



Pontificia Universidad Javeriana
Facultad de Ciencias
Carrera de Biología

**Caracterización ontogenética de estrategias funcionales y rasgos foliares para 9 especies
priorizadas en la restauración del Bosque Seco Tropical interandino del Huila.**

Trabajo de Grado para optar por el título de Biólogo

Autor: Daniela Macias Amaya
Director: Jose Ignacio Barrera Cataño Ph. D

Bogotá, D.C. 2020

Caracterización ontogenética de estrategias funcionales y rasgos foliares para 9 especies priorizadas en la restauración del Bosque Seco Tropical interandino del Huila.

Macías Amaya, Daniela¹

Resumen

Las especies enfrentan diferentes filtros ambientales a lo largo de su ciclo de vida, conocer acerca del cambio de los rasgos funcionales a través de la ontogenia nos permite entender sobre la capacidad del organismo para responder a su entorno (Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. 2002; Niinemets, 2006; Herault et al., 2011). En este estudio se evaluó la variación de rasgos funcionales foliares y las estrategias de 9 especies de árboles priorizadas para la restauración del Bosque Seco Tropical interandino del Huila. Por medio de la medición de rasgos funcionales foliares en dos estadios de vida de especies del Bosque Seco Tropical pudimos obtener información detallada sobre la dinámica de los rasgos funcionales y las estrategias funcionales que permiten a las especies la adquisición de recursos. Nuestros resultados muestran que se mantienen ontogenéticamente las mismas estrategias funcionales: especies siempre verdes con hojas gruesas de las especies decíduas de hoja pequeña. Son necesarios más estudios que aborden la importancia de la variación ontogenética de los rasgos funcionales que incluyan una mayor cantidad de especies y más niveles de variación para entender la adquisición que tienen las plantas para adquirir los recursos en los bosques.

Palabras claves: Bosque Seco Tropical, Rasgos Funcionales, Ontogenia, Ecología Funcional, Ecología de la Restauración, Plántulas.

Introducción

Las especies leñosas son especies que a lo largo de su vida están sujetas a cambios ambientales; por lo tanto, su crecimiento, supervivencia y reproducción depende de la variedad de formas y funciones que puedan adquirir durante su ciclo de vida. Existe una amplia evidencia de que los fenotipos y rasgos funcionales de las plantas van cambiando a lo largo de su ontogenia, desde la fase de plántulas hasta la edad adulta de plantas leñosas, gracias a los gradientes ambientales que ejercen una fuerte influencia en su crecimiento y desarrollo (Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. 2002; Cornelissen et al., 2003; Herault et al., 2011). Las especies enfrentan diferentes filtros ambientales a lo largo de su ciclo de vida, esto hace que sus

¹ Estudiante de Biología de la Pontificia Universidad Javeriana. Correo: daniela_macias@javeriana.edu.co

requerimientos específicos y estrategias para enfrentar el entorno ambiental puedan cambiar (Poorter, 2007; Spasojevic, Yablon, Oberle, & Myers, 2014). Por esto, conocer acerca del cambio de los rasgos funcionales a través de la ontogenia nos permite entender más acerca de la capacidad que tiene el organismo para responder a su entorno y comprender como estos rasgos afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas (Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. 2002; Niinemets, 2006; Herault et al., 2011).

En cada fase, las especies requieren de una serie de estrategias que les permiten enfrentar diferentes filtros ambientales (Grubb, 1977; Norden, 2014). Los rasgos funcionales determinan esas adaptaciones, su rendimiento y la clasificación de las plantas en los gradientes ambientales (Grime et al. 1997; Díaz et al. 2004; Thuiller et al. 2004). Describir tales cambios a lo largo de la ontogenia es indispensable para comprender las diferencias de productividad entre las especies, aclarar sus relaciones competitivas y conocer la forma en que adquieren sus recursos mediante estrategias funcionales adquisitivas o conservativas (Ryan et al. 1997; Mediavilla et al. 2014; Craine et al. 2001). En consecuencia, la investigación sobre los cambios ontogenéticos es esencial para poder predecir las respuestas de las especies arbóreas y los ecosistemas forestales al cambio ambiental antropogénico (Phillips et al. 2008; Mediavilla et al. 2014).

Entender la forma en que las especies realizan diferentes estrategias para mejorar su desempeño ecológico en distintos hábitats, requiere comprender la forma en que los diferentes atributos funcionales de las especies aprovechan los recursos y responden a los cambios ambientales (Salgado-Negret, 2016; Shipley et al., 2016). Las estrategias que tienen las especies para responder a la heterogeneidad ambiental dependen de diferentes atributos funcionales y de las presiones de selección a las que se han expuesto las especies (Salgado-Negret, 2016; Shipley et al., 2016). Los atributos funcionales de las especies reflejan la forma en que se da la partición de recursos que maximiza su desempeño ecológico, esta partición ocurre a nivel de toda la planta y a nivel de sus órganos, revelando la forma en que las especies adquieren recursos (Albert et al., 2010; Pierce et al., 2013; Salgado-Negret, 2016).

Bajo este contexto, proyectos de restauración ecológica han venido aplicando el enfoque funcional de la vegetación para la selección de especies útiles. Ésta orientación en el uso de rasgos funcionales de la planta para diseñar estrategias de restauración puede tener efectos en el éxito de la restauración (Ostertag et al. 2015; Martínez-Garza et al. 2013). En cualquier estrategia de restauración ecológica que incluya la siembra de especies es necesario considerar los atributos funcionales de las especies que les ayuden a tener un buen desempeño en las condiciones ambientales del área a restaurar (Natura, 2015). Actualmente uno de los métodos

más empleados en la selección de especies potenciales para restaurar es el análisis de sus rasgos funcionales (Gondard et al. 2003; Natura, 2015).

La restauración de la vegetación del Bosque Seco Tropical (BST), uno de los ecosistemas más vulnerables y menos protegidos de la superficie terrestre (Blackie et al., 2014; Gillespie et al., 2012; Miles et al., 2006), está severamente limitada debido a los problemas asociados con la regeneración de las plántulas de árboles, una etapa altamente sensible y la más importante en la vida de la planta (Grubb, 1977; Villar et al., 2004; Dickson, T. L., & Busby, W. H. 2009). Además, la información sobre rasgos funcionales es limitada para la mayoría de las especies de BST en esta etapa del desarrollo (Pizano et al., 2014). El análisis de los rasgos funcionales de las plántulas podría proporcionar información valiosa para identificar grupos de especies para entornos forestales, esto enmarcado a un proyecto más amplio para apoyar la provisión de pautas para restaurar ecosistemas del BST degradados. Por lo tanto, se necesita mayor información sobre los rasgos funcionales de especies para poder enlazar estos conocimientos a la restauración de ecosistemas y recuperación de los procesos biológicos. Teniendo esto en cuenta, el objetivo de este trabajo es identificar cómo varían los rasgos funcionales entre estadíos ontogenéticos para nueve especies leñosas del Bosque Seco Tropical y evaluar las variaciones de estrategias funcionales para la adquisición de los recursos de las nueve especies del Bosque Seco Tropical entre diferentes estadíos del ciclo de vida (plántulas vs. adultos).

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en el vivero del Centro de Investigación de Bosque Seco Tropical, que se encuentra en el área de compensación ambiental y restauración ecológica de la central hidroeléctrica el Quimbo, en el departamento del Huila (Colombia), entre los 75°41'44,84'' y 75°41'26,23'' Oeste y 2°18'38,50'', 2°18'19,21'' Norte (Fundación Natura, 2015). El área de estudio se encuentra a una altura de 720 m sobre el nivel del mar, con una precipitación media anual de 1036 mm con dos períodos secos entre junio - agosto y diciembre - enero y una temperatura media anual de 24°C (Fundación Natura, 2015). Se seleccionaron 9 especies consideradas claves para la restauración del BST interandino del departamento del Huila (Tabla 1). Además, Fundación Natura proporcionó la información del estadío adulto de estas especies por medio de una caracterización funcional de la vegetación que se realizó en el año 2015.

Tabla 1. Lista de especies por familia

Especie	Familia	Abreviación
<i>Casaria corymbosa</i>	Salicaceae	Caco
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	Ceod
<i>Eugenia egensis</i>	Myrtaceae	Euge
<i>Ficus insipida</i>	Moraceae	Ficins
<i>Guapira pubescens</i>	Nyctaginaceae	Guapu
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae	Guaul
<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae	Mactin
<i>Senna spectabilis</i>	Leguminosae	Sespc
<i>Astronium graveoloens</i>	Anacardiaceae	Asgra

Estrategia de muestreo

La selección de individuos se realizó mediante un muestreo en la zona de trasplante del vivero, y se trató de la mayor variabilidad intraespecífica como es recomendado por De Bello et al., 2011. Se seleccionaron diez individuos sanos, sin evidencias de ataques por herbivoría o patógenos por cada especie (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Dado que la biomasa de las plántulas tiene influencia directa sobre la variabilidad de los rasgos funcionales (Poorter & Markesteijn, 2007), se controló su efecto colectando individuos con alturas de entre 10 a 20 cm, que demostraran un desarrollo completo de sus hojas. Se colectaron individuos bajo condiciones de exposición solar adecuadas, considerando que todas las plántulas estuvieran bajo la misma clase de polisombra (40%). Se escogieron plántulas con el mismo tipo de sustrato y con la misma frecuencia de riego para no generar variaciones en sus estrategias funcionales (Salgado-Negret, Canessa, Valladares, Armesto, & Pérez, 2015).

Medición de rasgos

Se estimaron siete rasgos funcionales tipo foliar para plántulas, haciendo uso de los métodos utilizados por Fundación Natura en su informe de caracterización funcional (Tabla 2). De acuerdo a la clasificación de Ellis et al. (2009) se tomó el tipo de hoja (Th), determinando si las hojas de cada una de las plántulas eran simples o compuestas. Según las recomendaciones de Berdugo-L & Rangel (2012) y Pérez-Harguindeguy et al., (2013) para tomar los demás rasgos foliares de cada individuo, se tomaron hojas maduras con un mínimo rastro de herbivoría o marchitez. Se estimó el grosor foliar (EF; mm), que se midió con un calibrador de medición fina (0.01mm) en varias hojas en la parte media, evitando medir el grosor de la venación primaria y secundaria. Para tomar la pubescencia de las hojas se utilizó un estereoscopio para

observar la aparición de éste rasgo, para ello se utilizaron las categorías de ausente o presente según el caso (Berdugo-L & Rangel, 2012). Siguiendo los protocolos propuestos por Pérez-Harguindeguy et al., 2013; L. Poorter & Markesteijn, 2007 y Salgado-Negret, 2016, para las plántulas, cada individuo fue separado en raíces, tallo y hojas registrando su peso fresco. Sus partes fraccionadas se guardaron en bolsas ziploc liberando el contenido de aire para evitar la rápida pérdida de agua por transpiración. El material fue secado a 60 °C por 72 horas (aprox.) para estimar el peso seco. Se colectaron cinco hojas para la medición del área foliar (AF; cm²), tomando en cuenta la metodología de Berdugo-L & Rangel (2012) y el uso del programa ImageJ v.1.48 (Abramoff et al. 2004) para calcular las áreas correspondientes. De acuerdo con lo propuesto en Veneklaas (1985), con los datos promedio de peso fresco, peso seco y área foliar se estimó el peso específico (LMA). Se calculó el contenido foliar de materia seca dividiendo el peso seco por el peso en fresco (CFMS; g gr⁻¹), según lo descrito por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). El contenido hídrico foliar (CHF; g) se calculó restando al peso fresco promedio de cada muestra y su peso seco promedio.

Tabla 2. Rasgos funcionales considerados en el estudio con abreviaturas, unidades y número de mediciones por especie en plántulas.

Rasgos	Abreviación	Unidades	Mediciones
Tipo de hoja	(T_Hoja)	Simples/Compuestas	10
Área foliar	(AF)	(cm ²)	10
Peso específico	(LMA)	(g/cm ²)	10
Grosor foliar	(EF)	(mm)	10
Pubescencia	Pubesc	Ausente / Presente	10
Contenido hídrico foliar	(CHF)	(gr)	10
Contenido de materia seca foliar	(CMSF)	(gr)	10

Análisis estadístico

¿Cómo varían los rasgos funcionales entre estadíos ontogenéticos para nueve especies leñosas del Bosque Seco Tropical?

Para evaluar la relación entre los rasgos de las plántulas y adultos, se utilizaron modelos lineales (lm) del paquete R "lme4" (Bates et al. 2018), utilizando los rasgos de los adultos como variables independientes y los rasgos de las plántulas como variables dependientes. Se realizó un análisis de correlación de Spearman entre los rasgos que fueron medidos en ambos estadíos de vida (plántulas y adultos) (AFE, CFMS, CHF, LMA, E_Foliar). La línea de relación 1:1 de

este análisis indica los valores de los rasgos que no cambian durante la ontogenia. Mientras que valores por encima de 1, muestran que las especies presentan un cambio en el valor de los rasgos, siendo más altos en el estadio adulto que en los estadios tempranos. Valores por debajo de 1 representan el patrón inverso.

¿Cómo varían las estrategias funcionales para la adquisición de los recursos de las nueve especies del Bosque Seco Tropical entre diferentes estadios del ciclo de vida (plántulas vs. adultos)?

Para determinar las estrategias funcionales de plántulas y adultos, y además identificar las diferencias de rasgos entre especies, se utilizó un análisis de componentes principales (PCA) que permite ver los diferentes compromisos entre rasgos funcionales. Se incluyeron todos los rasgos funcionales medidos en las plántulas como variables descriptivas de las diferentes especies. Se utilizaron los promedios de los rasgos de todas las especies como variables continuas (Fundación Natura, 2015).

Resultados

¿Cómo varían los rasgos funcionales entre estados ontogenéticos?

Todas las mediciones de los rasgos entre plántulas y adultos estuvieron positivamente correlacionadas (Figura 1). Se reportaron relaciones significativas ($p < 0.05$) para Spearman en AF, CHF, LMA y EF, indicando que el orden de las especies en ambos estado ontogenéticos fue el mismo; con excepción de CMFS (Figura 1). Se presentaron mayores valores para área foliar (AF) en adultos que en plántulas dado que los valores están por encima de la línea 1:1, salvo *Eugenia egensis*, la cual mantuvo sus valores promedio a lo largo del tiempo. Para CHF, la mayoría de las especies presentaron mayores valores en estado adulto, con excepción de las especies *Eugenia egensis*, que mantiene sus valores durante el tiempo; sin embargo *Guazuma ulmifolia* y *Guapira pubescens* presentan valores altos de reservas hidricas foliares en su estadio de plántula en comparación a los adultos. Para EF, la correlación de Spearman fue alta y significativa, la mayoría de las especies presentaron mayor grosor foliar en estado adulto, los rangos en este rasgo se mantienen en el tiempo y a nivel comunitario la relación fue alta para este rasgo; salvo *Astronium graveoloens* que mantiene sus valores promedio a lo largo del tiempo.

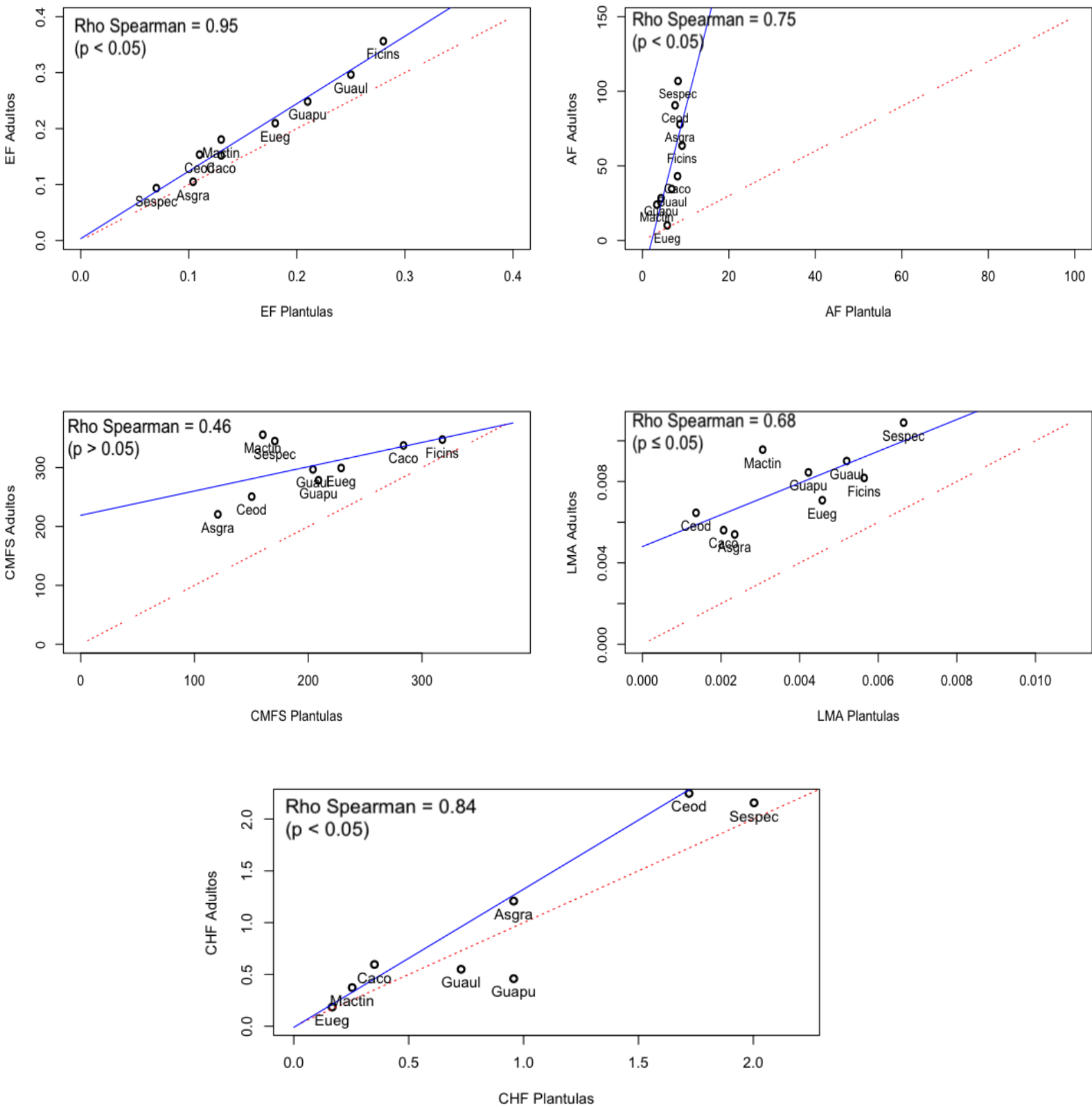


Figura 1 .Modelos lineales (lm) entre los rasgos funcionales de plántulas y adultos para entre nueve especies de árboles de bosque seco tropical colombiano. Los puntos representan la media

del rasgo de cada especie. La línea azul representa lm para el nivel comunitario, y la línea roja representa la relación 1: 1 esperada entre los rasgos. Rho de Spearman representa el coeficiente de correlación de Spearman con un $\alpha = 0.05$.

Para el peso específico (LMA) la correlación de Spearman fue moderadamente significativa, todas las especies presentaron valores superiores en adultos en comparación al estadio de plántulas. Con respecto al contenido foliar de materia seca (CMFS) la correlación fue positiva moderada sin ser significativa, se observan mayores valores en el estadio adulto, hay una mayor inversión de materia seca con respecto a las plántulas.

¿Cómo varían las estrategias funcionales entre estados ontogenéticos?

La identificación de las estrategias funcionales de las especies se realizó a través del análisis de componentes principales (PCA) en plántulas y adultos. Los dos primeros ejes de ordenación explicaron el 72.4% y 66.9% de la variación en los rasgos en plántulas y adultos respectivamente (Figura 2 a y b). En plántulas, la primera dimensión explicó el 46.4% de la variación, la cual se enfocó en la asignación de recursos para hojas gruesas, pubescentes y simples, junto a una alta inversión de biomasa (CMFS) (Figura 1a). Este componente se ve representado por especies como *Casearia corymbosa*, *Ficus insipida*, *Eugenia egensis*, *Guazuma ulmifolia*, *Guapira pubescens* y *Maclura tinctoria*. Por otra parte, la segunda dimensión explicó el 26% de la variación para especies que presentan mayor área foliar y altos valores de reservas hídricas en su tejido foliar (Figura 1a); especies como: *Senna spectabilis* y *Cedrela odorata*.

En adultos, la primera dimensión explicó el 40,2% de la variación y separó las especies siempre verdes con hojas gruesas y altos contenidos de materia seca de las especies decíduas de hoja pequeña (Figura 1b). Este componente separó dos estrategias conocidas en bosque seco: siempre verdes con rasgos conservativos con especies como *Eugenia egensis*, *Casearia corymbosa*, *Guapira pubescens*, *Guazuma ulmifolia*, *Maclura tinctoria* y *Ficus insipida* de las especies decíduas adquisitivas con especies como *Astronium graveolens*, *Cedrela odorata* y *Senna spectabilis*. El segundo componente explicó el 26.7% de la variación y se relacionó con la inversión foliar para la interceptación de luz (LMA) y el uso del agua (CHF) para especies siempre verdes y deciduas mencionadas anteriormente. La pubescencia fue un rasgo presente

en todas las especies adultas y aportó en la construcción del tercer componente del PCA al igual CMFS, rasgo relacionado con la repartición de la biomasa en las hojas.

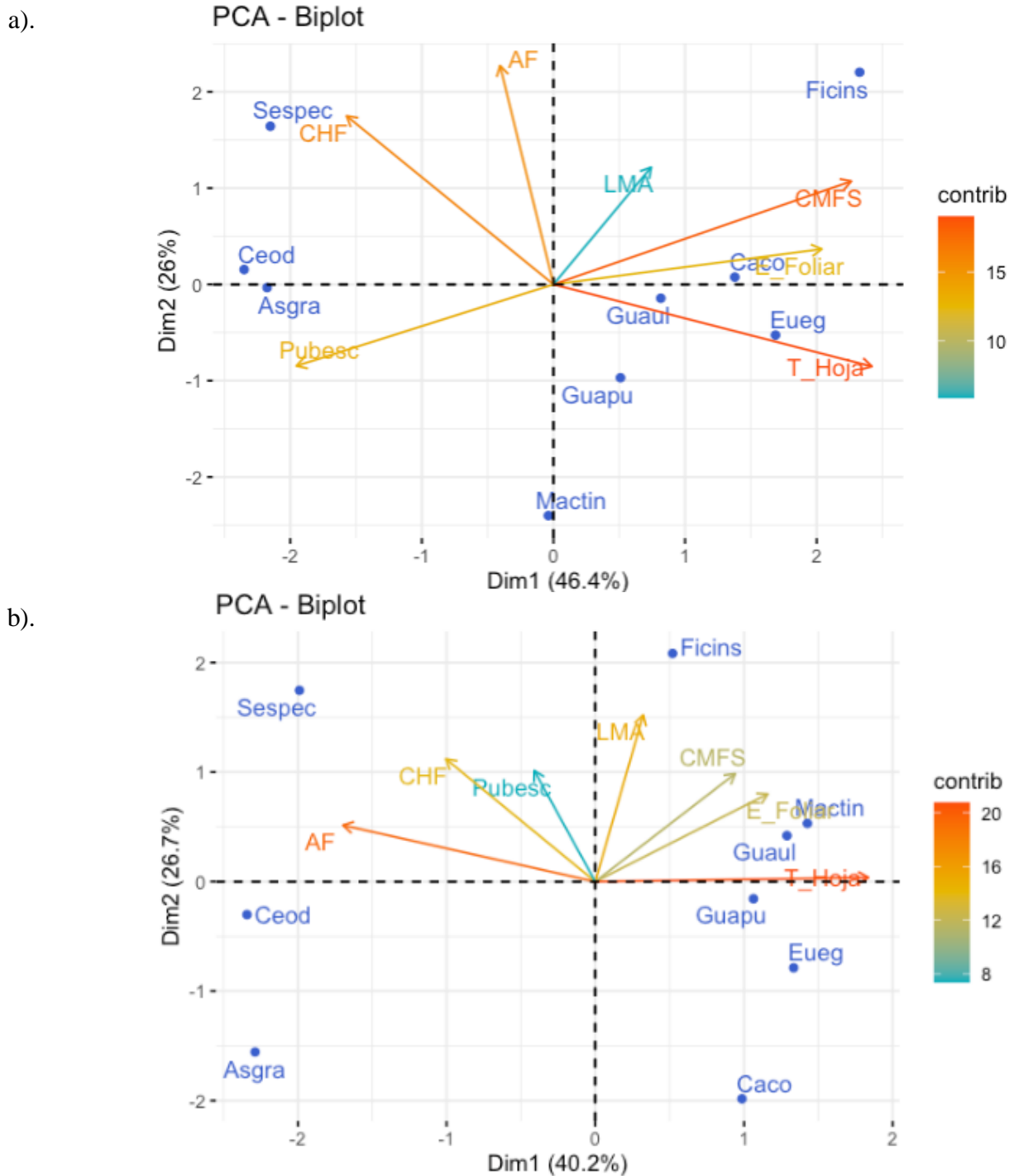


Figura 2. Análisis de componentes principales (PCA) de los valores promedio de los rasgos funcionales por especie para dos estados ontogenéticos, plántulas (a) y adultos (b). Los porcentajes de variación explicada por los dos primeros ejes del PCA se incluyen en la gráfica. Las abreviaturas de las especies pertenecen a: *Astronium graveolens* (Asgra), *Casaria corymbosa* (Caco), *Cedrela odorata* (Ceod), *Eugenia egensis* (Eueg), *Ficus insipida* (Ficins)

Guapira Pubescens (Guapu), *Guazuma Ulmifolia* (Guaul), *Maclura tinctoria* (Mactin) y *Senna spectabilis* (Sespec).

En plántulas se identificaron dos estrategias principales: especies siempre verdes con mayor inversión en tejidos foliares como alto CFMS, espesor, LMA y hojas simples, lo que podría considerarse que poseen estrategias conservativas. El segundo grupo está conformado por especies siempre decíduas con alta inversión en área foliar, contenido hídrico y pubescentes, igualmente presentan valores bajos de LMA y CMFS, por lo que sus estrategias podrían ser consideradas como adquisitivas (Figura 2a). Al primer grupo pertenecen especies como: *Ficus insipida*, *Guazuma ulmifolia*, *Eugenia egensis* y *Guapira pubescens*. Al segundo grupo pertenecen especies como: *Senna spectabilis*, *Cedrela odorata* y *Astronium graveolens*. En adultos igualmente se identificaron dos estrategias principales: especies con altos valores de LMA, un mayor espesor foliar y contenido de materia seca foliar exhibiendo estrategias conservativas (Figura 2b). A este grupo pertenecen especies como: *Ficus insipida*, *Maclura tinctoria*, *Guazuma ulmifolia* y *Guapira pubescens*. El segundo grupo está conformado por especies decíduas con altos valores de área foliar, contenido hídrico foliar y un bajo LMA, presentando un comportamiento adquisitivo (Figura 2b); y pertenecen especies como: *Senna spectabilis*, *Cedrela odorata* y *Astronium graveolens*. Se observa que el principal cambio de posición en los PCA entre plántula y adulto está para las especies *Maclura tinctoria* y *Casearia corymbosa* que en estado adulto se ubicaron más centrales y en la parte inferior derecha en la gráfica; además podrían haber cambiado sus estrategias de plántulas a adultos. *Senna spectabilis* y *Ficus insipida* mantuvieron su ubicación en los extremos en ambas gráficas.

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron relaciones positivas significativas y poca variabilidad ontogenética en los rasgos evaluados, con excepción del contenido foliar de materia seca en el cual hubo variaciones en la ordenación de las especies. Los análisis multivariados mostraron dos estrategias conocidas en bosque seco: siempre verdes con rasgos conservativos y especies decíduas adquisitivas, las cuales se mantienen durante el ciclo de vida de la planta, sin embargo la contribución de ciertos rasgos varían entre plántulas y adultos.

Como se mencionó anteriormente, fue muy poca la variación de los rasgos funcionales entre los estadios ontogenéticos, por lo que la hipótesis que se tenía acerca del cambio en los caracteres de la hoja durante la ontogenia de un árbol se rechazó en este estudio. Los rasgos

foliares pueden reflejar respuestas inmediatas a las condiciones locales o una estrategia de desarrollo a largo plazo (Winn 1996; Martínez-Garza 2003) y en su mayoría estos rasgos (AF, LMA, EF, CMFS) presentaron valores más altos en adultos que en plántulas, con excepción del CHF. Esto puede ser por las relaciones alométricas, ya que los árboles requieren de tejidos foliares mucho más grandes y gruesos que proporcionarán mayor robustez frente a las presiones y peligros ambientales en su adultez (Givnish 1995; Castro-Diez et al. 1998; Cornelissen et al. 1999; Cornelissen et al. 2003). Igualmente, altos valores de LMA en adulto con respecto a su estadio juvenil es algo que se encuentra universalmente (Thomas y Winner 2002), incluidos en árboles de hoja perenne de la selva tropical (Thomas y Bazzaz 1999; Rijkers et al. 2000; Kitajima y Poorter 2010; Caveleri et al. 2010). Todo esto, gracias a que los adultos crecen con mucha luz en comparación con los juveniles (Damián et al., 2018). Pues, al parecer los pioneros muestran en general un aumento más fuerte de LMA con alta irradiación (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996; Damián et al., 2018). Así que, es probable que se encuentren especies de árboles perennes aún en la época de sequía y que las plántulas sean más susceptibles a la caída foliar, por lo tanto su inversión en LMA es menor. El CHF, un rasgo adquisitivo asociado a especies decíduas, expresa las reservas hídricas en las hojas y esta muy relacionado con la pubescencia. Aquí, se muestra que las especies que presentaron tomento en sus hojas, presentaron mayores valores de CHF en ambos estadios ontogenéticos, implementandola como protección para mantener la economía hídrica de la hoja (Filella et al., 1995; Werker, 2000). Por tanto, aunque las plantas se encuentran bajo la influencia de un macroclima seco, se evidencia que los árboles de bosque seco pueden conservar un mayor contenido hídrico en sus tejidos. Por otro lado, el espesor foliar (EF) según lo señalado por Lohbeck et al. (2013), se encuentra dentro de estrategias conservativas al tener altos valores, como se presenta en adultos (Reich et al. 1991; Kitajima & Poorter, 2010). Esto puede indicar las adaptaciones de las plantas bajo condiciones de alta temperatura, radiación y déficit de nutrientes edáficos característico de zonas secas. Usualmente este rasgo se relaciona con el déficit de nutrientes, una mayor reserva hídrica foliar y una mayor capacidad fotosintética (Wright et al. 2001; Niinemets, 2001; Berdugo-L, 2011). Teniendo en cuenta lo anterior, con respecto al CMFS, éste varía independientemente del grosor de la hoja (Shipley 1995; Wilson, Thompson y Hodgson 1999; Roche, Díaz-Burlinson y Gachet 2004) pero también está fuertemente correlacionado con la disponibilidad de recursos y con la tasa de crecimiento relativa (Weiher et al. 1999; Garnier et al. al. 2004; Fortunel et al. 2009). CMFS al ser el unico rasgo que no tuvo una correlación significativa, podría indicar que su variación interespecífica se debe a una respuesta adaptativa a las condiciones locales del suelo, entonces se podría esperar que el CMFS cambie su

desempeño porque las plantas y adultos se encuentran en sitios con diferente suelo (Siefert, Fridley y Ritchie 2014)

La variación en los valores de los rasgos a lo largo del ciclo de vida de una planta es una fuente adicional de variabilidad de rasgos intraespecíficos. Esta fuente de variación no suele ser tan estudiada, ya que las técnicas de recolección se enfocan en plantas y tejidos "maduros" (Cornelissen et al 2003; Mitchell, R. M., & Bakker, J. D, 2014). Además, las diferencias ontogenéticas en la variabilidad de los rasgos son importantes en la estructura y función de las comunidades (Diaz et al., 2001; Mitchell, R. M., & Bakker, J. D, 2014). La variación en los rasgos de la planta durante su ciclo de vida puede hacerle frente a los impactos de los filtros abióticos; puesto que las plantas jóvenes enfrentan presiones ambientales durante el establecimiento tanto como los adultos durante su crecimiento. La incorporación de valores de rasgos de plantas en diferentes etapas ontogenéticas podría proporcionar una comprensión más clara de la dinámica de la comunidad y la población, y una extrapolación más precisa a los procesos y funciones del ecosistema (Mitchell, R. M., & Bakker, J. D, 2014).

Con respecto a la variación de las estrategias funcionales entre plántulas y adultos, el conjunto de rasgos funcionales foliares examinados aquí ilustra cómo la economía de la hoja puede verse como integrada en estrategias para la explotación de recursos que tienen las plantas, que abarca especies adquisitivas hasta conservadoras. Para plántulas y adultos se encontraron las mismas estrategias funcionales: especies siempre verdes con hojas gruesas y altos contenidos de materia seca de las especies decíduas de hoja pequeña (Figura 1a). Dos estrategias conocidas en bosque seco: siempre verdes con rasgos conservativos de las especies decíduas adquisitivas. Algo muy característico de las especies de BST, pues las especies arbóreas en este ecosistema se encuentran entre dos estrategias extremas de explotación de recursos (Chen et al. 2009; Sterck et al. 2011; Fu et al. 2012): una estrategia adquisitiva, característica de las especies que evitan la sequía, que generalmente tienen una vida útil, fugaz de hojas cortas en comparación con una estrategia conservadora, caracterizada por especies de hoja caduca tardía de larga vida (Méndez-Alonzo et al. 2012). Estas estrategias que tienen las especies decíduas les permiten resistir al estrés ambiental durante condiciones desfavorables (poca disponibilidad de agua durante la estación seca en los bosques secos tropicales) (Powers & Tiffin, 2010). Por el contrario, los árboles de hoja perenne deben tolerar estas condiciones desfavorables (Aerts 1995; Powers & Tiffin, 2010). En bosques secos tropicales, los árboles caducifolios de hoja ancha tienen mayores eficiencias de reabsorción de nutrientes, mayores contenidos de nitrógeno, eficiencias de uso de nutrientes, área foliar específica y tasas de fotosíntesis pero

menores eficiencias de uso de agua, en comparación con los árboles de hoja perenne (Lal et al. 2001; Prior, Eamus y Bowman 2003; Ishida y col. 2006; Powers & Tiffin, 2010). Aunque las plantas con diferentes hábitos foliares tienen diferentes conjuntos de rasgos (Mooney y Dunn 1970; Eamus 1999; Powers & Tiffin, 2010), su estudio nos permite identificar grupos funcionales ecológicamente significativos, con diferentes efectos o respuestas a la variación ambiental (Powers & Tiffin, 2010).

Los rasgos foliares que exhiben estrategias adquisitivas cuando son plántulas, indican un crecimiento rápido (LMA y grosor), pubescencia y el predominio de hojas simples para resistir la sequía. Lo cual hace que durante el estadio de plántula estas estrategias pueden que sean más importantes para resistir la sequía en bosques secos (Lohbeck et al. 2015). Por otro lado, se evidencia que en los bosques, en consecuencia a su estructura, la tasa de crecimiento es lenta, por ésta razón hay una mayor inversión de materia seca en relación al área para lograr un rendimiento fotosintético que le permita a las plantas tolerar el sombreado, esta sería una de las características de estrategias conservativas para bosque seco (Lohbeck et al. 2015). Igualmente, aunque hubo especies como *Maclura tinctoria* que presentaron estrategias intermedias y luego conservativas, la mayoría de las especies presentó las mismas estrategias para la adquisición de los recursos durante su ciclo de vida. Es importante que se tenga en cuenta la variación en las estrategias funcionales de las plántulas a la hora de entender los procesos de recuperación de ecosistemas. Contrario a nuestros resultados, otros estudios han reportado diferencias ontogenéticas en sus estrategias, pues los adultos son capaces de soportar mayor variación ambiental que las plántulas, por lo que los rasgos de los adultos no reflejan las capacidades de establecimiento de las plántulas, que es mucho más reducido (Grubb, 1977; Norden, 2014; Young, Petersen, & Clary, 2005). Sin embargo, entender los mecanismos que les permiten a las plántulas superar diversos filtros ambientales pueden ayudarnos a comprender los procesos de estructuración de las comunidades (Grubb, 1977; Norden, 2014; Young et al., 2005). No obstante, la mayoría de las especies conservaron las mismas estrategias para la adquisición de recursos durante su ciclo de vida. Las especies que mostraron estrategias adquisitivas en el estadio plántula siguen siendo las más adquisitivas en el estadio árbol y lo mismo ocurre para las estrategias conservativas. Esto puede tener implicaciones importantes en la capacidad de establecimiento de las especies, por tanto no puedan colonizar en diferentes sitios, dado a que no hay cambios en sus estrategias funcionales y no pueden responder de manera distinta a los filtros ambientales que ocurren a lo largo de su ciclo de vida. Esto también muestra que el costo de producir las hojas se mantiene a lo largo del ciclo de vida de las especies, pero la eficiencia de aprovechar los recursos, asociada a CFMS, cambia en el ciclo

de vida de las plantas (H Poorter, Niinemets, Poorter, Wright, & Villar, 2009; Shipley & Vu, 2002).

Los cambios que tienen las plantas durante su ciclo de vida en las estrategias funcionales nos muestran la capacidad que tienen las especies de generar respuestas plásticas a largo y a corto plazo, y eso contribuyen a la habilidad de las especies para ocupar diversos ambientes (Miner, Sultan, Morgan, Padilla, & Relyea, 2005; Sultan, 2000). Aunque este estudio no demostró un cambio ontogenético, se recomienda en próximos trabajos agregar más rasgos para analizar, no solo foliares, sino reproductivos, estructurales y radiculares. Igualmente, se podría visualizar mayores diferencias intraespecíficas e interespecíficas con un aumento en el número de muestras y de especies para analizar. Además, se sugiere que las muestras para plántulas y adultos sean tomadas en el mismo sitio; ya que el hecho de que las muestras de plántulas sean de vivero y los adultos de campo, puede influir en los resultados.

Implicaciones para la restauración

La variabilidad en los rasgos foliares de las especies de los Bosque Secos Tropicales tiene implicaciones para la restauración ecológica. La plasticidad de las hojas y el cambio en el desarrollo de las hojas pueden ayudar a predecir qué especies forestales en el estadio de plántula se desempeñan mejor en distintos hábitats y, por lo tanto, son más adecuadas para proyectos de restauración. Seleccionar especies con rasgos foliares que se asocian con altas tasas de crecimiento y supervivencia en entornos de sucesión temprana (Reich et al. 1999) es mejor para restaurar la diversidad forestal que una selección aleatoria de plantas forestales o pioneros de corta vida (Martínez-Garza y Howe 2003). Estas características ofrecen variables fáciles de medir, que pueden proporcionar criterios para la selección de especies para plantar en proyectos de restauración.

CONCLUSIÓN

Es muy importante conocer cómo las diferentes estrategias funcionales permiten a las especies adquirir los recursos en los bosques secos tropicales, pues este es un conocimiento base que conlleva al planteamiento de estrategias de conservación y restauración ecológica. Aunque las especies no presentan mayor variación y mantengan en el tiempo sus estrategias funcionales y rasgos funcionales foliares, no impide que las especies no respondan ante la heterogeneidad ambiental por sí mismas a lo largo de su ciclo de vida. Son necesarios más estudios que aborden la importancia de la variación ontogenética de los rasgos funcionales que incluyan una mayor

cantidad de especies y más niveles de variación para entender las dinámicas que permiten el establecimiento de los bosques en diferentes escenarios y filtros ambientales.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Fundación Natura por el apoyo brindado y a la Pontificia Universidad Javeriana por permitirme realizar esta investigación en sus instalaciones. A Jose Ignacio Barrera y Beatriz Salgado-Negret por el acompañamiento, orientación y ayuda fundamental que me dedicaron durante este proceso. Por último, a mi familia, mi novio y amigos por alentarme y acompañarme a lo largo de este aprendizaje.

REFERENCIAS

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192-1201.

Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11(7), 36-42.

Blackie, R., Baldauf, C., Gautier, D., Gumbo, D., Kassa, H., Parthasarathy, N., ... Sunderland, T. (2014). Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research. *Cifor*, 2, 38. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.17528/cifor/004408>

Bates, D., Kliegl, R., Vasisht, S., & Baayen, H. (2015). Parsimonious mixed models. arXiv preprint arXiv:1506.04967.

Berdugo-L, M. L. & O. Rangel. (2012). Patrón biotipológico foliar en un gradiente de precipitación en la región Caribe de Colombia. En: J.O. Rangel-Ch., (ed.). *Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia*. 601-651. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Bruijnzeel, L. A., & Veneklaas, E. J. (1998). Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, 79(1), 3-9.

Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Pérez-Rontomé, C., Maestro-Martínez, M., & Montserrat-Martí, G. (1998). Leaf morphology, leaf chemical composition and stem xylem characteristics in two *Pistacia* (Anacardiaceae) species along a climatic gradient. *Flora*, 193(2), 195-202.

Cavaleri, M. A., Oberbauer, S. F., Clark, D. B., Clark, D. A., & Ryan, M. G. (2010). Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest. *Ecology*, 91(6), 1730-1739.

Cornelissen, J. H., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido, M., ... & Cerabolini, B. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *The New Phytologist*, 143(1), 191-200.

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Pausas, J. G. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.

Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A., & Chapin, III, F. S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93(2), 274-285.

Chaturvedi, R. K., A. S. Raghubanshi, y J. S. Singh. 2011. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review. *Journal of Biosciences* 36:963–981.

Chen JW, Zhang Q, Cao KF (2009) Inter-species variation of photosynthesis and hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. *Ecol Res* 24:65–73

Damián, X., Fornoni, J., Domínguez, C. A., & Boege, K. (2018). Ontogenetic changes in the phenotypic integration and modularity of leaf functional traits. *Functional ecology*, 32(2), 234-246.

De Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., ... Lepš, J. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 163–174. <http://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>

Díaz, S., & Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science*, 8(4), 463-474.

Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., ... & Band, S. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304.

Dickson, T. L., & Busby, W. H. (2009). Forb species establishment increases with decreased grass seeding density and with increased forb seeding density in a Northeast Kansas, USA, experimental prairie restoration. *Restoration Ecology*, 17(5), 597-605.

Ellis, C. J. (2009). Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 131-152.

Eamus, D. (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 11–16.

Filella, I., Serrano, L., Serra, J., & Penuelas, J. (1995). Evaluating wheat nitrogen status with canopy reflectance indices and discriminant analysis. *Crop Science*, 35(5), 1400-1405.

Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Queded, H., Grigulis, K., ... & Doležal, J. (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3), 598-611.

Fu PL, Jiang YJ, Ai-Ying W, Brodribb TJ, Zhang JL, Zhu SD, Cao KF (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Ann Bot* 110:189–199

FUNDACIÓN NATURA. (2015). INFORME DE CARACTERIZACIÓN FUNCIONAL. Fundación Natura - Emgesa.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Neill, C. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

Gitay, H., Noble, I. R., & Connell, J. H. (1999). Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 641-650.

Gillespie, T. W., Lipkin, B., Sullivan, L., Benowitz, D. R., Pau, S., & Keppel, G. (2012). The rarest and least protected forests in biodiversity hotspots. *Biodiversity and Conservation*, 21(14), 3597–3611. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0384-1>

Givnish, T. J. (1979). On the adaptive significance of leaf form. In 'Topics in Plant Population Biology'. Eds O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson and P. H. Raven, pp. 375-407. Columbia University Press: New York.

Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. H. C., Rorison, I. H., ... & Booth, R. E. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259-281.

Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.

Herault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., ... & Baraloto, C. (2011). Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of ecology*, 99(6), 1431-1440.

Ishida, A., Diloksumpun, S., Ladpala, P., Staporn, D., Panuthai, S., Gamo, M., Yazaki, K., Ishizuka, M. & Puangchit, L. (2006) Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. *Tree Physiology*, 26, 643–656.

Kitajima, K., & Poorter, L. (2010). Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New phytologist*, 186(3), 708-721.

Lal, C.B., Annapurna, C., Raghubanshi, A.S. & Singh, J.S. (2001) Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany*, 79, 1066–1075.

Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., ... & Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211-1216.

Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96(5), 1242-1252.

Lane, D. R., D.P. Coffin & W. K. Lauenroth. (2000). Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* 11(3): 359–368.

Martínez-Garza, C., Bongers, F., & Poorter, L. (2003). Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures?. *Forest Ecology and Management*, 303, 35-45.

Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees*, 27(3), 745-754.

Mediavilla, S., Herranz, M., González-Zurdo, P., & Escudero, A. (2014). Ontogenetic transition in leaf traits: a new cost associated with the increase in leaf longevity. *Journal of Plant Ecology*, 7(6), 567-575.

Mitchell, R. M., & Bakker, J. D. (2014). Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *Hypochaeris radicata*. *PloS one*, 9.

Miles, L., Newton C., A., DeFries S., R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon E., J. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 35(1), 1–21. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01797.x>

Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 685-692.

Mooney, H.A. & Dunn, E.L. (1970) Photosynthetic systems of Mediterranean climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist*, 104, 447–453.

Negret, B. E. S. (Ed.). (2016). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological monographs*, 76(4), 521-547.

Norden, N. (2014). De porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia forestal*, 17(2), 247-261.

Ostertag, R., Warman, L., Cordell, S., & Vitousek, P. M. (2015). Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*. 52 (4): 805-809, 52(4), 805-809.

Pennington, R.T. 2012. Prólogo. *Biota Colombiana* 13: 3–4.

Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Gamier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., ... & van Bodegom, P. M. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31(2), 444-457.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., & Cerabolini, B. E. (2013). Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 27(4), 1002-1010.

Pizano, C., Isaacs, P., Norden, N., Nieto, J., Torres, A., Franke, R., ... Aguirre, J. (2016). Bosques secos de Colombia.

Poorter, H., & Bergkotte, M. (1992). Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment*, 15(2), 221-229.

Poorter, L. (2007). Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both?. *The American Naturalist*, 169(4), 433-442.

Poorter, L., y L. Markesteijn. 2007. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321–331.

Powers, J. S., & Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927-936.

Phillips NG Buckley TN Tissue DT (2008) Capacity of old trees to respond to environmental change. *J Integr Plant Biol* 50:1355–64.

Prior, L.D., Eamus, D. & Bowman, D.M.J.S. (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, 17, 504–515.

Rangel-CH, J. O., C. Delgado & J. Uribe. (1986). Aspectos Biotipológicos y Morfoecológicos de la vegetación en Gorgona. Págs. 152-169 en: Aguirre-C & J. O. Rangel-Ch. (eds), *Biota y ecosistemas de Gorgona*. Fondo FEN-Colombia: Bogotá.

Rijkers, T., Pons, T. L., & Bongers, F. (2000). The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14(1), 77-86.

Roche, P., Díaz-Burlinson, N., & Gachet, S. (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable?. *Plant Ecology*, 174(1), 37-48.

Royer DL, Wilf P, Janesko Da, Kowalski Ea, Dilcher DL. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92: 1141–1151.

Ryan MG Binkley D Fownes JH (1997) Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Adv Ecol Res* 27:213–62.

Salgado-Negret, B., Canessa, R., Valladares, F., Armesto, J. J., & Pérez, F. (2015). Functional traits variation explains the distribution of *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) in pronounced moisture gradients within fog-dependent forest fragments. *Frontiers in Plant Science*, 6(July), 511. <http://doi.org/10.3389/fpls.2015.00511>

Semenova, G. V., & van der Maarel, E. (2000). Plant functional types—a strategic perspective. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 917-922.

Siefert, A., Fridley, J. D., & Ritchie, M. E. (2014). Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter?. *PLoS one*, 9(10), e111189.

Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, 5(12), 537-542.

Strauss-Debenedetti, S., Bazzaz, F. A., Mulkey, S. S., Chazdon, R. L., & Smith, A. P. (1996). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*.

Sterck FL, Markesteijn L, Schieving F, Poorter L (2011) Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:20627–20632

Spasojevic, M. J., Yablon, E. A., Oberle, B., & Myers, J. A. (2014). Ontogenetic trait variation influences tree community assembly across environmental gradients. *Ecosphere*, 5(10), 1-20.

Shipley, B. (1995). Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology*, 312-319.

Shiple, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., & Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180(4), 923-931.

Thomas, S. C., & Bazzaz, F. A. (1999). Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, 80(5), 1607-1622.

Thomas, S. C., & Winner, W. E. (2002). Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree physiology*, 22(2-3), 117-127.

Thuiller, W. (2004). Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10(12), 2020-2027.

Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F., & Marañón, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 191-227.

Walter, H. (1973). *Die Vegetation der Erder in okophysiologischer Betrachtung*. Band 13rd de Fischer, Stuttgart, 743 p.

Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science*, 10(5), 609-620.

Werker, E. (2000). Trichome diversity and development.

Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*, 143(1), 155-162.

Winn, A. A. (1996). Adaptation to fine-grained environmental variation: an analysis of within-individual leaf variation in an annual plant. *Evolution*, 50(3), 1111-1118.

Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high and low nutrient habitats. *Funct. Ecol.* 15:423-34.

Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17(2-3), 119-131

Young, T. P., Petersen, D. A., & Clary, J. J. (2005). The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters*, 8(6), 662-673.

Zuñiga, E., A. Sánchez-González & D. Granados. 2009. Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm., en el Parque Nacional los Mármoles, Hidalgo, México. *Biología Tropical* 57 (1-2): 235-256.