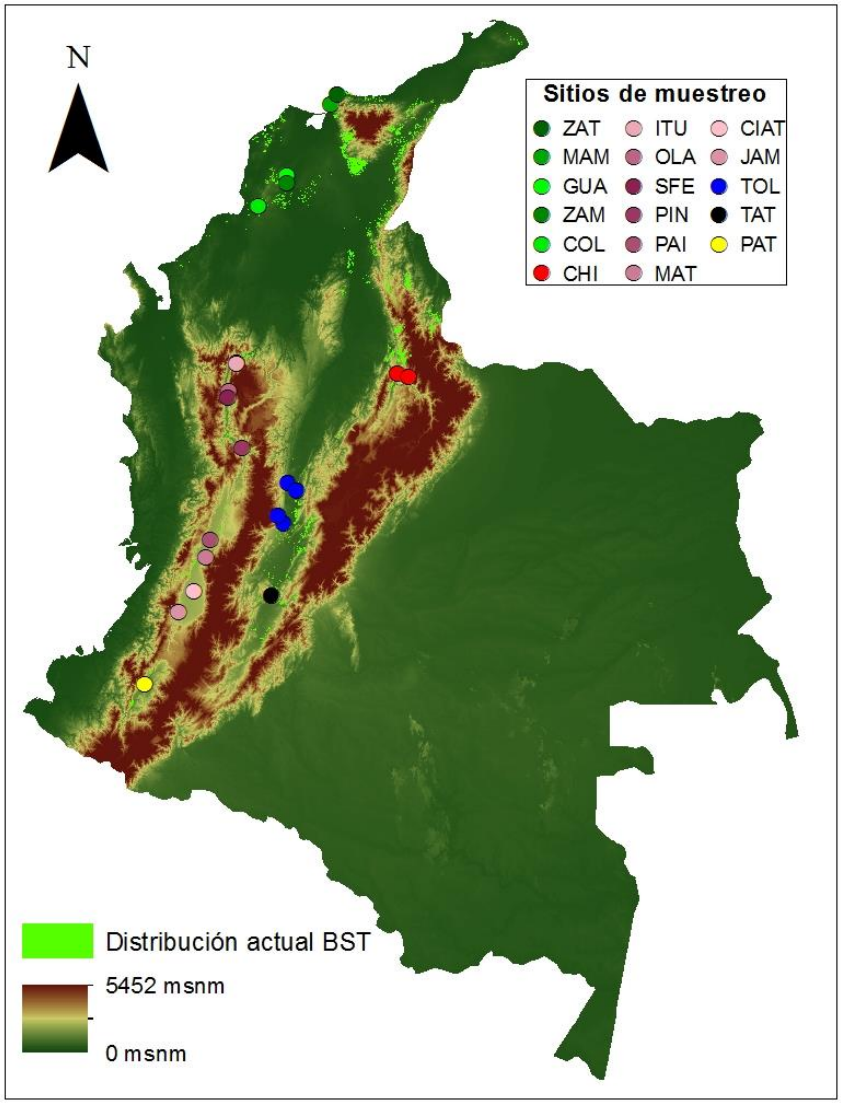


Figura 2-1 Localización de los sitios de muestreo de las especies seleccionadas, en diferentes zonas de bosque seco tropical en Colombia

2.3 Toma de datos

La colección de datos en campo se realizó entre julio de 2014 y enero de 2016. En cada sitio se tomaron datos en tres a 10 individuos adultos por especie, de acuerdo con la abundancia local de las especies seleccionadas. Se escogieron individuos separados entre sí entre 50 a 100 metros como mínimo, para reducir la probabilidad de recolectar individuos genéticamente similares. Cada individuo se georreferenció, se le midieron variables estructurales (Tabla 2-3) y se le tomaron muestras madera de una rama y del fuste con ayuda de un barreno de Pressler para evaluar su densidad, también se colectaron cinco hojas maduras para medir rasgos funcionales foliares. Adicionalmente, se tomaron muestras de suelo cercanas a cada árbol a una profundidad de entre 20 y 30 cm. En áreas donde las condiciones eran homogéneas en cuanto a pendiente, cobertura y microclima, se mezclaron las muestras individuales y se obtuvo una muestra compuesta representativa de la zona, las cuales se llevaron al Laboratorio de Biogeoquímica de la Universidad Nacional sede Medellín, para análisis de parámetros de fertilidad, textura y elementos menores (Tabla 2-5). También se colectó una muestra botánica que fue almacenada temporalmente en el herbario de la Universidad Nacional Sede Medellín y las muestras fértiles fueron enviadas al Centro Internacional de Agricultura (CIAT) de Palmira (Valle del Cauca)

Tabla 2-3: Variables dasométricas medidas a cada individuo

Variable	Descripción	Unidad
Diámetro a la altura del pecho (DAP)	Diámetro del árbol a 1.30 metros de altura del fuste. Se midió con cintas métricas y diamétricas	cm
Diámetro de copa	Diámetros perpendiculares de la copa del árbol medidos con cinta métrica. La dirección en la que se realizó la medición perpendicular se determinó por la posición percibida del diámetro de corona más largo	m
Altura del fuste	Altura de la base del árbol hasta donde inicia la ramificación. Fue medido con hipsómetro	m
Altura total	Altura de la base del árbol hasta la yema apical, descontando las ramas excepcionales o estructuras reproductivas	m

2.3.1 Caracterización funcional

Los rasgos que se evaluaron en este estudio se agruparon en tres tipos: arquitectónicos, foliares e hidráulicos (Tabla 2-4). En el primer tipo se encuentra la profundidad de copa y ancho de copa, el cual se dividió por la altura del individuo para eliminar la influencia del estado ontogénico de los individuos. Para la medición de los rasgos foliares se siguió el protocolo de (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), para esto se recolectaron cinco hojas completamente expandidas, maduras, no senescentes y expuestas al sol, a las cuales se les midió el área foliar, a través de una fotografía que fue tomada en campo y posteriormente procesada en el programa ImageJ, se les tomó peso fresco y peso seco después de haberlas secados al horno. En cuanto al rasgo hidráulico se calculó la densidad de la madera en el fuste (Tabla 2-4).

Este conjunto de rasgos a evaluar describe "*trade-offs*" entre funciones ecológicas importantes: rasgos foliares asociados a la adquisición y conservación de recursos, densidad de madera relacionados con crecimiento, sobrevivencia y soporte mecánico y los rasgos arquitectónicos con la estabilidad mecánica de los árboles.

Tabla 2-4: Rasgos funcionales medidos a cada individuo de las especies de árboles de bosque seco tropical preseleccionadas en los diferentes sitios de muestreo

Tipo de rasgo	Rasgo	Forma de medición	Unidad	Importancia ecológica
Arquitectónico	Profundidad de copa (PC)	Relación entre la altura del fuste sobre la altura total del árbol.	m	• Determinan la captura de luz y transporte de agua • Asociado con densidad de madera, dispersión y hábito de la hoja • Limitan la cantidad y distribución espacial del follaje
	Diámetro de copa (DC)	Promedio de dos diámetros perpendiculares de la copa dividido la altura del fuste	m	
Foliares	Área foliar especifica (AFE)	Se tomó una fotografía a cada hoja y se midió el área foliar con el programa ImageJ (http://imagej.softonic.com/). Después se tomó el peso fresco, y las hojas se secaron en el horno a 60°C durante 72 horas y se pesó nuevamente después de sacarlas del horno. El rasgo se obtiene de dividir el área foliar sobre la masa seca. El AFE se debía estimar para cada hoja y de un individuo se obtenían cinco datos de este rasgo.	cm^2/g	Correlacionado con: • Capacidad fotosintética neta • Concentración de nitrógeno • Longevidad foliar • Tasa de crecimiento relativa • Densidad de la madera • Capacidad competitiva
	Contenido foliar de materia seca (CFMS)	Se obtiene de dividir la masa fresca de la hoja sobre la masa seca al horno. El CFMS se debía estimar para cada hoja y de un individuo se obtenían cinco datos de este rasgo.	mg/g	• Indica la resistencia biomecánica de los tejidos • Está relacionado con la tasa de crecimiento y asimilación de carbono • Asociado con la tolerancia a la sequía
Hidráulico	Densidad de madera en fuste (DMF)	La muestra de madera extraída del barreno se hidrato durante una semana y se midió el volumen por desplazamiento de agua, posteriormente se determinó la masa seca de la muestra de madera después de haber sido secada en un horno a 60°C durante 72 horas y se pesó inmediatamente después de sacar las muestras del horno. La densidad de madera se obtuvo como la división entre la masa seca y el volumen fresco de la madera. De cada individuo se obtenía un dato de este rasgo.	g/cm^3	• Asociado con funciones ecológicas como el uso de recursos y la resistencia al estrés y las perturbaciones • Representa la compensación que existe entre el crecimiento, el soporte mecánico, la conductividad hidráulica y la capacidad de almacenamiento de agua • Asociado con la tolerancia a la seguía debido a que está fuertemente relacionado con la disponibilidad de agua del suelo (Borchert, 1994). La baja disponibilidad hídrica en el BST

Fuente: (Albert et al., 2010b; Banin et al., 2012; Chave et al., 2009; Jopaul et al., 2018; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter, 2009; Poorter et al., 2006; Sánchez-Azofeifa et al., 2014)

2.3.2 Caracterización ambiental

Se seleccionaron 56 variables para evaluar los cambios de los rasgos funcionales a través de gradientes ambientales. Las variables se clasificaron en dos grupos: directas e indirectas. El primer grupo se refiere a los datos que se obtuvieron directamente en cada sitio de muestreo, y corresponden a variables edáficas derivadas del análisis de laboratorio de las muestras de suelo (parámetros básicos de fertilidad, clase textural y elementos menores) (Tabla 2-5).

Tabla 2-5: Variables directas consideradas para evaluar la variación a través de gradientes ambientales

No	Grupo	Nombre	Descripción	Unidad	Método
1	Edáfico - Parámetros básicos de fertilidad	pH	pH del suelo	-	Potenciométrico suelo: agua 1:2
2		MO	Contenido de materia orgánica	%	Walkley & Black, Volumetría
3		P	Contenido de fosforo	meq/100 g de suelo	Acido L-ascórbico, espectrofotometría UV- VIS
4		Ca	Contenido de calcio	meq/100 g de suelo	Acetato de amonio 1N, neutro, absorción atómica
5		Mg	Contenido de magnesio	meq/100 g de suelo	
6		K	Contenido de potasio	meq/100 g de suelo	
7		CICE	Capacidad de intercambio catiónico efectivo	meq/100 g de suelo	Derivado a partir de contenido de elementos mayores y aluminio
8		B	Contenido de boro	ppm	Azometino - H, agua caliente, espectrofotometría UV- VIS
9		N	Contenido de nitrógeno	%	Micro- Kjeldahl
10	Edáfico - Textura del suelo	A	Cantidad de arena	%	Bouyoucos
11		L	Cantidad de limo	%	
12		Ar	Cantidad de arcilla	%	
13	Edáfico - Elementos menores	Cu	Contenido de cobre	ppm	Olsen, absorción atómica
14		Fe	Contenido de hierro	ppm	
15		Mn	Contenido de manganeso	ppm	
16		Zn	Contenido de zinc	ppm	

Las variables indirectas corresponden a datos que se obtuvieron teniendo como referencia las coordenadas de cada individuo a partir de mapas de elevación, clima y suelo (Tabla 2-6).

Tabla 2-6: Variables indirectas obtenidas a partir de las coordenadas de los individuos en los sitios de muestreo de bosque seco tropical en Colombia

No	Grupo	Nombre	Descripción	Unidad	Fuente
17	Terreno	Aspect	Orientación de la pendiente más pronunciada de la celda considerada, medido en el sentido de las manecillas del reloj. (Norte = 0° = 360°)	°	Estimada a partir de mapas de elevación de 30 x 30 m
18		Flow	Dirección en la cual el exceso de agua fluye, indicado como ángulo de la brújula	-	
19		Roughness	Diferencia de la elevación entre el valor máximo y mínimo de una celda y sus ocho celdas circundantes	m	
20		Slope	Cambio en la elevación con una posición horizontal	°	
21		TPI	Diferencia en la elevación entre el valor de una celda y el valor promedio de las ocho celdas circundantes	m	
22		TRI	Promedio de la diferencia absoluta en la elevación entre el valor de una celda y sus ocho celdas circundantes	m	
23	Climático	bio 1	Temperatura media anual	°C	http://www.worldclim.org/
24		bio 2	Rango de temperatura media diurna	°C	
25		bio 3	Isotermalidad	-	
26		bio 4	Estacionalidad de la temperatura	°C	
27		bio 5	Temperatura máxima del mes más caliente	°C	
28		bio 6	Temperatura mínima del mes más frío	°C	
29		bio 7	Rango de temperatura anual	°C	
30		bio 8	Temperatura media del trimestre más húmedo	°C	
31		bio 9	Temperatura media del trimestre más seco	°C	
32		bio 10	Temperatura media del trimestre más caliente	°C	
33		bio 11	Temperatura media del trimestre más frío	°C	
34		bio 12	Precipitación anual	mm	

No	Grupo	Nombre	Descripción	Unidad	Fuente
35		bio 13	Precipitación del mes más húmedo	mm	
36		bio 14	Precipitación del mes más seco	mm	
37		bio 15	Estacionalidad de la precipitación	mm	
38		bio 16	Precipitación del trimestre más húmedo	mm	
39		bio 17	Precipitación del trimestre más seco	mm	
40		bio 18	Precipitación del trimestre más caliente	mm	
41		bio 19	Precipitación del trimestre más frío	mm	
42		Actual evapotranspiration	Evapotranspiración actual	mm/año	http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm
43		Alpha coefficient	Relación entre evapotranspiración actual y evapotranspiración potencial	-	
44		Climatic Water Deficit	Deficit hidrico, diferencia entre precipitación y evapotranspiración durante los meses secos	mm/año	
45		ESF	Estrés ambiental	-	
46		Stress water content	Contenido de agua en el suelo	-	
47		Wind	Velocidad del viento	m/s	http://geoportal.igac.gov.co/
48		Solar radiation	Radiación solar (horas del sol al día)	hora	
49	Edáfico	BLD	Densidad aparente de una fracción de suelo	kg/m3	http://soilgrids.org/index
50		CEC	Capacidad de intercambio catiónico	cmol/kg	
51		CLYPPT	Contenido de arcilla en el suelo	%	
52		CRVFOL	Fragmentos volumétricos gruesos (> 2mm)	%	
53		ORCDRC	Contenido de carbono orgánico en el suelo	ppm	
54		PHIHOX	pH en agua en suelo	pH x 10	
55		SLTPPT	Contenido de limo en el suelo	%	
56		SNDPPT	Contenido de arena en el suelo	%	

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Exploración de datos

Se hizo una exploración de los datos para verificar si se tenía información suficiente de todas las especies para realizar los análisis, puesto que no todos los rasgos se midieron en todos los individuos y no todas las especies se encontraron en todos los sitios de muestreo. Para esto, primero se realizaron diagramas de cajas y puntos para todo el conjunto de datos como herramientas gráficas para detectar valores atípicos y evaluar si era necesario retirarlos para los análisis posteriores (Zuur et al., 2010). Con los datos filtrados se realizaron diagramas de caja para cada rasgo funcional y se evaluó cuáles de las especies obtuvieron valores estadísticamente similares mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

2.4.2 Análisis estadístico

- **Variabilidad interespecífica vs intraespecífica de rasgos funcionales**

El primer objetivo fue evaluar cómo estaba estructurada la variabilidad de rasgos entre y dentro especies, para esto se descompuso la variabilidad de acuerdo con diferentes niveles: entre poblaciones (variabilidad interespecífica), dentro de poblaciones y dentro de individuos (variabilidad intraespecífica). Este último componente solo se calculó para los rasgos foliares área foliar específica (AFE) y contenido foliar de materia seca (CFMS) porque estos fueron evaluados en cinco hojas por individuo mientras que en los otros rasgos solo se tomó una medición por individuo. La descomposición de la varianza se hizo a partir de modelos lineales mixtos calibrados para cada rasgo funcional utilizando mediciones de rasgos para cada individuo y anidados en cada nivel a evaluar (entre poblaciones, dentro poblaciones y dentro individuos). Posteriormente se realizó un gráfico de barras para representar la variabilidad interespecífica e intraespecífica de cada rasgo por especie.

- **Integridad fenotípica**

Se calcularon cuatro parámetros asociados con la integridad fenotípica: coeficiente de variación total (CVT), coeficiente de variación foliar e hidráulico (CVFH), integridad fenotípica (IF) e integridad fenotípica foliar e hidráulica (IFFH).

Para el coeficiente de variación total (CVT), se tomaron los valores de los rasgos en cada individuo y se calculó por especie el coeficiente de variación de cada rasgo como la desviación estándar sobre la media y posteriormente se promedió los coeficientes de variación de los cinco rasgos estudiados, así:

$$CVT_{sp-t} = \frac{\sum \frac{Media_i}{Desviación\ estandar_i}}{\sum i}$$

Donde,

$CVT_{sp\text{-}t}$= coeficiente de variación total para la especie t

i = número de rasgos funcionales

El coeficiente de variación foliar e hidráulico (CVFH) se calculó de la misma forma que el coeficiente de variación total (CVT) pero solo se tuvieron en cuenta los rasgos área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS) y densidad de madera en fuste (DMF)

La integridad fenotípica (IF) se definió como la variación conjunta de los rasgos funcionales para cada especie, y se estimó como el porcentaje de correlaciones significativas. Para esto se tomaron los valores de los rasgos de cada individuo y se calculó una matriz de correlación entre los rasgos funcionales, seguidamente, se calculó la proporción de correlaciones significativas. Los valores oscilan entre 0 (sin integración) y 1 (completamente integrados bien correlacionados).

$$IF = \frac{Corr_{sig}}{\frac{i^2 - i}{2}}$$

Donde,

$Corr_{sig}$ = Número de correlaciones significativas

i = Número de rasgos funcionales

La integridad fenotípica foliar e hidráulica (IFFH) se calculó de la misma forma que la integridad fenotípica (IF) pero solo se tuvieron en cuenta los rasgos área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS) y densidad de madera en fuste (DMF).

- **Relación entre rasgos y variables ambientales e integridad fenotípica**

Con las variables ambientales asociadas al terreno, suelo y clima de cada individuo muestreado se realizaron tres análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés). Luego, a cada individuo se le agregaron las coordenadas de cada PCA del eje principal 1 y 2. Así se obtuvieron 6 variables nuevas: PCA 1 – terreno, PCA 2 – terreno, PCA 1 – Suelo, PCA 2 – Suelo, PCA 1 – Clima y PCA 2 – Clima. Finalmente, para cada especie se realizaron matrices de correlación entre los rasgos funcionales y los parámetros asociados a la integridad fenotípica calculados previamente y las nuevas variables obtenidas de los tres PCA.

Todos los análisis se realizaron con el software estadístico R versión 3.5.1. La exploración de datos se realizó con los paquetes “dplyr” y “lattice”. La prueba de Kruskal-Wallis se realizó con la función “kruskalmc” del paquete “pgirmess”. Las matrices de correlación de Pearson se realizaron con la función “corr.test” de la librería “psych” y los análisis de componentes principales se realizaron con el paquete de “Vegan”.

3. Resultados

3.1 Exploración de datos

Las 14 especies seleccionadas se encontraron en al menos uno de los sitios de muestreo de bosque seco tropical en Colombia (Tabla 2-2). Como no todos los rasgos se midieron en todos los individuos y no todas las especies se encontraron en todos los sitios, inicialmente se cuantificó el número de sitios en el que se registró cada especie y la cantidad de individuos por rasgo. Se decidió descartar las especies *Bulnesia arborea* y *Swietenia macrophylla* para la realización de los análisis porque se encontraron solamente en dos sitios. También se descartó la especie *Tabebuia rosea* porque a pesar de haberla registrado en cinco sitios, en tres de ellos solo se encontraron uno o dos individuos (Tabla 3-1).

Tabla 3-1: Resumen de la conformación de la base de datos de este estudio por número de sitios de muestreo y cantidad de individuos muestreados por rasgo, para cada especie

Especie	N° de sitios	Cantidad de individuos				
		CFMS	AFE	DMF	PC	DC
Bulnesia arborea	2	19	19	20	20	20
Swietenia macrophylla	2	5	6	5	5	6
Caesalpinia ebano	4	36	35	38	39	39
Cedrela odorata	4	30	30	37	30	29
Aspidosperma polyneuron	5	25	25	35	26	26
Tabebuia rosea	5	25	25	23	25	26
Hymenaea courbaril	6	36	36	27	35	36
Platymiscium pinnatum	6	48	47	47	49	50
Bursera simaruba	9	69	67	74	71	71
Albizia saman	10	84	68	77	84	85
Astronium graveolens	10	93	92	97	97	97
Hura crepitans	10	79	72	80	71	82
Enterolobium cyclocarpum	11	52	48	54	51	53

Especie	N° de sitios	Cantidad de individuos				
		CFMS	AFE	DMF	PC	DC
Ceiba pentandra	12	83	79	81	85	88

Donde, CFMS: Contenido foliar de materia seca, AFE: Área foliar específica, DMF: Densidad de madera en fuste, PC: Profundidad de copa, DC: Diámetro de copa

De acuerdo con los resultados del diagrama de puntos de Cleveland (Figura 3-1), se pudo observar que aparentemente para todos los rasgos hay valores extremos (outliers). Al comparar estos resultados con los diagramas de caja, se confirmó que todos las rasgos tienen valores relativamente más grande que la mayoría de observaciones que podrían ser considerados como valores atípicos (Zuur et al., 2010) (Figura 3-2).

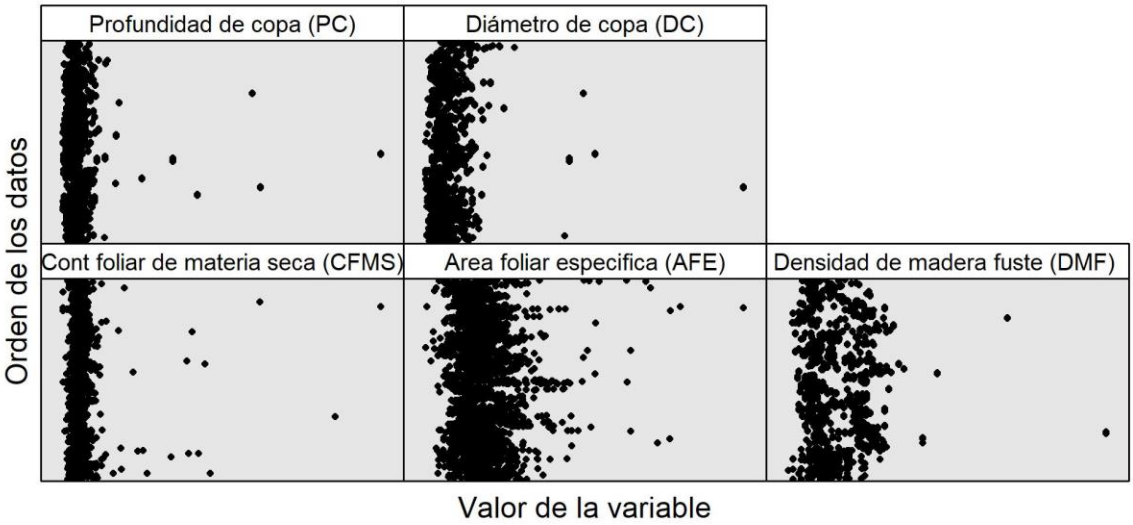


Figura 3-1: Diagramas de puntos de Cleveland para los cinco rasgos funcionales evaluados en las especies arbóreas de este estudio.

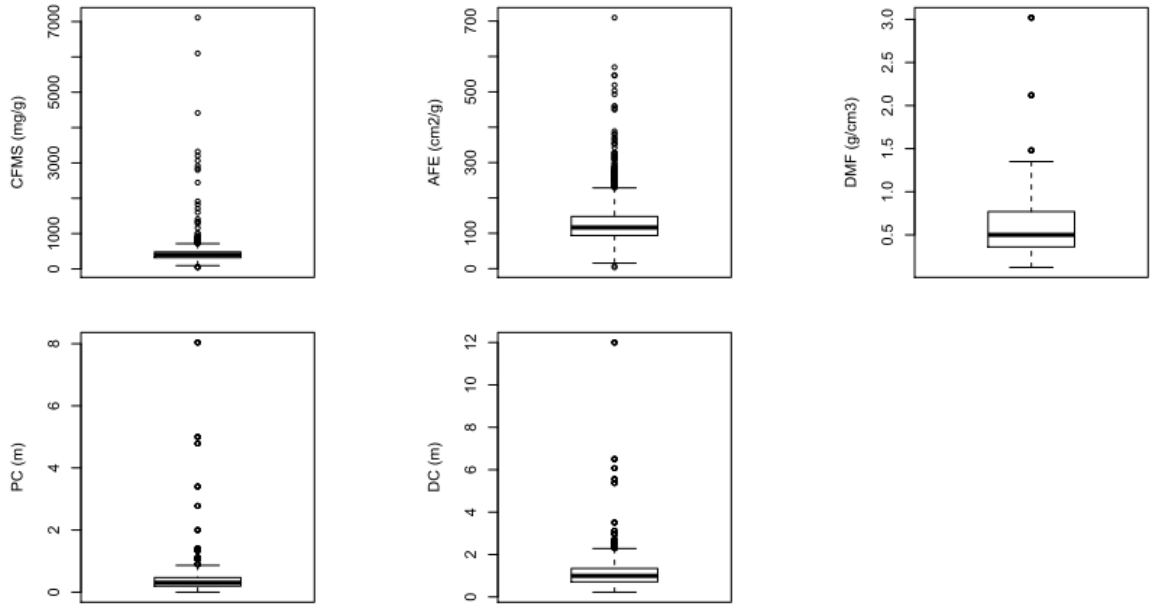
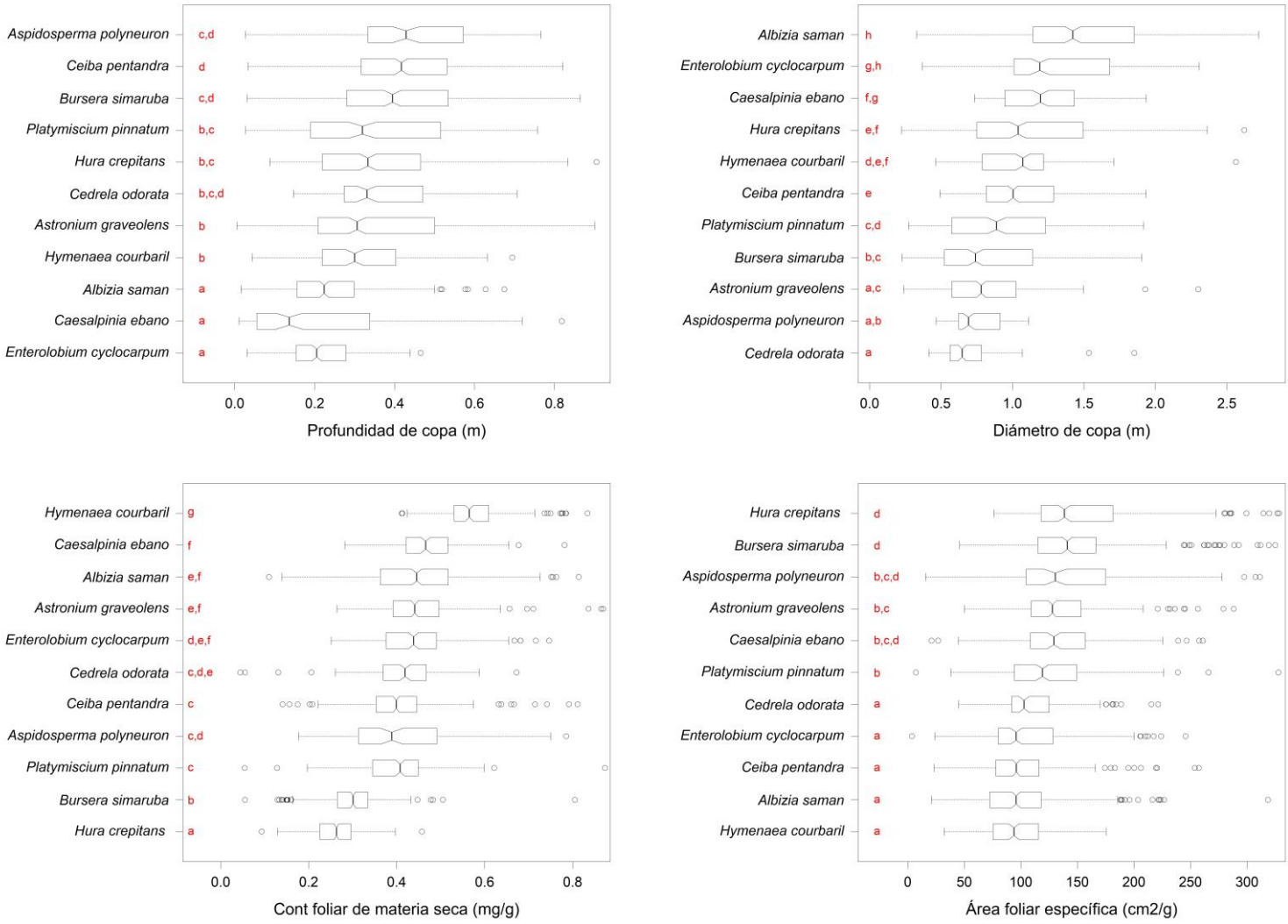


Figura 3-2: Diagramas de cajas para los cinco rasgos funcionales evaluados en las especies arbóreas de este estudio.
Donde, CFMS: Contenido foliar de materia seca, AFE: Área foliar específica, DMF: Densidad de madera en fuste, PC: Profundidad de copa, DC: Diámetro de copa

En cuanto a los rasgos hidráulicos densidad de madera en rama (BWD) y densidad de madera en fuste (DMF), se eliminaron los valores por encima de 1,21 g/cm^3, puesto que esta es la mayor densidad de madera reportada para especies tropicales en Suramérica (Chave et al., 2009). Para el rasgo contenido foliar de materia seca (CFMS) se eliminaron los valores superiores a 1 porque el peso seco no puede ser mayor que el peso fresco y los valores iguales a cero porque se trató de errores en la medición. Los valores más altos de área foliar específica (AFE) correspondieron a individuos con áreas foliares mayores de 1000 cm^2, valores poco probables en las especies objeto de estudio, por ello se eliminaron estos individuos y se volvió a calcular los rasgos de área foliar específica (AFE) y contenido foliar de materia seca (CFMS). Finalmente, para profundidad de copa (PC) y diámetro de copa (DC), se eliminaron los valores mayores a 2 y 4, respectivamente, por estar demasiados alejados de la mediana (Figura 3-2). Una vez revisada la base de datos se procedieron a realizar los análisis estadísticos.

Los valores de los rasgos fueron altamente variables dentro de las especies (Figura 3-3), y se registraron varios conjuntos de especies con diferencias significativas, en general no se visualizaron grandes grupos entre las especies para cada rasgo, excepto para densidad

de madera en fuste (DMF) donde se marca la diferencia entre especies muy densas a livianas (Figura 3-3).



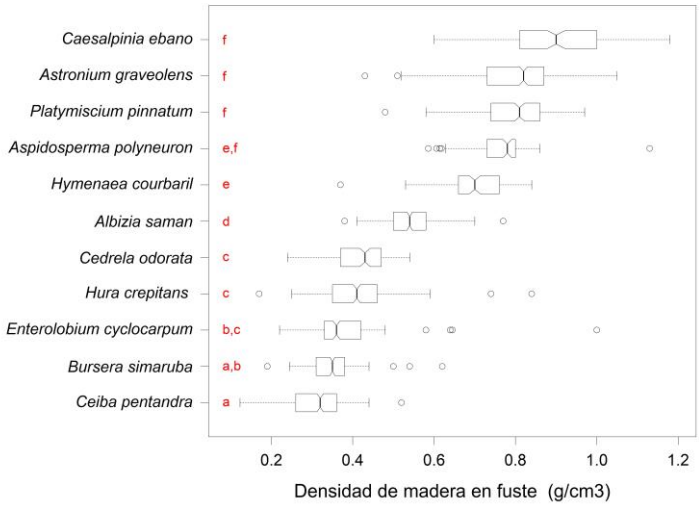


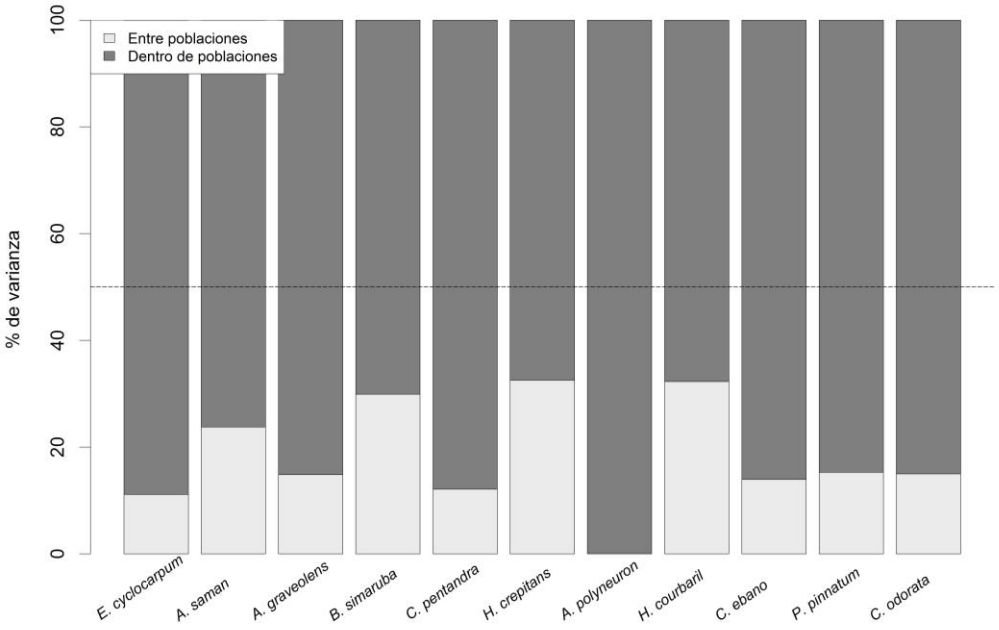
Figura 3-3 **Diagramas de cajas y bigotes para los cinco rasgos funcionales** evaluados en las especies arbóreas de este estudio.

Nota: Letras rojas diferentes indican diferencias significativas entre las especies

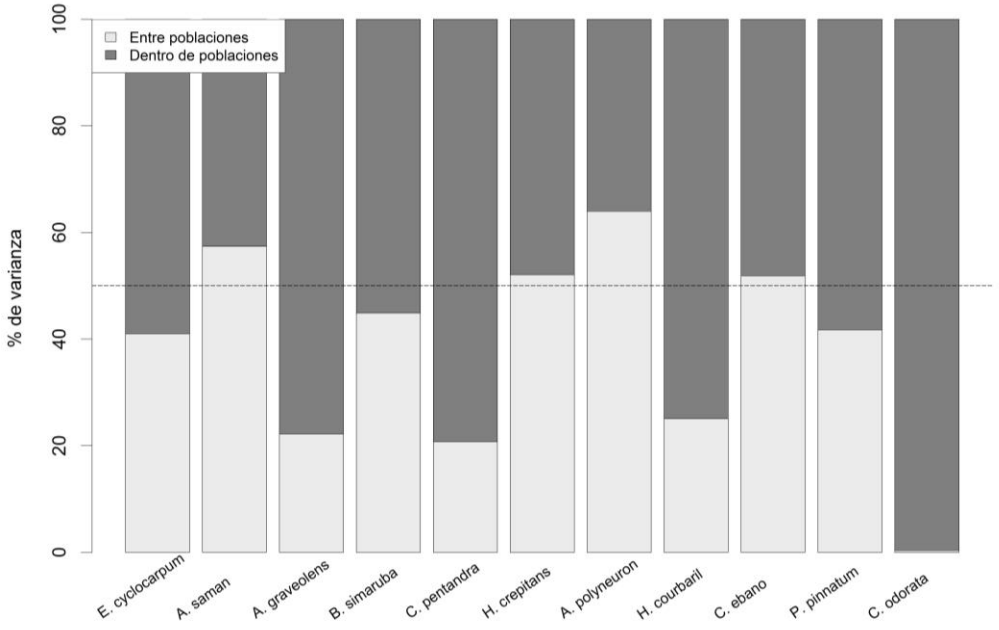
3.2 Variabilidad de rasgos funcionales

En general, para la mayoría de las especies la variabilidad intraespecífica (dentro de poblaciones y dentro individuos) fue mayor que la variabilidad interespecífica (entre poblaciones) (Figura 3-4). Con excepción de *A. polyneuron* que presentó mayor variación entre poblaciones para el diámetro de la copa (60%), densidad de madera (50%) y los rasgos foliares CFMS (60%) y AFE (70%). Se presentaron pequeñas variaciones en la partición de la varianza entre rasgos y especies. Para el rasgo profundidad de copa (PC) la variación intraespecífica fue mayor para todas las especies (Figura 3-4a), la variabilidad interespecífica fue ligeramente superior a la intraespecífica solo para las especies *A. saman, H. crepitans, A. polyneuron y C. ebano* en el rasgo diámetro de copa (DC) (Figura 3-4b), *E. cyclocarpum, A. graveolens y C. odorata* en densidad de madera en fuste (DMF) (Figura 3-4c) y *A. polyneuron* en área foliar especifica (AFE) y contenido foliar de materia seca (CFMS) (Figura 3-4d y e).

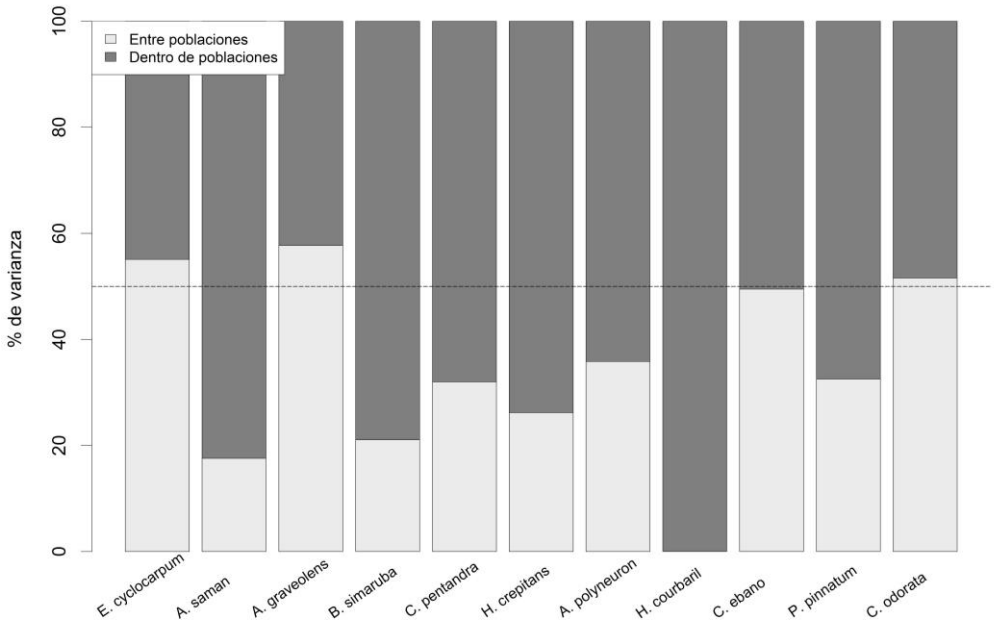
En general, para la mayoría de los rasgos se presenta una mayor variabilidad intrapoblacional (dentro de individuos o poblaciones) indicando que las características locales tienen una fuerte influencia en el establecimiento de estas especies en el bosque seco tropical.



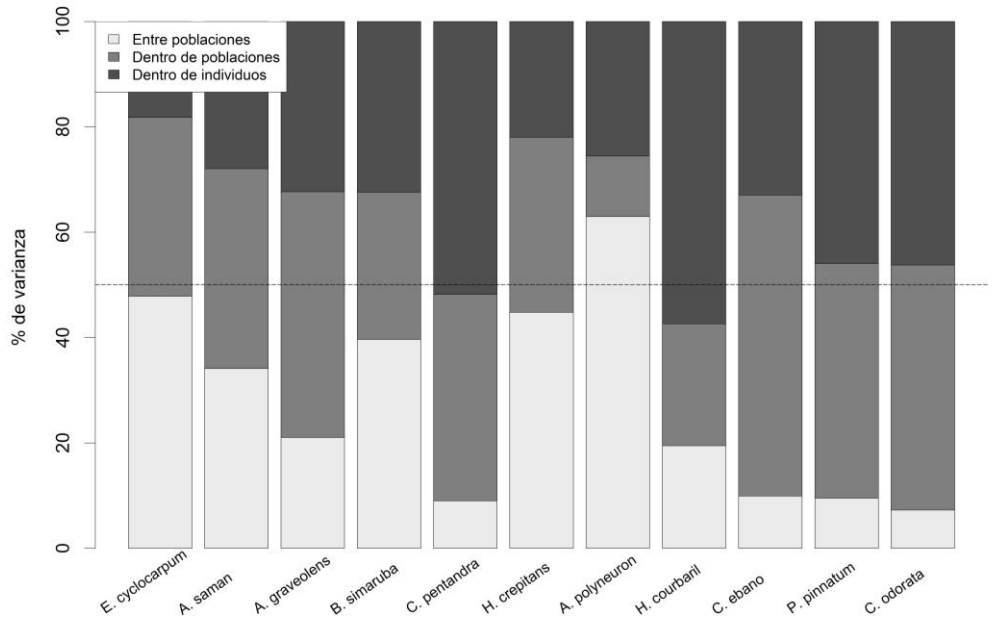
a) Profundidad de copa



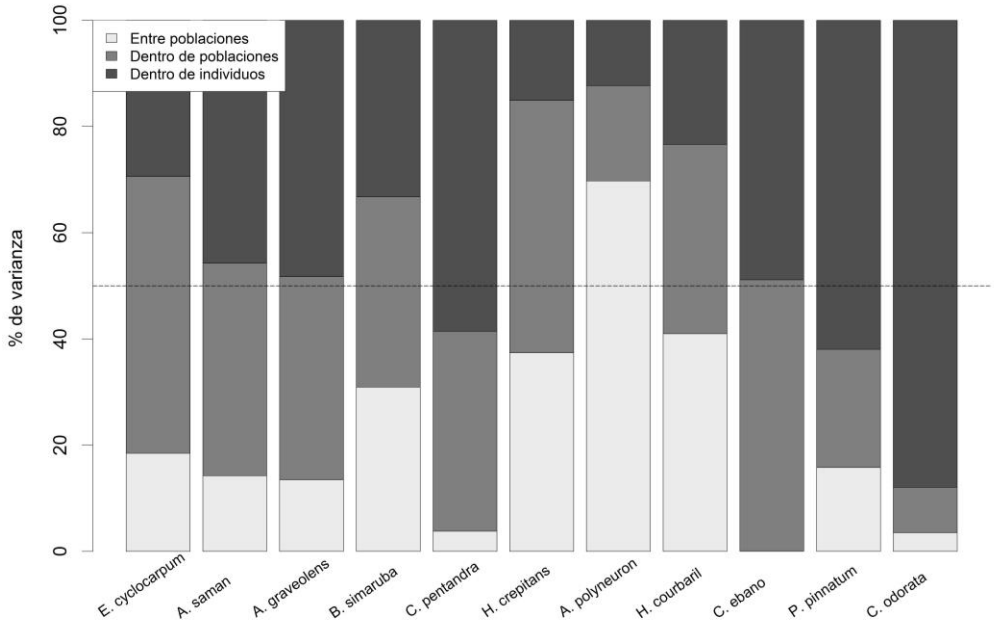
b) Diámetro de copa



c) Densidad de madera en fuste



d) Contenido foliar de materia seca



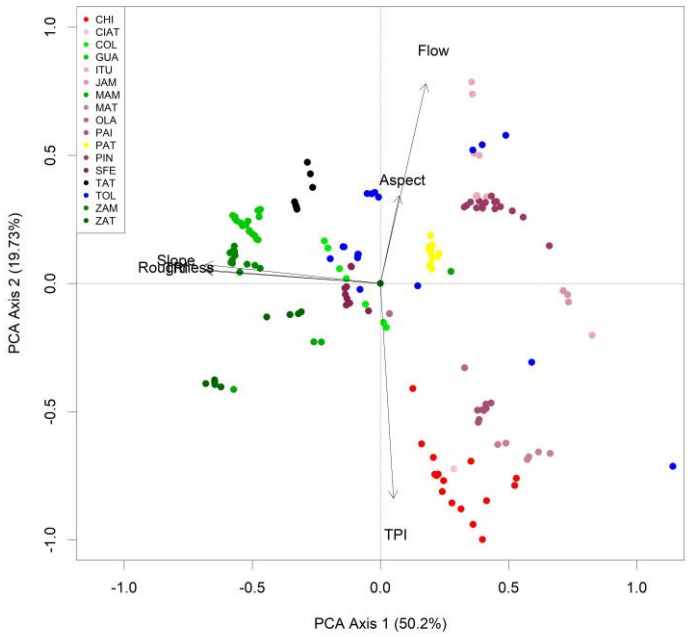
e) Área foliar específica

Figura 3-4 Descomposición de la varianza relativa dentro de individuos, dentro de poblaciones y entre poblaciones para los cinco rasgos funcionales evaluados en las especies arbóreas de este estudio.

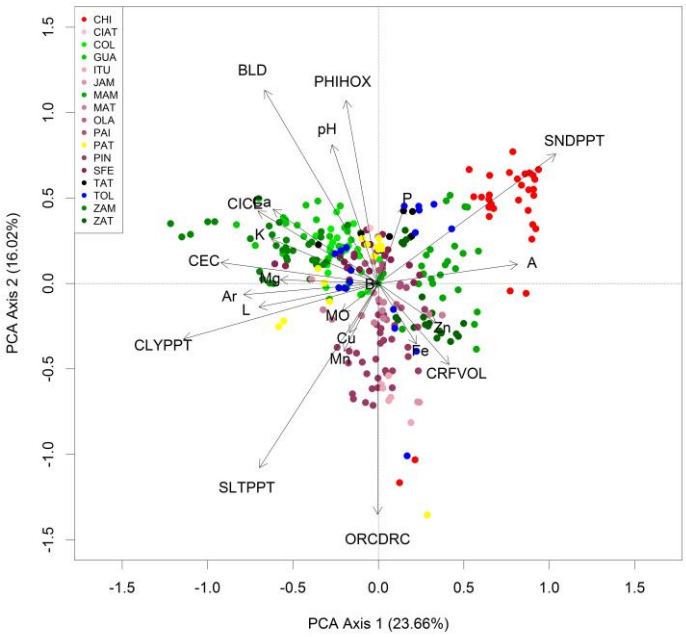
3.3 Relación entre rasgos funcionales y variables ambientales e integridad fenotípica

- **Análisis de componentes principales**

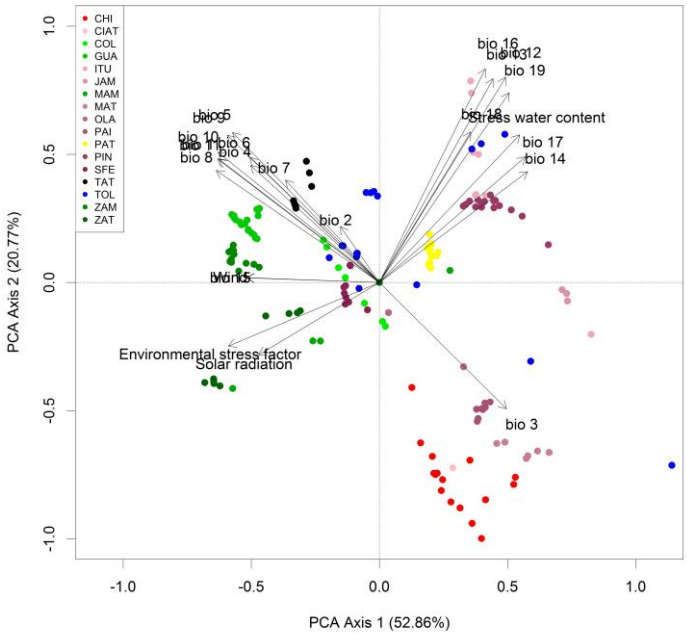
La Figura 3-5 muestra los PCA realizados con las variables de terreno (a), edáficas (b) y climáticas (c). Se puede apreciar que estas variables diferencian claramente las condiciones de los sitios.



a) PCA con variables de terreno



b) PCA con variables edáficas



c) PCA con variables climáticas

Figura 3-5 PCA con variables ambientales ¿qué es cada punto?

En cuanto a las variables de terreno, el PCA 1 y PCA 2 explican alrededor del 70% de la variabilidad de los datos. En el PCA 1, explicó el 50% de la varianza y fueron las variables pendiente (slope), rugosidad de la superficie (roughness) y TRI, siendo roughness la más importante. Para PCA 2 la variable más importante es TPI (Figura 3-5 a).

De otro lado, en el PCA con las variables edáficas, los parámetros estaban poco correlacionados entre si (Figura 3-5 b). El PC 1 explicó el 23,66% de la variación de los rasgos, mientras que el PC 2 el 16,02%. Las nuevas variables asociadas al PCA de suelos se denominaron PCA 1 – suelo y PCA 2 – suelo. El primer eje estuvo asociado principalmente a la textura del suelo, específicamente a los parámetros CLYPPT (Soil texture fraction Clay in percent) – SNDPPT (Soil texture fraction sand in percent) – CEC – A – Ar , mientras que el segundo eje estuvo asociado a parámetros relacionados más con la fertilidad de suelos: ORCDRC (Soil organic carbon content) – BLD (Bulk density)– PHIHOX (Soil pH x 10 in H2O) – SLTPPT (Soil texture fraction silt in percent)- pH.

En cuanto a las variables climáticas, se encontró que estaban altamente correlacionadas, especialmente las asociadas a Worldclim, lo cual era de esperarse puesto que son

parámetros asociados solo a las variables de precipitación y temperatura (Figura 3-5 b). El PC 1 explicó el 52,86% de la variabilidad de los datos y el PC 2 el 20,77%. La primera variable estuvo asociada principalmente a los parámetros de temperatura y al estrés ambiental y la segunda variable a los parámetros de precipitación y contenido de agua en el suelo.

- **Correlaciones**

La Tabla 3-2 presenta las correlaciones significativas establecidas entre las nuevas variables generadas a través de los PCA y los rasgos funcionales medidos a cada individuo (correlaciones interespecíficas) y los coeficientes de variación e integridad fenotípica (correlaciones intraespecíficas).

En general, en las correlaciones interespecíficas, las variables climáticas tuvieron un mayor número de correlaciones significativas que el resto grupo de variables. En cuanto a los rasgos funcionales, profundidad de copa (PC) solo estuvo correlacionado significativamente en las especies *Enterolobium cyclocarpum, Bursera simaruba* y *Ceiba pentandra* con PCA 1 y 2 de suelo y PCA 2 de terreno y clima. Diámetro de copa (DC) tuvo correlaciones significativas en las especies principalmente con la variable PCA 1 – suelo. Por otro lado, densidad de madera en fuste (DMF) y área foliar específica (AFE) estuvo asociado principalmente con las variables climáticas para la mayoría de las especies. Finalmente, contenido foliar de materia seca (CFMS) estuvo relacionado principalmente con la variable PCA 1 – clima (Tabla 3-2)

Por último, en cuanto a las relaciones intraespecíficas se encontraron pocas correlaciones significativas con las variables ambientales. La integridad fenotípica (IF) solo estuvo relacionada significativamente con PCA 2 – terreno en la especie *Cedrela odorata,* el Coeficiente de variación total (CVT) solo tuvo dos correlaciones positivas con PCA 2 – clima y la Integridad fenotípica foliar e hidráulica (IFFH) y Coeficiente de variación foliar e hidráulico (CVFH) tuvieron 4 correlaciones significativas de los diferentes grupos de variables ambientales (Tabla 3-2).

Tabla 3-2 Correlaciones entre variables ambientales con rasgos funcionales, integridad fenotípica y coeficientes de variación

Rasgo/ Coeficiente	*Caesalpinia ebano*	*Astronium graveolens*	*Platymiscium pinnatum*	*Aspidosperma polyneuron*	*Hymenaea courbaril*	*Albizia saman*	*Cedrela odorata*	*Hura crepitans*	*Enterolobium cyclocarpum*	*Bursera simaruba*	*Ceiba pentandra*
Correlaciones interespecíficas (entre individuos)											
PC									(+) PCA 1 - suelo	(+) PCA 2 - suelo	(-) PCA 2 - terreno
										(-) PCA 2 - clima	
DC	(-) PCA 1 - suelo	(+) PCA 1 - suelo	(+) PCA 1 - suelo	(+) PCA 1 - suelo		(+) PCA 2 - suelo		(+) PCA 2 - suelo	(-) PCA 1 - suelo	(+) PCA 1 - clima	(-) PCA 2 - clima
	(+) PCA 1 - terreno	(-) PCA 2 - clima		(-) PCA 2 - suelo		(-) PCA 2 - clima			(+) PCA 1 - clima		
				(+) PCA 1 - terreno		(-) PCA 1 - terreno			(+) PCA 1 - terreno		
DMF		(+) PCA 2 - suelo		(-) PCA 2 - clima		(-) PCA 2 - clima	(+) PCA 2 - suelo	(+) PCA 1 - clima	(-) PCA 2 - clima		(+) PCA 1 - suelo
		(-) PCA 1 - clima		(-) PCA 1 - terreno			(-) PCA 2 - clima				(+) PCA 1 - clima
		(-) PCA 2 - clima									(-) PCA 2 - clima
		(+) PCA 1 - terreno									
AFE		(-) PCA 1 - clima	(-) PCA 1 - suelo	(+) PCA 1 - clima	(+) PCA 2 - suelo	(+) PCA 2 - terreno	(+) PCA 2 - clima	(+) PCA 1 - suelo		(-) PCA 1 - clima	
				(-) PCA 2 - clima	(-) PCA 1 - clima					(+) PCA 2 - terreno	
CFMS		(+) PCA 1 - terreno		(-) PCA 1 - clima			(+) PCA 1 - clima	(-) PCA 1 - suelo	(-) PCA 1 - suelo	(+) PCA 1 - clima	(-) PCA 1 - terreno
								(+) PCA 2 - suelo	(+) PCA 2 - suelo	(-) PCA 2 - terreno	
								(-) PCA 1 - clima	(-) PCA 1 - clima		
Correlaciones intraespecíficas (dentro de individuos)											
IF							(-) PCA 2 - terreno				

Rasgo/ Coeficiente	***Caesalpinia ebano***	***Astronium graveolens***	***Platymiscium pinnatum***	***Aspidosperma polyneuron***	***Hymenaea courbaril***	***Albizia saman***	***Cedrela odorata***	***Hura crepitans***	***Enterolobium cyclocarpum***	***Bursera simaruba***	***Ceiba pentandra***
IFFH						(-) PCA 2 - clima	(-) PCA 2 - terreno	(+) PCA 1 - suelo		(+) PCA 2 - clima	
CVT					(+) PCA 2 - clima					(+) PCA 2 - clima	
CVFH		(+) PCA 1 - clima	(-) PCA 2 - terreno	(-) PCA 2 - suelo	(+) PCA 1 - terreno						

Donde: PC= Profundidad de copa, DC= Diámetro de copa, DMF= Densidad de madera en fuste, AFE= Área foliar especifica, CFMS= Contenido foliar de materia seca, IF= Integridad fenotípica, IFFH= Integridad fenotípica foliar e hidráulica, COVT= Coeficiente de variación total, CVFH= Coeficiente de variación foliar e hidráulico.

Se presentan las correlaciones de Pearson significativas ($P<0.05$), el signo (+) indica si la correlación fue positiva y (-) si la correlación fue negativa.

Los colores indican el grupo de variables: PCA 1 y PCA 2 de suelo – PCA 1 y PCA 2 de clima - PCA 1 y PCA 2 de terreno

4. Discusión

En este estudio evaluamos la variabilidad intraespecífica e interespecífica de rasgos funcionales y su relación con variables ambientales e integridad fenotípica. En general, se registró que la variación de rasgos funcionales dentro de poblaciones e individuos fue mayor para la mayoría de las especies y no se encontró un patrón muy claro de relacionamiento con variables ambientales e integridad fenotípica, que consideramos se pudo deber a que los remanentes de relictos boscosos son muy pequeños y en ocasiones se tomaron muestran en lugares abiertos donde hay probabilidad que las especies hayan sido movidas por humanos y esto disminuyó la probabilidad de encontrar un patrón.

- **Variabilidad de rasgos funcionales**

En general, los valores promedios de los rasgos funcionales fueron altamente variables entre las especies (Figura 3-3) y en la mayoría de los casos la variabilidad intraespecífica fue mayor que la interespecífica (Figura 3-4). Esto sugiere que la respuesta de los individuos no es fijada por la especie y podría ser una respuesta a las condiciones ambientales. Similar a lo registrado por Albert et al., (2010b) en ecosistemas alpinos, donde los valores de los rasgos también fueron altamente variables y dependían tanto de rasgos como de especies.

Esta amplia variación intrapoblacional (dentro de poblaciones e individuos) registrada en el presente estudio puede estar relacionada con las respuestas plásticas a las interacciones abióticas y bióticas altamente localizadas (Hulshof and Swenson, 2010), especialmente en el bosque seco tropical que ha tenido una alta intervención antrópica en Colombia (Pizano and García, 2014). Puesto que la plasticidad en los rasgos funcionales es necesaria para la supervivencia y el desarrollo de especies leñosas en las condiciones severas del bosque seco tropical (Rk et al., 2018).

Otros estudios recientes que han cuantificado la variación intraespecífica e interespecífica también han encontrado que la variación intraespecífica es muy importante (Albert et al., 2010b) y debería tenerse en cuenta para la detección de patrones ecológicos (Albert et al., 2012), en aspectos cruciales de respuesta de las comunidades a cambios ambientales (Albert et al., 2010b; Kichenin et al., 2013) y también ayudaría predecir el efecto del cambio climático en comunidades de plantas (Jung et al., 2014).

Si bien se han registrado estudios donde la variabilidad interespecífica es más alta, la diferencia es poca con la variabilidad intraespecífica (Albert et al., 2010a; Hulshof and Swenson, 2010; Messier et al., 2010) y por tanto considerar si la variación intraespecífica es despreciable no siempre puede ser genérica (Albert et al., 2010a).

En cuanto a los rasgos arquitectónicos, en profundidad de copa (PC), la variabilidad dentro de poblaciones fue mayor para todas las especies y en diámetro de copa (DC) los resultados fueron un poco más variables: para la mayoría de especies la variabilidad dentro de poblaciones fue mayor, solo para las especies *A. saman, H. crepitans* y *C. ebano* la variabilidad entre poblaciones fue mayor pero la diferencia con la variabilidad dentro poblaciones fue muy poca (Figura 3-4). Si bien estas diferencias pudieron estar asociadas con la edad de los individuos muestreados, puesto que la arquitectura de los árboles puede variar durante la ontogenia, la relación entre profundidad de copa y altura máxima es determinada tempranamente durante la ontogenia y no cambia con el tiempo (Poorter et al., 2006). Las relaciones alométricas como los rasgos arquitectónicos calculados en el presente estudio pueden estar relacionadas por condiciones ambientales, estructura del bosque y la densidad de madera (Banin et al., 2012).

Por otro lado, en el rasgo densidad madera en fuste (DMF) se registró que para la mayoría de las especies se encontró que la variación dentro de poblaciones fue mayor, excepto por *C. ebano* y *C. odorata* donde la contribución dentro y entre poblaciones fue casi igual y solo para *E. cyclocarpum* y *A. graveolens* la variabilidad entre poblaciones fue ligeramente superior (Figura 3-4). La densidad de madera es un rasgo muy importante en el bosque seco tropical pues está relacionado con crecimiento, supervivencia y almacenamiento de carbono y en el bosque seco tropical la sucesión va de especies conservativas (maderas con densidades altas) hacia especies adquisitivas (maderas con densidades bajas) (Poorter et al., 2019). La alta variabilidad dentro de especies pudo haber estado

relacionada con características específicas de cada sitio y a la plasticidad de este rasgo para adecuarse y así garantizar la sobrevivencia de los individuos.

La alta variabilidad dentro de individuos en los rasgos foliares área foliar específica (AFE) y contenido foliar de materia seca (CFMS) pudo haber estado relacionada con el hecho de que la mayoría de las especies muestreadas fueron de hoja compuesta, excepto por *Aspidosperma polyneuron* y *Hura crepitans* que son de hoja simple. Para estas especies se encontraron resultados contrastantes en cuanto a los rasgos foliares, en *A. polyneuron* la variabilidad entre poblaciones fue mayor tanto para AFE como para CFMS mientras que para *H. crepitans* la mayor parte de variación se encontró dentro poblaciones e individuos (Figura 3-4). El tipo de hoja como posible causa de variabilidad intraespecífica también fue reportada por Hulshof and Swenson (2010), quienes evaluaron rasgos foliares como AFE y contenido de agua foliar en especies del bosque seco tropical en Costa Rica, quienes si bien encontraron que la mayor variabilidad se registró entre especies, la variación dentro de individuos fue muy alta, especialmente para especies de hojas compuesta y sugieren que para algunas especies es necesario tomar muestra al menos a 10 individuos para obtener resultados confiables a partir de rasgos funcionales.
Las especies de hoja compuesta son comunes en el bosque seco tropical debido a que esto le permite a los individuos controlar una excesiva evaporación y de este modo minimizar la perdida de agua, además es una forma eficiente de las plantas de incrementar el área foliar para capturar la luz (Lohbeck et al., 2015).

- **Relación entre rasgos funcionales e integridad fenotípica con variables ambientales**

Para evaluar nuestro segundo de objetivo, si bien las condiciones ambientales fueron contrastantes y reflejaron una clara diferenciación entre los sitios (Figura 3-5), en el estudio se encontró que el ambiente (representado por las nuevas variables del PCA) estaba correlacionado en diferentes formas con los rasgos funcionales y que la relación entre estos expresados por la integridad fenotípica y los coeficientes de variación no mostraron un patrón aparente (Tabla 3-2). Esta falta de correlaciones significativas entre la integridad fenotípica y los coeficientes de variación, nos indican que estos rasgos son disociables (Murren, 2002), es decir que, no hay una relación entre la forma como se agrupan los rasgos con las variables ambientales.

En cuanto a la relación entre las variables ambientales y los rasgos funcionales, se espera que estos respondan a gradientes ambientales (Cornelissen et al., 2003). Se ha encontrado que los rasgos a nivel interespecífico responden a gradientes altitudinales (Schöb et al., 2013), ambientales (Butterfield and Suding, 2013) y edáficos (Jager et al., 2015). En nuestro estudio se registraron varias correlaciones significativas tanto positivas como negativas entre los rasgos y las variables ambientales (representado por las nuevas variables del PCA) sin evidenciarse un patrón claro entre las especies. El grupo de variables con más correlaciones significativas fueron las del clima seguidas por las de suelo y terreno (Tabla 3-2).

Al explicar la relación entre los rasgos y las variables ambientales (Albert et al., 2010b) sugiere que algunos rasgos como Contenido foliar de materia seca (CFMS) y altura máxima, deberían responder a los gradientes ambientales siguiendo curvas en forma de campana para las diferentes especies que podrían aumentar, decrecer o no responder dependiendo de si el gradiente se encuentra en la parte baja, alta o media del rango de las especies (Figura 4-1).

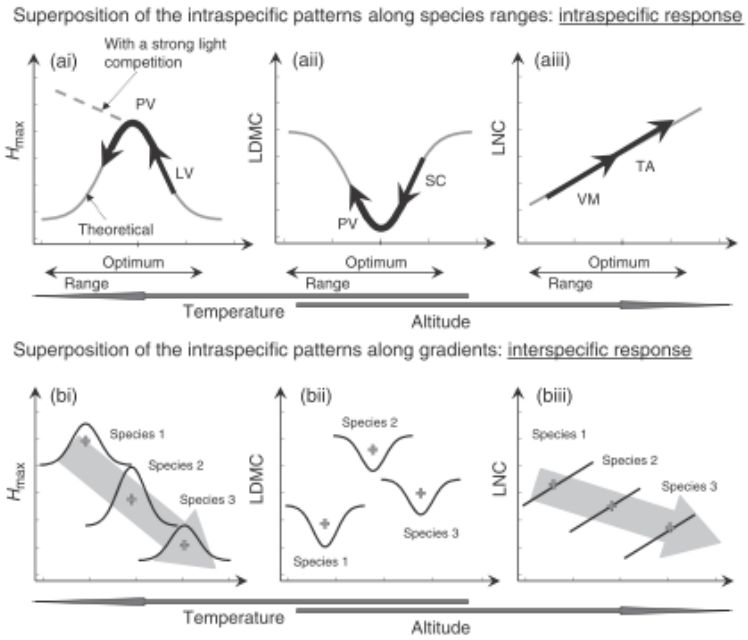


Figura 4-1 Respuesta de rasgos funcionales a través de gradientes ambientales a nivel interespecífico e intraespecífico.
Fuente: Albert et al., 2010b

A pesar de que el estudio se realizó solo en el bosque seco tropical de Colombia, abarcó una alta variabilidad en sus condiciones ambientales (Tabla 2-2 y Figura 3-2), no se encontró ningún patrón entre las correlaciones ambiente – rasgos. Para nuestro caso, esto puede estar asociado a que el gradiente seleccionado se encuentre en la parte media del rango de las especies y no haya sido lo suficiente amplia para registrar el patrón. La mayoría de las especies evaluadas se encuentran distribuidas naturalmente a lo largo del continente americano e incluso *C. pentandra* se encuentra distribuido en ecosistemas húmedos y secos y hasta en el continente africano, solo la especie *Caesalpinia ebano* tiene distribución restringida al bosque seco tropical de Colombia (Anexo 1).

Las variables ambientales que más correlaciones significativas tuvieron con los rasgos funcionales fueron los parámetros climáticos asociados a temperatura y precipitación, seguidas de las variables edáficas relacionadas a textura del suelo y fertilidad y las variables de terreno asociadas a la pendiente y rugosidad (Figura 3-5). La limitación en la disponibilidad del agua en el BST que probablemente está altamente relacionada con la precipitación y la temperatura fueron las que más influenciaron la variabilidad en los rasgos funcionales evaluados en este estudio. En trabajos hechos previamente se ha demostrado la fuerte relación del clima y el estrés hídrico en ecosistemas secos con la variabilidad en rasgos funcionales. En aspectos como uso del agua en plantas y tolerancia a la sequía afecta la variación interespecífica de la densidad de madera y Área foliar específica (AFE) (Xu et al., 2016) y la relación entre el la estacionalidad de la precipitación con floración y área foliar (Lasky et al., 2016).

Por otro lado, el segundo grupo de variables ambientales con más correlaciones significativas con rasgos funcionales fueron las variables edáficas (Tabla 3-2), las cuales se encuentran correlacionadas con la precipitación y la temperatura en el BST tropical de Colombia e incluso determinan la composición florística para este ecosistema en el país (González-M et al., 2018). Diversos estudios han mostrado la relación entre suelos y rasgos funcionales (Becknell and Powers, 2014; Butterfield and Suding, 2013; Poorter et al., 2019). En nuestro estudio la densidad de madera en fuste (DMF) tuvo solo 3 correlaciones significativas con las variables edáficas (Tabla 3-2). A pesar de esto, este rasgo es muy importante y es uno de los que más se ha evaluado a nivel global puesto que es clave en la respuesta de las planta al ambiente y a los impactos en ciclo del carbono (Poorter et al., 2019), este rasgo ha sido asociado con la productividad y carbon en el suelo (Butterfield and Suding, 2013), el pH de suelo en BST de Costa Rica (Becknell and Powers,

2014), como un factor clave junto con la textura y fertilidad del suelo para mejorar estimaciones de biomasa a nivel global (Gourlet-fleury et al., 2011) y determinante en el patrón dirección de la sucesión en bosques secos y húmedos a nivel global (Poorter et al., 2019).

Finalmente, a pesar de que las variables de terreno o topográficas fueron las que menos correlaciones significativas tuvieron con los rasgos (Tabla 3-2), estos parámetros son reconocidas por estar asociadas con la disponibilidad de agua y radiación solar que determina la estructura y composición en comunidades de plantas estacionales (Méndez-Toribio et al., 2017). En el bosque seco tropical se ha encontrado que aspectos topográficos como el aspecto tienen un efecto sutil en la composición y diversidad de especies y la posición topográfica están relacionados con rasgos funcionales asociados a estrategias para enfrentar la sequía (Méndez-Toribio et al., 2016), también que la pendiente, elevación y posición topográfica están correlacionados con la biomasa aérea (Salinas-Melgoza et al., 2018)

5. Conclusiones

Nuestros datos proveen una demostración de la importancia de evaluar la variación intraespecífica en rasgos funcionales de especies arbóreas en el bosque seco tropical, puesto que para la mayoría de las especies estudiadas la variación dentro de poblaciones e individuos fue mayor que la variación entre poblaciones. Estos resultados pueden estar relacionados con las interacciones abióticas y bióticas altamente localizadas en el bosque seco tropical en Colombia debido a la alta intervención antrópica las cuales han generado que solo quede un remanente de un 8% de su cobertura original (Pizano and García, 2014). Esta información puede ser de gran importancia para programas de restauración y conservación de este ecosistema debido a su estado severo de perturbación y fragmentación y así promover ecosistemas viables y resistentes a condiciones de estrés y variaciones ambientales (Thomas et al., 2014). Para futuros estudios se debería evaluar por ejemplo si esta variabilidad intraespecífica también afecta factores claves asociados al establecimiento de plántulas y rasgos reproductivos para también aplicarlos en programas de restauración.

En cuanto a las relaciones entre ambiente y rasgos e integridad fenotípica si bien se encontraron algunas correlaciones significativas, no se evidenció un patrón claro, a pesar de que se abarcó una gran área de la distribución del BST en Colombia con alta variabilidad en sus condiciones ambientales (Tabla 2-2 y Figura 3-2). Esto pudo haber estado relacionado a que el gradiente seleccionado se encuentre en la parte media del rango de las especies y no haya sido lo suficiente amplio para registrar el patrón y también a que la mayoría de las especies evaluadas presentan un amplio rango de distribución y a que incluso se pueden encontrar en bosques húmedos (Anexo 1). Estudios adicionales se requieren para evidenciar con mayor claridad el patrón de relacionamiento entre variables ambientales y rasgos funcionales en el BST en Colombia.

A. Anexo 1: Descripción de las especies

Albizia saman 	Árbol deciduo de gran porte de la familia Leguminosae**.** Es nativo de América tropical, se distribuye desde el sur de México hasta el norte de Suramérica (Durr, 2001). *A. saman* crece bien en climas secos como húmedos, pero es predominante en el bosque seco tropical desde los 400 hasta los 1500 metros sobre el nivel del mar. *A. saman* prefiere suelos aluviales profundos con buen drenaje y de neutros a ligeramente ácidos, aunque soporta suelos pobres y arcillosos (Gómez Restrepo et al., 2013). Este árbol usualmente alcanza 15 a 25 metros de altura cuando crece en áreas abiertas, con una copa amplia que lo caracteriza y puede alcanzar 30 metros de diámetro (Durr, 2001; Idowy et al., 2006; Kasthurirengan et al., 2013). Esta especie se puede encontrar en bosques, pastos arboladas o árboles aislados en zonas de pasto para ganado, también proporciona una excelente sombra y sus vainas pueden ser usadas para alimentar animales, por lo tanto, tiene un alto potencial para usar en proyectos de restauración ecológica y agroforestería (Durr, 2001; Idowy et al., 2006). Su madera es dura y ampliamente usada para contrachapados, muebles, construcción de viviendas, canoas y artesanías (Gómez Restrepo et al., 2013; Kasthurirengan et al., 2013).
	Árbol tropical de la familia Apocynaceae. Su distribución natural es separada: algunas poblaciones se encuentran en el norte de Suramérica en Colombia, Venezuela y Perú y otras poblaciones en el sureste de Suramérica en Argentina, sur de Brasil y

Aspidosperma polyneuron 	Paraguay. Esta especie puede crecer en bosques secos espinosos y menos frecuente en bosque húmedo (Cárdenas L and Salinas, 2006). *A. polyneuron* es un árbol de crecimiento lento, tolerante a la sombra y alcanza hasta 25 metros de altura. Se desarrolla bien en suelos bien drenados con textura arenosa-arcillosa a arcillosa (Carvalho, 2004). Debido a la buena calidad de su madera, agricultura intensiva y a la expansión urbana ha sufrido de una intensa explotación. Actualmente, *A. polyneuron* es considerada como una especie amenazada [https://www.iucnredlist.org/species/32023/9674981]. Su madera es empleada para muebles, carpintería, construcción y pisos (Alzate-Marin et al., 2011; Cárdenas L and Salinas, 2006; Jiménez-Escobar et al., 2011). Esta especie tiene un potencial en proyectos de restauración debido a su importancia económica y vulnerabilidad. Es considerado importante para la recuperación de bosques degradados (Damasceno et al., 2011).
Astronium graveolens 	*Á*rbol deciduo que pertenece a la familia Anacardiaceae. Es una especie heliófita y suele crecer en terrenos planos y bien drenados pero también se adapta a suelos rocosos y mal drenados (Gómez Restrepo et al., 2013). *A. graveolens* se puede encontrar en bosques secos o húmedos desde el sur de México hasta Bolivia. Es una especie de rápido crecimiento en sus primeras etapas (Román et al., 2012). Puede alcanzar 40 metros de altura (Gómez Restrepo et al., 2013). Su madera es dura y de larga durabilidad, por tanto, es usada en muebles, estacones, artesanías y construcción (Gómez Restrepo et al., 2013; Jiménez-Escobar et al., 2011; Longui et al., 2016; Román et al., 2012).
	Árbol deciduo y de tamaño mediano perteneciente a la familia Burseraceae. Crece en tierras bajas en bosques secos o

Bursera simaruba	húmedos desde el sureste de Estados Unidos hasta Venezuela (Román et al., 2012; Zahawi and Holl, 2009). Es de rápido crecimiento en las primeras etapas de vivero. Su resina, corteza y flores tiene usos medicinales (Román et al., 2012). La madera es de baja densidad pero tiene alta capacidad de rebrote por lo que es comúnmente usada en barreras vivas (Francis et al., 2000a; Jiménez-Escobar et al., 2011). Es una especie intolerante a la sombra y se reproduce exitosamente dentro de bosques secos en suelos rocosos o como especies secundarias emergentes en claros del bosque con suelos fértiles y húmedos. Crece en un amplio rango de condiciones edáficos: suelos calcáreos con textura arenosa a arcillosa, tolera la salinidad del mar, el pH alcalino y ácido, cualquier pendiente y aspecto de terreno (Francis et al., 2000a).
Caesalpinia ebano	Árbol tropical de la familia de las leguminosas. Alcanza 15 a metros de altura (Ulibarri, 1996). Su distribución natural es exclusive de la región Caribe de Colombia. Esta especie crece en bosque seco por debajo de los 1000 metros sobre el nivel del mar. Comúnmente asociada con árboles de la especie *A. polyneuron* en su hábitat natural (Cárdenas L and Salinas, 2006). Su madera se emplea en artesanías y aplicaciones arquitectónicas (Cárdenas L and Salinas, 2006; Jiménez-Escobar et al., 2011). *C. ébano* ha sido clasificada como una especie en peligro porque se han

	registrado muy pocas poblaciones y casi todas ellas han sido explotadas con fines madereros durante un gran periodo de tiempo (Cárdenas L and Salinas, 2006).
Cedrela odorata	Es un árbol grande deciduo que alcanza hasta 45 metros de altura. Pertenece a la familia Meliaceae. Esta especie es generalista climáticamente, encontrándose en un amplio geográfico y su crecimiento es diferente según las condiciones ambientales (Burns and Honkala, 1990; Castaño-Arboleda et al., 2007). Su distribución natural es incluye desde el norte de México a Brasil, Bolivia y Perú, y se extiende hacia las Indias Occidentales, se en bosques húmedos y estacionalmente seco de zonas de vidas tropicales y subtropicales (Burns and Honkala, 1990; Cole and Ewel, 2006). La especie es de rápido crecimiento e intolerante a la sombra (Burns and Honkala, 1990; Cavers et al., 2004). El árbol crece mejor en sitios con un periodo de sequía el cual es necesario para la defoliación y producción de frutos y semillas (Gómez Restrepo et al., 2013).*C. odorata* puede ser exigente en sus requisitos de suelo, pero estos aún no son bien entendidos (Burns and Honkala, 1990). *C. odorata* es ampliamente conocido por la buena calidad de su madera, es altamente deseable para cualquier propósito para el cual se pueda usar la madera, ya que es fuerte y resistente a la pudrición (Cavers et al., 2004; Cole and

	Ewel, 2006; Francis et al., 2000a), por estas razones, ha sido ampliamente explotado sin que su regeneración sea exitosa (Francis et al., 2000a), por tanto, está clasificada como una especie vulnerable [http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T32292A68080590]. Proyectos de reforestación con esta especie no han sido exitosos porque es altamente susceptible al ataque del barrenador *Hypsipyla grandella* desde la etapa de plántula hasta que alcanza una altura de 5 a 8 metros, resultando así un árbol muy ramificado que de otra forma sería monopodial (Cole and Ewel, 2006; Navarro et al., 2004).
Ceiba pentandra	Árbol no tolerante a la sombra, pionero y emergente. Sus poblaciones nativas se distribuyen en América tropical y África Occidental y probablemente fue introducido por el hombre en el Sureste Asiático. Pertenece a la familia Malvaceae y puede alcanzar hasta 70 metros de altura (Dick et al., 2007). *C. pentandra* es una especie de rápido crecimiento y crece en tierras bajas tropicales con bosques húmedos y secos (Gómez Restrepo et al., 2013; Román et al., 2012). Tolera suelos pobres y se adapta a condiciones de suelos arenosos hasta bien drenados, arcillosos e inundables. *C. pentandra* crece en áreas abiertas, bosques secundarios y cultivos abandonados (Gómez Restrepo et al., 2013).
Enterolobium cyclocarpum	Árbol tropical de la familia de las leguminosas. Este gran árbol crece en sábanas y bosques desde México hasta el norte de Suramérica. Se adapta a tierras degradadas y con largos periodos de sequía (hasta 6 meses). *E.cyclocarpym* tolera suelos alcalinos y calcáreos, pero crece mejor en suelos profundos de textura media. Esta especie es dominante y de rápido crecimiento en el bosque seco tropical (Francis et al., 2000b), pero también puede

	encontrarse en bosques húmedos (Gómez Restrepo et al., 2013; Laborde and Corrales-Ferrayola, 2012). Alcanza 30 metros de altura (Gómez Restrepo et al., 2013). *E. cyclocarpum* es ampliamente usado en agroforestería por que su copa se extiende ampliamente y puede proveer sombra (Foroughbakhch et al., 2006; Francis et al., 2000b), también es una importante fuente de proteínas. Hojas y vainas son un buen forraje para el ganado, cabras y caballos mientras que hojas y semillas son usadas para el consumo humano (Barrientos-Ramírez et al., 2015; Francis et al., 2000b; Janzen, 1981; Martinez Pacheco et al., 2012; Oni et al., 2006). *E. cyclocarpum* tiene un amplio uso: madera, forraje, ornamental, conservación de suelos y proveedor de sombra (Foroughbakhch et al., 2006; Gómez Restrepo et al., 2013; Martinez Pacheco et al., 2012).
Hura crepitans 	Árbol tropical de la familia Euphorbiaceae. Crece en bosques secos o húmedos de tierras bajas desde Honduras hasta Bolivia. *H. crepitans* es una especie heliofita, pero tolera parcialmente la sombra. Este árbol crece mejor en suelos aluviales, ricos en nutrientes y bien drenados pero con disponibilidad de agua (Gómez Restrepo et al., 2013). El exudado es muy tóxico y el aceite de la semilla puede ser usado para hacer aceites de secado de pintura a base de solventes y una amplia variedad de aplicaciones industriales (Gómez Restrepo et al., 2013; Okolie et al., 2012).

Hymenaea courbaril	Árbol grande de madera dura de la familia Leguminosae. Es hermafrodita y polinizado por murciélagos. Su rango natural va desde la costa sur de Brasil hasta la costa occidental en la región central de México. Aunque esta especie tiene una amplia distribución, tiene bajas densidades (< 1 árbol/hectárea) (Lacerda et al., 2008). *H. courbaril* crece en tierras bajas de ecosistemas secos y húmedos, en terrenos no inundables aunque tolera anegamiento temporal y períodos de sequía de hasta 4 meses y tolera tierras degradadas (Gómez Restrepo et al., 2013; Román et al., 2012). Los frutos son comestibles y nutritivos. La madera es usada en muebles, tornería y elementos estructurales (Gómez Restrepo et al., 2013).
Platymiscium pinnatum	Árbol tropical perteneciente a la familia Leguminosae. Alcanza 10 a 35 metros de altura. Su rango de distribución va desde México hasta Venezuela. La madera se emplea en muebles, carpintería, barcos, instrumentos musicales y agroforestería (Román et al., 2012). Es una especie heliofita y tolera suelos infértiles (Gómez Restrepo et al., 2013). Este árbol tiene un potencial en proyectos de restauración de áreas degradadas por extracción de petróleo en bosques tropicales de la cuenca amazónica (Villacís et al., 2016).

6. Bibliografía

Albert, C.H., Bello, F. De, Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity 116–126. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x

Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., Violle, C., 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 217.

Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S., Lavorel, S., 2010a. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. Funct. Ecol. 24, 1192.

Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., Lavorel, S., 2010b. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. J. Ecol. 98, 604.

Alzate-Marin, A., Ferreira-Ramos, R., Guidugli, M., Martinez, C., Mestriner, M., 2011. Genetic diversity assessed in individuals of Aspidosperma polyneuron and Cariniana estrellensis used as seed donors in an forest gene bank. BMC Proc. 5, P8. https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P8

Armbruster, W.S., Pélabon, C., Bolstad, G.H., Hansen, T.F., 2014. Integrated phenotypes: Understanding trait covariation in plants and animals. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 369. https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0245

Banin, L., Feldpausch, T.R., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., Arets, E.J.M.M., Berry, N.J., Bradford, M., Brienen, R.J.W., Davies, S., Drescher, M., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Hladik, A., Iida, Y., Salim, K.A., Kassim, A.R., King, D.A., Lopez-Gonzalez, G., Metcalfe, D., Nilus, R., Peh, K.S. -H., Reitsma, J.M., Sonké, B., Taedoumg, H., Tan, S., White, L., Wöll, H., Lewis, S.L., 2012. What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 1179–1190. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00778.x

Barrientos-Ramírez, L., Vargas-Radillo, J.J., Segura-Nieto, M., Manríquez-González, R., López-Dellamary Toral, F.A., 2015. Nutritional evaluation of mature seeds of Enterolobium cyclocarpum (parota) from diverse ecological zones in western Mexico. Bosque (Valdivia) 36, 95–103. https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000100010

Becknell, J.M., Powers, J.S., 2014. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. Can. J. For. Res. 613,

604–613. https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0331

Borchert, R., 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. Ecology 75, 1437–1449. https://doi.org/10.2307/1937467

Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990. Silvics of North America - Volume 2, Hardwoods.

Butterfield, B.J., Suding, K.N., 2013. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. J. Ecol. 101, 9–17. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12013

Cárdenas-Henao, M., Londoño-Lemos, V., Llano-Almario, M., González-Colorado, Á.M., Rivera-Hernández, K.L., Vargas-Figueroa, J.A., Palacio, O.L.D.-, Torres-González, A.M., Jiménez-Taquinas, Á.C., Moreno-Cavazos, M.P., 2015. Fenología de cuatro especies arbóreas de bosque seco tropical en el Jardín Botánico Universitario, Universidad del Valle (Cali), Colombia. Actual. Biológicas, Vol 37, Iss 103, Pp 121-130 VO - 37 121. https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v37n103a01

Cárdenas L, D., Salinas, N.R., 2006. Libro Rojo de las Plantas de Colombia. Especies maderables amenazadas I parte. Libr. rojo plantas Colomb. 234.

Carvalho, P.E.R. De, 2004. Peroba-rosa - Aspidosperma polyneuron. Circ. Técnica 12.

Castaño-Arboleda, N., Cárdenas, D., Rodriguez, E.O., 2007. Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables. Convenio marco de cooperación interadministrativo Nº/002/2005.

Cavers, S., Navarro, C., Lowe, A.J., 2004. Targeting genetic resource conservation in widespread species: A case study of Cedrela odorata L. For. Ecol. Manage. 197, 285–294. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.019

Chave, Coomes, D., Jansen, S., Sl, L., Ng, S., Ae, Z., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum.

Cole, T.G., Ewel, J.J., 2006. Allometric equations for four valuable tropical tree species. For. Ecol. Manage. 229, 351–360. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.017

Cornelissen, J.H.C.A., Lavorel, S.B., Garnier, E.B., Díaz, S.C., Buchmann, N.D., Gurvich, D.E.C., Reich, P.B.E., Steege, H.F., Morgan, H.D.G., A, M.G.A.V.D.H., Pausas, J.G.H., Poorter, H.I., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide 335–380.

Damasceno, J.O., Ruas, E.A., Rodrigues, L.A., Ruas, C.F., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Ruas, P.M., 2011. Genetic differentiation in Aspidosperma polyneuron (Apocynaceae) over a short geographic distance as assessed by AFLP markers. Genet. Mol. Res. 10, 1180–1187. https://doi.org/10.4238/vol10-2gmr1126

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy,

N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., Torres-Espuny, L. de, Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The Plant Traits That Drive Ecosystems: Evidence from Three Continents. J. Veg. Sci. 15, 295.

Dick, C.W., Bermingham, E., Lemes, M.R., Gribel, R., 2007. Extreme long-distance dispersal of the lowland tropical rainforest tree Ceiba pentandra L. (Malvaceae) in Africa and the Neotropics. Mol. Ecol. 16, 3039–3049. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03341.x

Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H. a., Ceballos, G., 2011. Seasonallly Dry Tropical Forests - Ecology and Conservation.

Donovan, L.A., Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H., Kroon, H. De, 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum 26. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011

Durr, P.A., 2001. The biology, ecology and agroforestry potential of the raintree, Samanea saman (Jacq.) Merr. Agrofor. Syst. 51, 223–237. https://doi.org/10.1023/A:1010765022497

Eamus, D., 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01532-8

Fonseca, M.G., Martini, a M.Z., dos Santos, F. a M., 2004. Spatial structure of Aspidosperma polyneuron in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. J. Veg. Sci. 15, 41–48. https://doi.org/10.1658/1100-9233(2004)015[0041:SSOAPI]2.0.CO;2

Foroughbakhch, R., Alvarado-V??zquez, M.A., Hern??ndez-Pi??ero, J.L., Rocha-Estrada, A., Guzm??n-Lucio, M.A., Trevi??o-Garza, E.J., 2006. Establishment, growth and biomass production of 10 tree woody species introduced for reforestation and ecological restoration in northeastern Mexico. For. Ecol. Manage. 235, 194–201. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.012

Francis, J.K., Lowe, C.A., Trabanino, S., 2000a. Bioecología de Arboles Nativos y Exóticos de Puerto Rico y las Indias Occidentales Silvics of Native and Exotic Trees of Puerto Rico and the Caribbean Islands.

Francis, J.K., Lowe, C.A., Trabanino, S., 2000b. Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb, in: Bioecología de Árboles Nativos y Exóticos de Puerto Rico y Las Indias Occidentales. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Río Piedras, Puerto Rico, pp. 195–199.

Freschet, T., Cornelissen, J.H.C., Logtestijn, R.S.P. Van, 2010. Evidence of the ‘ plant economics spectrum ’ in a subarctic flora 362–373. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x

Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N., 2011. Prediction of germination rates of weed species: Relationships between germination speed parameters and species traits. Ecol. Modell.

222, 626–636. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.10.005

Gómez Restrepo, M.L., Toro Murillo, J.L., Piedrahita Cardona, E., 2013. Propagación y conservación de especies arbóreas nativas.

González-M, R., Garcia, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodriguez, N., Pérez, K., Mijares, F., Castano-Naranjo, A., Jurado, R., Idárraga-Piedrahita, A., Rojas, A., Vergara, H., Pizano, C., 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. Environ. Res. Lett. 13. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaad74

Gourlet-fleury, S., Rossi, V., Rejou-mechain, M., Freycon, V., Cornu, G., Ge, J., Fayolle, A., Saint-andre, L., Billand, A., Fauvet, N., Sarrailh, J., Flores, O., Gally, M., Henry, M., Hubert, D., Pasquier, A., 2011. Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests 981–990. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01829.x

Havermaet, R. Van, 2015. Faculty Bioscience Engineering Characterization of functional diversity of priority tree species across their distribution ranges in Colombian tropical dry forest to inform ecological restoration practice and in situ conservation strategies Master in Bios.

Hulshof, C.M., Swenson, N.G., 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: An example from a Costa Rican dry forest. Funct. Ecol. 24, 217–223. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01614.x

IAvH, 2014. El Bosque Seco Tropical en Colombia. https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2

Idowy, A.B., Babaloa, O.D., Ademolu, K.O., 2006. The Physiological Impact on the consumption of Albizia saman Pods by Albino Rats. J. Anim. Vet. Adv. 7, 585–589.

Jager, M.M., Richardson, S.J., Bellingham, P.J., Clearwater, M.J., Laughlin, D.C., 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. J. Ecol. 103, 374–385. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12366

Janzen, D.H., 1981. Enterolobium Cyclocarpum Seed Passage Rate and Survival in Horses , Costa Rican Pleistocene Seed Dispersal Agents. Ecology 62, 593–601.

Jiménez-Escobar, N.D., Estupiñán-GonzÃ¡lez, A.C., de Albuquerque, U.P., Alves, R.R.N., 2011. Useful trees of the Caribbean Region of Colombia. Bioremediation, Biodivers. Bioavailab. 5, 65–79.

Jopaul, G., Panzou, L., Ligot, G., Fleury, S.G., Louis, J., Eric, D., Jean, F., Loumeto, J., Fayolle, A., 2018. Architectural differences associated with functional traits among 45 coexisting tree species in Central Africa 2583–2593. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13198

Jung, V., Albert, C.H., Violle, C., Kunstler, G., Loucougaray, G., Spiegelberger, T., 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland

communities to extreme drought events. J. Ecol. 102, 45–53. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12177

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. J. Ecol. 98, 1134–1140. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x

Kasthurirengan, S., Xie, L., Li, C.H., Fong, Y.K., Hong, Y., 2013. In vitro propagation and assessment of genetic stability of micropropagated Samanea saman (rain tree) using microsatellite markers. Acta Physiol. Plant. 35, 2467–2474. https://doi.org/10.1007/s11738-013-1281-2

Keddy, P.A., 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. J. Veg. Sci. 3, 157.

Khurana, E., Singh, J.S., 2001. Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. Curr. Sci. 80, 748–757. https://doi.org/10.1177/0263276402019004003

Kichenin, E., Wardle, D.A., Peltzer, D.A., Morse, C.W., Freschet, G.T., 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. Funct. Ecol. 27, 1254–1261. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12116

Laborde, J., Corrales-Ferrayola, I., 2012. Direct seeding of Brosimum alicastrum Sw. (Moraceae) and Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb. (mimosaceae) in different habitats in the dry tropics of Central Veracruz. Acta Bot. Mex. 100, 107–134.

Lacerda, A.E.B. de, Kanashiro, M., Sebbenn, A.M., 2008. Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a Hymenaea courbaril population in the Brazilian Amazon Forest. For. Ecol. Manage. 255, 1034–1043. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.009

Lasky, J.R., Uriarte, M., Muscarella, R., 2016. Synchrony, compensatory dynamics, and the functional trait basis of phenological diversity in a tropical dry forest tree community: effects of rainfall seasonality. Environ. Res. Lett. 11, 115003. https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/115003

Lecerf, A., Chauvet, E., 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. Basic Appl. Ecol. 9, 598–605. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.003

Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Poorter, L., Bongers, F., 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. PLoS One 10, e0123741. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741

Longui, E.L., Gondo, C.C.S., de Lima, I.L., Freitas, M.L.M., Florsheim, S.M.B., Zanatto, A.C.S., Garcia, J.N., 2016. Some properties of Astronium graveolens wood along the stem. Floresta e Ambient. 23, 142–149. https://doi.org/10.1590/2179-8087.109714

Markesteijn, L., 2010. Drought tolerance of tropical trees species: Functional Traits , Trade-offs and Species Distribution. Wageningen University.

Martinez Pacheco, M.M., Del Rio, R.E., Flores Garcia, A., Martinez Muñoz, R.E., Ron Echeverria, O.A., Raya Gonzalez, D., 2012. Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb.: The biotechnological profile of a tropical tree . Bol. Latinoam. y del Caribe Plantas Med. y Aromat. 11, 385–399.

Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Navarrete-Segueda, A., Paz, H., 2017. Topographic position, but not slope aspect, drives the dominance of functional strategies of tropical dry forest trees. Environ. Res. Lett. 12.

Méndez-Toribio, M., Zermeño-Hernández, I., Ibarra-Manríquez, G.(, Meave, J.A., 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. J. Veg. Sci. 27, 1094–1103. https://doi.org/10.1111/jvs.12455

Messier, J., Lechowicz, M.J., McGill, B.J., Violle, C., Enquist, B.J., 2017a. Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network. J. Ecol. 105, 1775–1790. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12755

Messier, J., McGill, B.J., Enquist, B.J., Lechowicz, M.J., 2017b. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? Ecography (Cop.). 40, 685–697. https://doi.org/10.1111/ecog.02006

Messier, J., McGill, B.J., Lechowicz, M.J., 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. Ecol. Lett. 13, 838–848. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x

Messier, J., Violle, C., Enquist, B.J., Lechowicz, M.J., McGill, B.J., 2018. Similarities and differences in intrapopulation trait correlations of co-occurring tree species: consistent water-use relationships amid widely different correlation patterns. Am. J. Bot. 105, 1477–1490. https://doi.org/10.1002/ajb2.1146

Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. J. Biogeogr. 33, 491–505. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x

Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17, 67–88.

Murren, C.J., 2002. Phenotypic integration in plants. Plant Species Biol. 17, 89–99. https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00079.x

Navarro, C., Montagnini, F., Hernández, G., 2004. Genetic variability of Cedrela odorata Linnaeus: Results of early performance of provenances and families from Mesoamerica grown in association with coffee. For. Ecol. Manage. 192, 217–227. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.037

Niklas, K.J., 1995. Size-dependent Allometry of Tree Height, Diameter and Trunk-taper.

Ann. Bot. 75, 217.

Noguchi, D.K., Nunes, G.P., Sartori, Â.L.B., 2009. Florística e síndromes de dispersão de espécies arbóreas em remanescentes de Chaco de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. Rodriguésia, 60.

Okolie, P.N., Uaboi-Egbenni, P.O., Ajekwene, a E., 2012. Extraction and Quality Evaluation of Sandbox Tree Seed (Hura crepitan) Oil. World J. Agric. Sci. 8, 359–365. https://doi.org/10.5829/idosi.wjas.2012.8.4.1119

Oni, A.O., Onkuwa, C.F.I., Oduguwa, O.O., Onifade, O.S., Arigbede, O.M., Oni, O.O., Anele, U.Y., 2006. Nutrients intake and digestibility by West African dwarf goats fed Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb. Basal diet and citrus pulp-based diets. J. Anim. Vet. Adv. 5, 828–831.

Pandey, S.K., Singh, H., Singh, J.S., 2013. Contrasting leaf phenology of woody species of dry tropical forest. Plant Biosyst. - An Int. J. Deal. with all Asp. Plant Biol. 148, 655–665. https://doi.org/10.1080/11263504.2013.788092

Pennington, R., Lewis, G., Ratter, J., 2006. Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant diversity, biogeography, and conservation. https://doi.org/10.1201/9781420004496

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., De Vos, a. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Ter Steege, H., Van Der Heijden, M.G. a, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, a. C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. 61, 167–234. https://doi.org/10.1071/BT12225

Pigliucci, M., 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Ecol. Lett. VO - 6 265.

Pizano, C., García, H., 2014. El bosque seco tropical en Colombia. Bogotá Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2014.

Poorter, L., 2009. Leaf Traits Show Different Relationships with Shade Tolerance in Moist versus Dry Tropical Forests. New Phytol. 181, 890. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02715.x

Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J., Wöll, H., 2003. Architecture of 53 Rain Forest Tree Species Differing in Adult Stature and Shade Tolerance. Ecology 84, 602.

Poorter, L., Bongers, L., Bongers, F., 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups. Ecology 87, 1289–1301. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2

Poorter, L., Castilho, C. V, Schietti, J., Oliveira, R.S., 2018. Can traits predict individual

growth performance ? A test in a hyperdiverse tropical forest 109–121. https://doi.org/10.1111/nph.15206

Poorter, L., Markesteijn, L., 2008. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species 40, 321–331.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., Sass-Klaassen, U., 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. New Phytol. 185, 481–492. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x

Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Álvarez, F.S., Andrade, J.L., Villa, L.F.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T. V, Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., César, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Colletta, G.D., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., García, E.D., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito Santo, M.M., Fandiño, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Martins, S. V, Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., de Souza Moreno, V., Müller, S.C., Muñoz, R., Muscarella, R., de Oliveira Neto, S.N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Paz, H., Peña-Claros, M., Piotto, D., Ruíz, J., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Villa, P.M., Williamson, G.B., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., Westoby, M., 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. Nat. Ecol. Evol. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6

Powers, J.S., Becknell, J.M., Irving, J., Pèrez-Aviles, D., 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. For. Ecol. Manage. 258, 959–970. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036

Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F.D.S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., Sanchez-Montoya, G., 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. For. Ecol. Manage. 258, 1014–1024. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023

Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. Int. J. Plant Sci. 164, S143–S164. https://doi.org/10.1086/374368

Rk, C., Sk, P., Bhadouria, R., Singh, S., As, R., 2018. Woody species in tropical dry forest exhibit plasticity in physiological traits in response to variations in soil properties.

https://doi.org/10.15406/mojes.2018.03.00114

Román, F., De Liones, R., Sautu, A., Deago, J., Hall, J.S., 2012. Guía para la propagación de 120 especies de árboles nativos de Panamá y el Neotrópico. Environmental Leadership and Training Iniative - ELTI.

Salgado-Negret, B., Paz, H., 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos, La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones.

Salgado Negret, B., 2016. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad : protocolos y aplicaciones. Bogotá Instituto Alexander von Humboldt, 2016.

Salinas-Melgoza, M., Skutsch, M., Lovett, J., 2018. Predicting aboveground forest biomass with topographic variables in human-impacted tropical dry forest landscapes. Ecosphere 9. https://doi.org/10.1002/ecs2.2063

Sánchez-Azofeifa, A., Powers, J.S., Fernandes, G.W., Quesada, M., 2014. Tropical dry forests in the Americas : ecology, conservation, and management. Boca Raton, Fl CRC Press, ©2014.

Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., Pugnaire, F.I., 2013. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. J. Ecol. 101, 753–762. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12062

Shipley, B., Vu, T., 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. New Phytol. 153, 359–364. https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00320.x

Siefert, A., Ritchie, M.E., 2016. Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. Oecologia 181, 245–255. https://doi.org/10.1007/s00442-016-3563-z

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M. V, Dantas, V.L., Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y. Le, Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. Ecol. Lett. 18, 1406–1419. https://doi.org/10.1111/ele.12508

Slot, M., Poorter, L., 2007. Diversity of Tropical Tree Seedling Responses to Drought 39, 683–690. https://doi.org/doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00328.x

Thomas, E., Jalonen, R., Loo, J., Boshier, D., Gallo, L., Cavers, S., Bordács, S., Smith, P., Bozzano, M., 2014. Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree

species. For. Ecol. Manage. 2020. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.015

Ulibarri, E.A., 1996. Sipnosis de Caesalpinia y Hoffmannseggia (Leguminosae-Caesalpinoideae) de Sudamérica. Darwiniana 34, 299–348.

Villacís, J., Casanoves, F., Hang, S., Keesstra, S., Armas, C., 2016. Selection of forest species for the rehabilitation of disturbed soils in oil fields in the Ecuadorian Amazon. Sci. Total Environ. 566–567, 761–770. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.102

Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882–892. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428, 821–827. https://doi.org/10.1038/nature02403

Xu, X., Medvigy, D., Powers, J.S., Becknell, J.M., Guan, K., 2016. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests.

Zahawi, R.A., Holl, K.D., 2009. Comparing the performance of tree stakes and seedlings to restore abandoned tropical pastures. Restor. Ecol. 17, 854–864. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00423.x

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods Ecol. Evol. 1, 3–14. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x