



1  
2  
3  
4  
5 **Pontificia Universidad Javeriana**  
6 **Facultad de Estudios Ambientales y Rurales**  
7 **Carrera de Ecología**  
8  
9  
10  
11  
12

13 **CAMBIOS EN LAS ESTRATEGIAS FUNCIONALES DE ESPECIES DE**  
14 **ÁRBOLES TÍPICAS DE UN BOSQUE ALTO-ANDINO A LO LARGO DEL**  
15 **CICLO DE VIDA Y SUS IMPLICACIONES PARA LA REGENERACIÓN**

16  
17  
18  
19  
20 **Trabajo de Grado para optar por el título de**  
21 **Ecólogo**  
22  
23  
24  
25

26 **Autor: Juan Sebastián Páez Guerrero**  
27 **Directora: Natalia Norden Medina Ph. D**  
28 **Co-directora: Ana Belén Hurtado-Martilletti M. Sc.**  
29  
30  
31

32 **Bogotá, D.C. 2016**  
33  
34  
35  
36  
37

38 **Título:**

39 Cambios en las estrategias funcionales de especies de árboles típicas de un bosque alto-  
40 andino a lo largo del ciclo de vida y sus implicaciones para la regeneración

41 **Pregunta general:**

42 ¿Cuál es la influencia de los cambios en las estrategias funcionales de especies de  
43 árboles alto-andinos a lo largo de su ciclo de vida en la regeneración de bosques?

44 **Preguntas específicas:**

45 ¿Cuáles son las estrategias funcionales que tienen 10 especies de plántulas para  
46 regenerar en un bosque alto-andino?

47 ¿Cómo cambian las estrategias funcionales para la adquisición de los recursos de las 10  
48 especies de árboles alto-andinos entre diferentes estadios del ciclo de vida (plántulas vs.  
49 adultos)?

50 ¿Cuál es la importancia relativa de las distintas fuentes de variación en los rasgos  
51 funcionales en las 10 especies de árboles alto-andinos?

52

53 **Objetivo general:**

54 Evaluar la importancia de la variación en las estrategias funcionales para la  
55 regeneración de 10 especies de árboles típicos de bosques altoandinos

56 **Objetivos específicos:**

57 Determinar cuáles son las estrategias funcionales que tienen las plántulas de 10 especies  
58 de árboles típicos de bosques alto-andinos.

59 Evaluar los cambios de las estrategias funcionales en la adquisición de recursos a través  
60 de estadios de vida de 10 especies de árboles típicos de bosques alto-andinos.

61 Evaluar la importancia relativa de las diferentes fuentes de variación en los rasgos  
62 funcionales teniendo en cuenta la ontogenia en 10 especies de árboles típicos de bosques  
63 alto-andinos.

64 **Hipótesis:**

65 Las estrategias funcionales en plántulas dividen claramente las especies en dos grupos,  
66 de estrategias adquisitivas y conservativas.

67 Las estrategias funcionales de las plantas cambian en los diferentes estadios de vida.

68 El cambio de los rasgos funcionales a nivel intraespecífico (dentro de la misma especie  
69 y entre estadios ontogenéticos) resulta una importante fuente de variación.

70 **CAMBIOS EN LAS ESTRATEGIAS FUNCIONALES DE**  
71 **ESPECIES DE ÁRBOLES TÍPICAS DE UN BOSQUE**  
72 **ALTO-ANDINO A LO LARGO DEL CICLO DE VIDA Y**  
73 **SUS IMPLICACIONES PARA LA REGENERACIÓN.**

74

75

76

77

78 **Juan Sebastián Páez-Guerrero<sup>a</sup>, Ana Belén Hurtado-Martilleti<sup>a</sup>**

79 **Beatriz Salgado-Negret<sup>b</sup>, Natalia Norden<sup>b</sup>**

80 <sup>a</sup> Departamento de Ecología y Territorio, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C.,

81 Colombia

82 <sup>b</sup> Programa Ciencias de la Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos

83 Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia

84 \* [jpaezg@javeriana.edu.co](mailto:jpaezg@javeriana.edu.co)

85

86

87

**88 Resumen:**

- 89 **1.** La regeneración natural es un proceso fundamental que estructura las  
90 comunidades de plantas (Grubb, 1977; Norden, 2014) por lo que las especies  
91 deben tener estrategias que les permitan superar los diferentes filtros ambientales  
92 que se dan en este proceso. Nosotros evaluamos la importancia de la variación en  
93 las estrategias funcionales de 10 especies de árboles típicas de bosques  
94 altoandinos para la regeneración.
- 95 **2.** Por medio de un muestreo aleatorio de rasgos funcionales en dos estadios de vida  
96 de especies de árboles alto-andinos (plántulas y adultos) en bordes de camino de  
97 la Reserva Biológica El Encenillo pudimos obtener información detallada sobre  
98 la variación de las estrategias funcionales que permiten a las especies regenerar.
- 99 **3.** Nuestros resultados muestran que la forma en que las plantas asignan sus recursos  
100 dentro de sus órganos y entre órganos hace que la clasificación entre especies con  
101 estrategias adquisitivas y conservativas no sea clara.
- 102 **4.** Los rangos de los rasgos funcionales de Área Foliar Especifica y Densidad de  
103 Madera se mantuvieron entre plántulas y adultos, pues se obtuvo una relación  
104 significativamente positiva entre los rasgos de plántulas con los adultos para  
105 Densidad de Madera y Área Foliar Especifica. Para Contenido Foliar de Materia  
106 Seca esta tendencia no fue significativa.
- 107 **5.** Nuestros resultados muestran que la ontogenia es una importante fuente de  
108 variación en los rasgos medidos de diez especies de árboles. Para todos los rasgos,  
109 la ontogenia representó aproximadamente un tercio de la variación en los rasgos  
110 funcionales.

111       6. Nuestros resultados resaltan la importancia de entender la influencia de la  
112            variación intra- e interespecifica en la regeneración, pues permite comprender la  
113            forma que las especies se establecen en los bosques

114       7. Son necesarios más estudios que aborden la importancia de la variación  
115            ontogenética de los rasgos funcionales que incluyan una mayor cantidad de  
116            especies y más niveles de variación para entender las dinámicas que permiten la  
117            regeneración de los bosques.

118

### 119 **Introducción:**

120 La regeneración natural de los bosques es un proceso de alto interés para la conservación,  
121 pues permite la renovación de individuos en el bosque y da continuidad a las especies que  
122 estructuran las comunidades de plantas (Grubb, 1977; Norden, 2014). Este proceso ocurre  
123 en varias fases que van desde la producción y dispersión de las semillas hasta la  
124 germinación y establecimiento de las plántulas. En cada fase, las especies deben tener una  
125 serie de estrategias, que les permitan enfrentar diferentes filtros ambientales que controlan  
126 tanto su demografía como su distribución espacial en la comunidad (Grubb, 1977;  
127 Norden, 2014).

128       Las especies responden a la heterogeneidad espacial de las condiciones y recursos  
129       ambientales mediante diferentes estrategias que posibilitan su supervivencia y  
130       crecimiento a lo largo de su ciclo de vida (Grubb, 1977; Hubbell, 2005; Norden, 2014;  
131       Silvertown, 2004). Entender la forma en que las especies elaboran diferentes estrategias  
132       para optimizar su desempeño ecológico en distintos hábitats, requiere de una  
133       aproximación mecanicista sobre la forma en que los diferentes atributos funcionales de  
134       las especies les permiten aprovechar los recursos y responder a los cambios ambientales  
135       (Salgado-Negret, 2016; Shipley et al., 2016). Las estrategias que tienen las especies para

136 responder a la heterogeneidad ambiental dependen de diferentes compromisos entre  
137 atributos funcionales y de las presiones de selección a las que se han expuesto las especies  
138 (Salgado-Negret, 2016; Shipley et al., 2016). El ejemplo más notorio de cómo diferentes  
139 compromisos entre los atributos resultan en estrategias que mejoran la probabilidad de  
140 supervivencia de las plantas, es el de las especies heliófilas y las especies tolerantes a la  
141 sombra (Kobe, Pacala, Silander, & Canham, 1995). Estas especies reflejan una fuerte  
142 diferenciación de nichos entre especies capaces de establecerse y crecer en altas  
143 condiciones lumínicas vs. especies capaces de establecerse y sobrevivir en el sotobosque  
144 (Kobe et al., 1995). Por ejemplo, las especies capaces de establecerse en sitios con poca  
145 disponibilidad de luz se caracterizan por presentar una alta densidad de madera, gran  
146 longevidad y una alta resistencia a herbívoros y patógenos pero con tienen una baja  
147 capacidad de dispersión y lentas tasas de crecimiento (Hubbell, 2005). Estas  
148 características les confieren una gran ventaja competitiva en ambientes donde los recursos  
149 son escasos, resistiendo así a condiciones de alto estrés ambiental (Kobe et al., 1995). Las  
150 especies heliófilas, al contrario, solo pueden establecerse en sitios donde hay buena  
151 disponibilidad de luz, y se caracterizan por su gran capacidad de dispersión y altas tasas  
152 de crecimiento debido a sus bajas densidades de madera, ciclos de vida cortos y baja  
153 resistencia a los herbívoros y patógenos (Hubbell, 2005). Esto les permite colonizar claros  
154 y crecer en poco tiempo para alcanzar los estratos más altos de los bosques, siendo esto  
155 una ventaja competitiva para adquirir rápidamente recursos (Kobe et al., 1995).

156 Las estrategias de especies tolerantes a la sombra y de especies heliófilas muestran  
157 cómo existen diferentes compromisos entre rasgos funcionales, que permiten agrupar a  
158 las especies en tipos funcionales que reflejan la partición de recursos de la planta (Albert  
159 et al., 2010; Pierce, Brusa, Vagge, & Cerabolini, 2013; Salgado-Negret, 2016). Los  
160 atributos funcionales de las especies reflejan la forma en que se da la partición de recursos

161 que maximiza su desempeño ecológico, esta partición ocurre a nivel de toda la planta y a  
162 nivel de sus órganos, revelando la forma en que las especies adquieren recursos (Albert  
163 et al., 2010; Pierce et al., 2013; Salgado-Negret, 2016). Por un lado, existen estrategias  
164 adquisitivas que se enfocan en optimizar la tasa fotosintética mediante altos valores de  
165 área foliar específica y bajos contenidos foliares de materia seca, lo cual disminuye los  
166 costos de producción de hojas y permite tener altas tasas de crecimiento y adquisición de  
167 recursos, dominando en suelos fértiles (Albert et al., 2010; Pierce et al., 2013; Salgado-  
168 Negret, 2016). Por otro lado, existen estrategias conservativas que privilegian la  
169 conservación de los recursos para tolerar mejor las condiciones de estrés, así, se  
170 caracterizan por bajos valores de área foliar específica y altos contenidos foliares de  
171 materia seca generando hojas con tejidos densos y bajas tasas de crecimiento, que  
172 permiten su desarrollo en suelos poco fértiles (Albert et al., 2010; Pierce et al., 2013;  
173 Salgado-Negret, 2016).

174 Las especies se enfrentan a diferentes filtros ambientales a lo largo de su ciclo de  
175 vida, por lo que los requerimientos específicos de las especies o sus estrategias para  
176 enfrentar el entorno ambiental podrían cambiar (Poorter, 2007; Spasojevic, Yablon,  
177 Oberle, & Myers, 2014). Por ejemplo, las plántulas deben enfrentarse a presiones por  
178 factores abióticos que limitan su captación de recursos y afectan su capacidad de  
179 establecimiento en el bosque, como la luz y la calidad de los suelos, por lo que la partición  
180 de recursos en sus órganos adquiere especial relevancia en la adquisición de los recursos  
181 (Poorter, 2007; Spasojevic et al., 2014). Además, deben enfrentarse a presiones bióticas  
182 tales como la herbivoría, por lo que las plántulas deben tener estrategias que les permitan  
183 aumentar su ganancia de carbono para construir tejidos y superar sus filtros ambientales  
184 (Poorter, 2007; Spasojevic et al., 2014). A medida que las plantas crecen, la competencia  
185 por la luz con otros miembros de la comunidad aumenta hasta que las plantas llegan al

186 dosel, en donde la competencia por este recurso disminuye y las limitantes abióticas por  
187 los recursos del suelo adquieren una mayor importancia (Poorter, 2007; Spasojevic et al.,  
188 2014). Así mismo, los daños estructurales por herbivoría se vuelven menos importantes  
189 pues la planta establecida ha generado diferentes mecanismos de defensa que les permiten  
190 resistir (Poorter, 2007; Spasojevic et al., 2014).

191 Dado que el proceso de regeneración tiene efectos duraderos en la estructuración  
192 de comunidades (Poorter, 2007), es fundamental examinar cuáles son las estrategias  
193 funcionales de las plántulas y cómo estas cambian a lo largo del ciclo de vida de las  
194 plantas permitiéndoles regenerar en los ecosistemas de bosques altoandinos. Si una  
195 misma especie puede cambiar los valores de sus rasgos funcionales entre distintos  
196 estadios del ciclo de vida, también puede haber una variabilidad intra-específica en un  
197 mismo estadio del ciclo de vida y esta puede tener una importante incidencia en la  
198 regeneración de los bosques.

199 En este trabajo hemos querido evaluar cómo varían las estrategias funcionales de  
200 las especies en diferentes estadios del ciclo de vida de las plantas para diez especies de  
201 árboles que se encuentran comúnmente en los bosques alto-andinos de la Cordillera  
202 Oriental. Así que, evaluamos la variabilidad inter- e intra-específica en los valores de  
203 rasgos funcionales de estas diez especies en los estadios de plántula y árbol. Más  
204 específicamente nos preguntamos: (1) ¿Cuáles son las estrategias funcionales que tienen  
205 10 especies de plántulas para regenerar en un bosque alto-andino? Esperando que las  
206 estrategias funcionales dividan claramente a las especies en dos grupos, de estrategias  
207 adquisitivas y conservativas; (2) ¿Cómo cambian las estrategias funcionales para la  
208 adquisición de los recursos de las 10 especies de árboles alto-andinos entre diferentes  
209 estadios del ciclo de vida (plántulas vs. adultos)? , y (3) ¿Cuál es la importancia relativa



210 de las distintas fuentes de variación en los rasgos funcionales en las 10 especies de árboles  
211 alto-andinos?

## 212 **Materiales y métodos**

### 213 *Sitio de estudio*

214 Este estudio se realizó en la reserva biológica El Encenillo, ubicada en la cordillera  
215 Oriental de los Andes colombianos, en una elevación de 2.800 a 3.200 msnm, en el  
216 municipio de Guasca, departamento de Cundinamarca (04° 48' N, 73° 55' W) (Fundación  
217 Natura-Colombia, 2016). El ecosistema corresponde a un bosque nublado de alta montaña  
218 según la clasificación de Bruijnzeel (2010) (Ver anexos). Se presentan dos máximos de  
219 precipitación en los meses de marzo - mayo, y octubre – diciembre, con una precipitación  
220 media anual que varía entre 750 y 950 mm y una temperatura anual que oscila entre 4 y  
221 21°C (Fundación Natura-Colombia, 2016). La reserva cuenta con una extensión total de  
222 195 ha, de las cuales 135 ha presentan una cobertura boscosa (Fundación Natura-  
223 Colombia, 2016). Los géneros de plantas leñosas que dominan las coberturas vegetales  
224 son *Weinmannia*, *Macleania*, *Gaiadendron* y *Diplostephium* para árboles y *Ageratina*,  
225 *Miconia* y *Macleania* para arbustos (Amaya-Villarreal & Renjifo, 2010; Norden, Hurtado  
226 & Posada, datos sin publicar).

### 227 *Selección de especies*

228 Seleccionamos 10 especies que según un muestreo local (Hurtado & Norden, datos sin  
229 publicar) son consideradas abundantes, por su densidad de tallos en los estados de  
230 plántulas y adultos, facilitando la obtención de información de acuerdo al tipo de  
231 estrategia de muestreo seguida en este estudio. Aunque el rango altitudinal de distribución  
232 de algunas especies no está restringido a bosques nublados de alta montaña, las especies  
233 seleccionadas nos permiten analizar las diferentes estrategias funcionales que tienen las  
234 plantas para regenerar en bosques nublados de alta montaña, así como identificar

235 estrategias comunes para platas que regeneran en estos ecosistemas. Estas especies  
236 fueron: *Cavendishia bracteata* (cavbra), *Drimys granadensis* (drigra), *Gaiadendron*  
237 *tagua* (gaitag), *Miconia ligustrina* (miclig), *Myrsine coriacea* (myrcor), *Myrsine*  
238 *dependens* (myrdep), *Oreopanax floribundum* (oreflo), *Rhamnus goudotiana* (rhagou),  
239 *Viburnum triphyllum* (vibri) y *Weinmannia tomentosa* (weitom).

#### 240 *Estrategia de muestreo*

241 Se realizó un muestreo aleatorio en bordes de camino para capturar la mayor variabilidad  
242 intraespecífica posible, como es recomendado por De Bello et al., (2011). Se colectaron  
243 de 10 a 15 individuos sanos, sin huellas de ataques por herbivoría o patógenos, de cada  
244 especie en dos estadios ontogenéticos distintos (plántulas y adultos). Dado que la biomasa  
245 de las plántulas tiene influencia directa sobre la variabilidad de los rasgos funcionales  
246 (Poorter & Markesteijn, 2007) controlamos su efecto colectando individuos con alturas  
247 de entre 6,5 cm y 22 cm, que demostraran un desarrollo completo de sus hojas.

248 Se registró la exposición de las plántulas a la luz, de acuerdo con la clasificación  
249 utilizada por Poorter (2007), dividida en cinco niveles de exposición de acuerdo a la  
250 incidencia de luz en la corona de la planta. Se colectaron individuos que estuvieran bajo  
251 condiciones de buena exposición solar, considerados los niveles 3, 4 y 5 en donde hay  
252 exposición parcial o total de la corona a la luz (Ver anexos). Se colectaron plántulas que  
253 no se encontraran en terrenos inclinados debido a que el grado de inclinación del terreno  
254 tiene incidencia en los niveles de humedad del suelo y puede representar cambios en los  
255 filtros ambientales a los que se enfrentan las plantas, generando variaciones en sus  
256 estrategias funcionales (Ver anexos) (Bruijnzeel, Mulligan, & Scatena, 2011; de Bello et  
257 al., 2013; Salgado-Negret, Canessa, Valladares, Armesto, & Pérez, 2015)

258 Para los adultos, se realizaron colectas de material vegetal en 10 individuos con al  
259 menos 10 cm de DAP para cada especie, verificando que los individuos presentaran

260 floración o vestigios de floración para corroborar que estuvieran en su etapa adulta. Se  
261 tomaron muestras de las ramas con mayor exposición a la luz y que no mostraran signos  
262 de herbivoría o patógenos.

263 *Medición de rasgos*

264 *Plántulas*

265 Siguiendo los protocolos propuestos por Pérez-Harguindeguy et al., 2013; L. Poorter &  
266 Markesteijn, 2007 y Salgado-Negret, 2016, para las plántulas, cada individuo fue  
267 separado en raíces, tallo y hojas registrando su peso fresco y seco. En el caso de las hojas  
268 se colectaron cinco hojas que se utilizaron para la medición de rasgos, y el material  
269 restante se utilizó para el cálculo de la biomasa, que es la sumatoria de todos los valores  
270 de pesos secos de las diferentes partes de la planta (1) (BIOMSA gr). Se seleccionaron  
271 cinco hojas a las cuales les fue medida el área foliar (2) (AF, mm<sup>2</sup>), que representa el área  
272 que ocupa la lámina foliar proyectada y su valor indica la eficiencia de la planta para  
273 interceptar la radiación solar. Su valor también tiene importantes implicaciones en la  
274 partición de recursos del carbono en la hoja y el balance hídrico de las plantas. Se calculó  
275 el contenido foliar de materia seca como la relación entre el peso seco y el fresco de cada  
276 hoja (3) (CFMS, mg gr<sup>-1</sup>). Valores altos de este rasgo se relacionan con una alta densidad  
277 de los tejidos foliares, inversión en defensas estructurales y bajas tasas de descomposición  
278 de la hojarasca. Se calculó el área foliar específica como la relación entre el área foliar y  
279 el peso seco de la hoja (4) (AFE, cm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>), este rasgo es clave en la partición de recursos  
280 en la hoja e indica el costo de construir un mm<sup>2</sup> de área foliar.

281 Para las raíces se calculó la longitud radicular específica como la relación entre la  
282 longitud máxima de la raíz y el peso seco de la raíz (5) (LRE, cm gr<sup>2</sup>). Plantas con valores  
283 altos de LRE despliegan mayor superficie de absorción por unidad de masa seca invertida  
284 y se considera que presentan mayores tasas potenciales de absorción de agua y nutrientes,

285 menor vida útil y tasa de crecimiento superior a plantas de baja LRE. Se calculó el  
286 contenido radicular de materia seca como la relación entre el peso seco de la raíz y el peso  
287 fresco de la raíz (6) (CRMS,  $\text{mg gr}^{-1}$ ), altos valores de este rasgo están relacionados con  
288 una alta densidad de los tejidos radiculares e inversión en defensas estructurales, pero con  
289 bajas tasas de descomposición del tejido en el suelo. También se estimó la densidad del  
290 tallo dada por la relación entre el peso seco del tallo y el volumen del mismo (7) (DM,  $\text{gr}$   
291  $\text{cm}^{-3}$ ). Este rasgo es un indicador de la vulnerabilidad del tallo a la cavitación, por lo tanto,  
292 altos valores están relacionados con una mayor resistencia a la ruptura y con tasas  
293 demográficas de menor crecimiento y mortalidad. Utilizamos la información de la  
294 biomasa y los pesos secos de cada una de las partes de la planta que obtuvimos, para  
295 estimar la fracción de masa de cada una de las partes como la relación entre el peso seco  
296 de cada parte de la planta (hoja, tallo y raíz) y la biomasa (8, 9, 10) (FMH, FMT y FMR,  
297  $\text{gr gr}^{-1}$ ). Estos rasgos representan la partición de recursos de la planta a cada una de sus  
298 partes.

#### 299 *Adultos*

300 En adultos se estimaron de igual forma los rasgos foliares (CFMS, AFE y AF) para las  
301 cinco hojas seleccionadas en diez individuos de cada especie, y se calculó la densidad de  
302 madera en ramas como la relación entre el peso seco del fragmento de madera de 2cm y  
303 su volumen.

#### 304 *Análisis estadístico*

305 *¿Cuáles son las estrategias funcionales que tienen las especies de plántulas para*  
306 *regenerar en un bosque alto-andino?*

307 Para determinar las estrategias funcionales de las plántulas se realizó un análisis de  
308 componentes principales (PCA), que permite ver los diferentes compromisos entre rasgos  
309 funcionales. Se incluyeron todos los rasgos funcionales medidos en las plántulas como

310 variables descriptivas de las diferentes especies. Se excluyeron los valores de FMT, AF  
311 y BIOMASA pues estos pueden generar ruido a la hora de determinar las diferentes  
312 estrategias funcionales al igualar el número de individuos analizados con el número de  
313 variables descriptivas. Se utilizaron los promedios de los rasgos de todas las especies  
314 como variables continuas.

315 *¿Cómo cambian las estrategias funcionales para la adquisición de los recursos de las*  
316 *especies de árboles alto-andinos entre diferentes estadios del ciclo de vida (plántulas vs.*  
317 *adultos)?*

318 Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre los rasgos que fueron medidos en  
319 los dos estadios de vida (plántulas y adultos) y que representan el manejo de los recursos  
320 dentro de la planta (AFE, CFMS y DM). La línea de relación 1 a 1 de este análisis indica  
321 que los valores de los rasgos no cambian en a través de los estadios de vida, mientras que  
322 valores por encima de 1 muestran que las especies presentan un cambio en el valor de los  
323 rasgos, siendo más altos en el estadio adulto que en los estadios tempranos. Valores por  
324 debajo de 1 representan el patrón inverso. En los anexos también se presentan una serie  
325 de medidas de tendencia central, así como también múltiples pruebas T de Welch's, para  
326 verificar diferencias entre estadios en los valores de los rasgos.

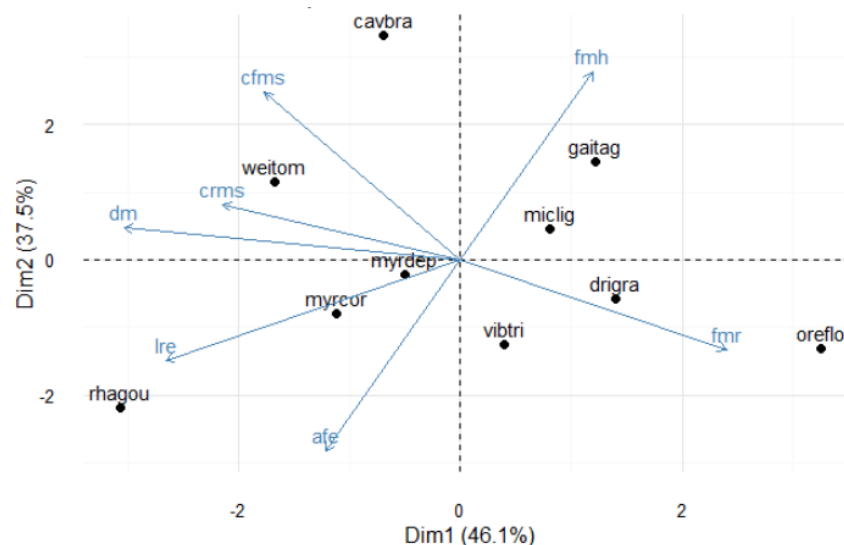
327 *¿Cuál es la importancia relativa de las distintas fuentes de variación en los rasgos*  
328 *funcionales?*

329 Se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) anidado separado para cada uno de los  
330 rasgos analizados en la correlación (AFE, CFMS y DM). Se incluyó la ontogenia como  
331 un factor fijo y a las especies como un factor fijo anidado dentro de la ontogenia. Se  
332 realizó un análisis de partición de la varianza a partir de la suma de cuadrados con la que  
333 se calculó el porcentaje de variación explicada por cada uno de los factores, contando la

334 variación explicada por el error como la variación dada por diferencias entre los  
 335 individuos de las especies.

336 Todos los análisis estadísticos se realizaron usando el programa R versión 3.3.1 (Equipo  
 337 desarrollador del 2016) usando los paquetes estadísticos factoextra (Kassambara &  
 338 Mundt, 2016)

### 339 **Resultados**



**Figura 1:** Análisis de componentes principales (PCA) de los valores promedio de los rasgos de las plántulas por especie. Los porcentajes de variación explicada por los dos primeros ejes del PCA se incluyen en la gráfica. Los nombres de las especies están representados por los códigos descritos en el texto.

340

#### 341 *Estrategias funcionales de las plántulas*

342 La Figura 1 presenta el PCA realizado para determinar las estrategias funcionales de las  
 343 plántulas. Los dos primeros ejes de ordenación explican un 83.69% de la variación en los  
 344 rasgos. Las variables relacionadas con rasgos de la raíz, la calidad de los tejidos del tallo  
 345 y la repartición de recursos de la planta para la raíz hicieron una mayor contribución a la  
 346 construcción de la primera dimensión (DM 28.16%, LRE 21.66%, FMR 17.61% y CRMS  
 347 14.06%). Las variables relacionadas con la asignación de recursos en las hojas y la  
 348 repartición de biomasa de la planta para las hojas hicieron una mayor contribución a la

349 construcción de la segunda dimensión del PCA (AFE 29.94%, FMH 28.82% y CFMS  
350 23.03%). Sin embargo, el contenido radicular de materia seca (CRMS) se ve mejor  
351 representado en la tercera dimensión del PCA, pues tiene un mayor aporte a la construcción  
352 de esta (72.06%).

353 Las especies que presentan estrategias más contrastantes son *Oreopanax floribundum*,  
354 *Rhamnus goudotiana* y *Cavendishia bracteata*. *Oreopanax floribundum* y *Rhamnus*  
355 *goudotiana* son las especies que más aportan a la construcción del primer eje,  
356 diferenciándose por sus estrategias en la raíz. Por otro lado, *Cavendishia bracteata* aportó  
357 en mayor medida a la construcción del segundo eje de ordenación diferenciándose por  
358 sus altos contenidos foliares de materia seca y una gran asignación de biomasa para las  
359 hojas.

360 Se evidencia que la densidad de madera (DM), el contenido radicular de materia  
361 seca (CRMS) y el contenido foliar de materia seca (CFMS) son rasgos relacionados  
362 positivamente entre sí, mientras que la fracción de masa de la raíz (FMR) está  
363 negativamente relacionada con estas variables (Figura 1). Se evidencia también un  
364 segundo grupo de variables relacionado positivamente entre sí, donde se encuentra la  
365 longitud radicular específica (LRE) y área foliar específica (AFE), mientras que la  
366 fracción de masa de la hoja (FMH) está negativamente relacionada con este grupo de  
367 variables (Figura 1).

368 Encontramos especies que asignan gran cantidad de su biomasa a la formación de  
369 hojas, por encima a la inversión en formación de tejidos de raíz y tallo, como *Cavendishia*  
370 *bracteata*. Estas especies presentan una baja LRE y un alto CRMS, además presentan una  
371 estrategia conservativa en sus hojas (bajo AFE, alto CFMS y alta DM). Por otro lado,  
372 observamos especies que muestran una clara estrategia adquisitiva, como es el caso de  
373 *Oreopanax floribundum*, quien asignó la mayoría de su biomasa a las raíces, sacrificando

374 la inversión de recursos en tejidos de las hojas y el tallo. Estas especies una alta LRE una  
 375 baja DM, y baja CRMS además estas especies presentan baja AFE. Finalmente se  
 376 observan especies que no asignan recursos de su biomasa ni a las raíces ni a las hojas, por  
 377 lo que deben asignarla a su tallo, como *Rhamnus goudotiana*. Estas especies, tienen altos  
 378 valores de AFE y LRE A su vez estas especies tienen tejidos con alta CRMS y DM, pero  
 379 valores intermedios de CFMS.

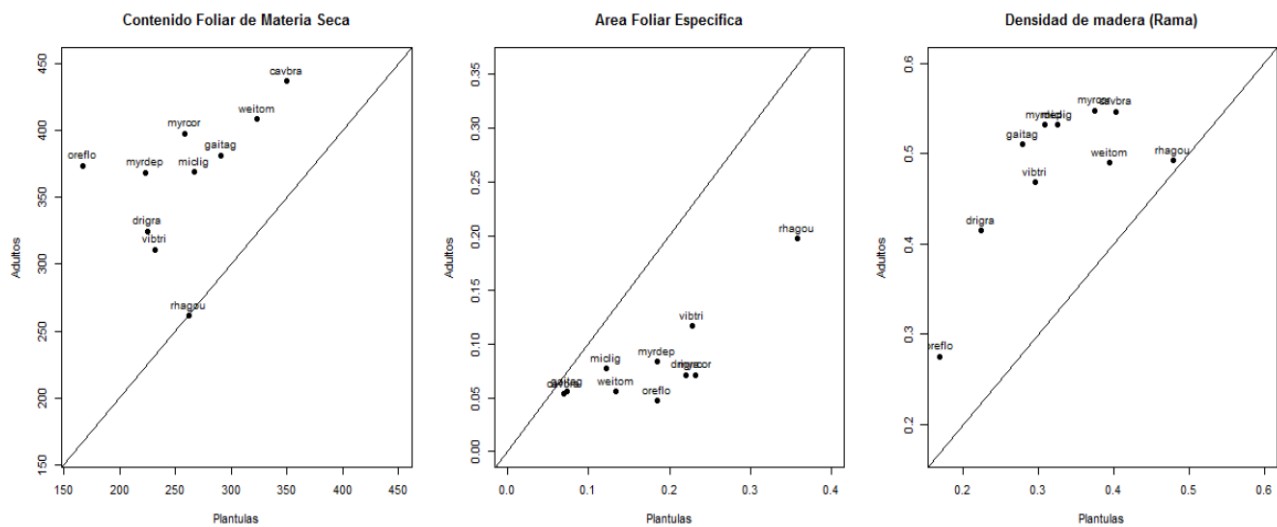


Figura 2: Diagramas de dispersión que muestran las correlaciones de Pearson de los rasgos entre estadíos ontogenéticos. Los nombres de las especies están representados por los códigos descritos en el texto.

380

381 *Cambio en las estrategias funcionales entre estadíos plántula-árbol*

382

Correlación de Pearson				
	T	Df	Correlación	Valor-p
<b>CFMS</b>	1,504	8,000	0,470	0,171
<b>AFE</b>	3,952	8,000	0,813	0,004*
<b>DM</b>	2,772	8,000	0,700	0,024*

**Tabla 1:** Resultados de las correlaciones de Pearson para los diferentes rasgos. Los asteriscos resaltan las correlaciones significativas con un 95% de confiabilidad.

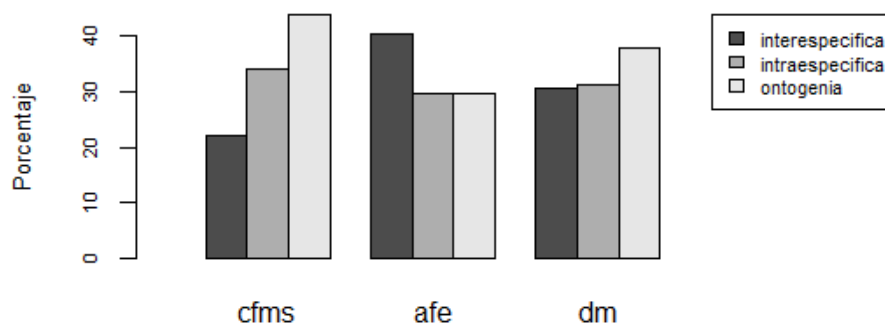
383



384 Las correlaciones entre los rasgos presentan una tendencia positiva en todos los casos  
 385 (Figura 2). Para el contenido foliar de materia seca (CFMS) ninguna de las correlaciones  
 386 fue significativa. En el caso de la correlación de Pearson (Figura 2) puede ser debido a  
 387 que *Rhamnus goudotiana* mantiene sus valores promedio a lo largo del tiempo, sin  
 388 embargo las demás especies muestran un cambio de estrategias adquisitivas en plántulas  
 389 a estrategias conservativas en adultos dado que los valores están por encima de la línea  
 390 1:1. Para área foliar específica (AFE) la correlación fue significativa (Tabla 1),  
 391 evidenciando que los rangos de este rasgo se mantienen en el tiempo y que hay un cambio  
 392 ontogenético en este rasgo, presentando un cambio de estrategias adquisitivas en plántulas  
 393 a conservativas en adultos.

394 En el caso de la densidad de madera (DM) de las ramas la correlación de Pearson  
 395 fue significativa (Tabla 1), donde las densidades de la madera de las ramas tienden a ser  
 396 más gruesas con el tiempo, pero los rangos en este rasgo no se mantienen en el tiempo.  
 397

398 *Fuentes de variación en los rasgos funcionales*



**Figura 3:** Fuentes de variación de los rasgos funcionales, obtenidos de las sumas de cuadrados del ANOVA anidado

399  
 400  
 401 Con la información de los rasgos medidos a nivel de individuos se calcularon  
 402 varios análisis de varianza (ANOVA) anidados para entender cuáles son las fuentes de

403 variación de los rasgos funcionales a partir de la partición de la varianza en cada uno de  
404 ellos (Figura 3). La fuente más importante de variación en el contenido foliar de materia  
405 seca (CFMS) es la variación dada por las diferencias entre los estadios ontogenéticos,  
406 explicando más de un 43.80% de la variación, mientras que la variación dada por  
407 diferencias entre especies y entre individuos explicó el 21.98% y el 34,22%  
408 respectivamente. La variación dada por diferencias entre especies en el área foliar  
409 específica (AFE), explicó gran parte de la variación del rasgo (40.53%), mientras que el  
410 efecto de la variación dada por diferencias entre individuos de una misma especie y por  
411 diferencias entre estadios ontogenéticos fue relativamente de la misma intensidad,  
412 explicando cada uno de los factores un 29.7% de la variación. En el caso de la densidad  
413 de madera de las ramas (DM) la mayor fuente de variación de este rasgo es causada por  
414 las diferencias entre estadios ontogenéticos explicando un 37.9% de la variación, mientras  
415 el resto de variación se vio distribuida homogéneamente para los otros dos factores con  
416 30.73% para la variación interespecifica y 31.36% para la variación intraespecifica.

## 417 **Discusión**

### 418 *Estrategias funcionales de las plántulas*

419 Diferentes compromisos entre atributos funcionales de las plantas seleccionadas  
420 permitieron la identificación de múltiples estrategias funcionales para superar diferentes  
421 filtros ambientales que enfrentan las plantas durante la fase de regeneración. Nuestros  
422 resultados muestran que la forma en que las plantas asignan sus recursos dentro de sus  
423 órganos y entre órganos hace que la clasificación entre estrategias adquisitivas y  
424 conservativas no sea clara, pues algunas características propias de una estrategia u otra se  
425 encuentran mezcladas en algunas especies, como es el caso de *Rhamnus goudotiana*. La  
426 gran variabilidad que existe en las estrategias funcionales entre las especies, les permiten  
427 colonizar diferentes ambientes y responder a la heterogeneidad ambiental. Existe una gran

428 cantidad de literatura sobre la partición de recursos en las hojas y cómo ésta puede definir  
429 las estrategias funcionales de las especies (Pierce et al., 2013; Pierce, Negreiros,  
430 Cerabolini, & Al, 2016). Sin embargo, es poca la información que se tiene sobre la  
431 partición de recursos dentro de las raíces, en condiciones de campo, debido a que la  
432 extracción de muestras radiculares impone importantes dificultades y restricciones  
433 metodológicas (Poorter et al., 2011). Nuestro estudio ayuda a llenar estos vacíos de  
434 información al medir detalladamente la relación entre rasgos de las hojas y de las raíces  
435 de 150 plántulas pertenecientes a 10 especies de árboles alto-andinos. Nuestros resultados  
436 sugieren que la forma en que las plántulas definen sus estrategias en las hojas y en las  
437 raíces funciona de manera independiente.

438        Los rasgos radiculares resultaron ser el eje de variación más importante a la hora  
439 de describir la variación de estrategias funcionales. Este patrón se ha encontrado en  
440 ecosistemas donde el agua es un factor limitante en el desarrollo de las plantas, ya sea por  
441 la tolerancia a la sequía o tolerancia a la inundación (Markesteyn & Poorter, 2009;  
442 Pineda-García, Paz, & Tinoco-Ojanguren, 2011; L. Poorter & Markesteyn, 2007). Esto  
443 resulta sorprendente pues los bosques estudiados no muestran particularmente periodos  
444 estacionales. Sin embargo los altos niveles de humedad provenientes de la lluvia  
445 horizontal, característica de los bosques alto-andinos, combinados con diferentes efectos  
446 de retención de agua en los suelos podrían ayudar a explicar este fenómeno (Bruijnzeel  
447 et al., 2011; de Bello et al., 2013; Salgado-Negret et al., 2015).

448        Encontramos especies que asignan gran cantidad de su biomasa a la formación de  
449 hojas quienes tienen una clara estrategia conservativa, como *Cavendishia bracteata*,  
450 permitiéndoles colonizar espacios con alto nivel de estrés ambiental. Es importante tener  
451 en cuenta que la presencia de micorrizas en algunas de estas especies puede facilitar la  
452 inversión de recursos en sus hojas, por lo que es necesario aumentar el muestreo para

453 corroborar esta hipótesis. Sin embargo, no encontramos una clara diferencia en otras  
454 estrategias por ejemplo en el caso de *Oreopanax floribundum* y *Rhamnus goudotiana*. La  
455 primera asignó la mayoría de su biomasa a las raíces, desplegando una gran superficie de  
456 absorción de recursos en el suelo, su costo de producción por unidad de área era bajo en  
457 las hojas, siendo capaces de producir hojas con alta AF, facilitando la adquisición de  
458 recursos caracterizadas por altas tasas de crecimiento, evidenciadas en bajas inversiones  
459 de recursos en los tejidos, una corta vida útil de sus órganos, por tener tejidos  
460 mayoritariamente compuestos por agua. Dándoles la capacidad de colonizar espacios con  
461 una buena fertilidad, abundante disponibilidad de agua y luz que les permitan mantener  
462 sus altas tasas de crecimiento (Pierce et al., 2016). La segunda por otro lado asigna gran  
463 parte de recursos de su biomasa al tallo, desplegando una buena superficie de absorción  
464 de nutrientes, agua y luz solar por cada unidad de área, facilitando la adquisición de  
465 recursos (Poorter et al., 2011; Poorter & Markesteijn, 2007). Sin embargo son especies  
466 con tejidos muy densos por lo tienen bajas tasas de crecimiento, sugiriendo que estas  
467 especies pueden colonizar espacios donde hay una buena cantidad de recursos y además  
468 son capaces de tolerar la competencia por la luz con otras especies pues la partición de  
469 recursos en sus órganos es en su mayoría conservativa (Pierce et al., 2013, 2016). Esto  
470 demuestra la complejidad que existe en las estrategias que tienen las especies para  
471 regenerar.

#### 472 *Cambios en las estrategias de las plantas*

473 Los rangos de los rasgos funcionales de AFE y DM se mantuvieron entre plántulas y  
474 adultos, pues se obtuvo una relación significativamente positiva en las relaciones de los  
475 rasgos de plántulas con los adultos para DM y AFE. Para CFMS esta tendencia no fue  
476 significativa, aunque la tendencia positiva se mantuvo. Sin embargo, es posible que si se  
477 aumenta el número de especies muestreadas la tendencia pueda llegar a ser significativa.

478 En general las especies con las estrategias más contrastantes mantuvieron los valores más  
479 altos y más bajos de cada rasgo en estadio plántula y en estadio adulto. Como *Cavendishia*  
480 *bracteata*, *Weinmannia tomentosa* y *Gaiadendron tagua* para CFMS. *Cavendishia*  
481 *bracteata*, *Gaiadendron tagua*, *Viburnum triphyllum* y *Rhamnus goudotiana* para AFE.  
482 *Rhamnus goudotiana*, *Oreopanax floribundum* y *Drimys granadensis* para DM. Sin  
483 embargo, en las estrategias intermedias el mantenimiento de rangos es difuso, incluso para  
484 CFMS hubo especies que invirtieron su rango como es el caso de *Oreopanax floribundum*  
485 y *Rhamnus goudotiana*. Esto que puede tener implicaciones importantes en la capacidad  
486 de establecimiento de las especies pues puede diferenciar los sitios que colonizan, dado  
487 que hay cambios en sus estrategias funcionales que les permiten responder de manera  
488 distinta a los filtros ambientales que ocurren a lo largo del ciclo de vida de las plantas  
489 (Niinemets, 2006). Esto podría indicar que el costo de producir las hojas y tejidos de  
490 madera se mantiene a lo largo del ciclo de vida de las especies, asociado a AFE y DM  
491 pero la eficiencia de aprovechar los recursos, asociada a CFMS, cambia en el ciclo de  
492 vida de las plantas (H Poorter, Niinemets, Poorter, Wright, & Villar, 2009; Shipley &  
493 Vu, 2002). Esto podría diferenciar las especies que son capaces de tolerar la sombra vs.  
494 especies capaces de tolerar la exposición de luz, y que el cambio que tienen estas  
495 estrategias en el ciclo de vida de las especies les permita reclutar en diferentes condiciones  
496 ambientales (Niinemets, 2006). De manera general las especies eran más adquisitivas en  
497 el estadio plántula siguen siendo las más adquisitivas en el estadio árbol y lo mismo ocurre  
498 para las estrategias conservativas.

499         Se evidenció que los valores en CFMS y DM aumentan entre estadios y  
500 disminuyen para AFE. Esta tendencia generalizada sugiere que, aunque el rango se  
501 conserve, las especies tienden a volver sus estrategias más conservativas a lo largo de su  
502 ciclo de vida. Esto se ha encontrado en diferentes estudios que demuestran que el

503 ensamblaje de las comunidades de plantas de diferentes edades, está influenciado por  
504 cambios en las condiciones abióticas y bióticas a los que se enfrentan las especies  
505 (Sanaphre-Villanueva et al., 2016). Por ejemplo, una vez las plantas alcanzan el dosel del  
506 bosque, o su altura máxima, deben aumentar su densidad de madera para favorecer el  
507 transporte de nutrientes en la planta y designar los recursos en sus diferentes órganos de  
508 la manera más eficiente posible (Poorter et al., 2011; Poorter & Markesteijn, 2007). Esto  
509 requiere de valores más bajos de AFE que les permitan producir hojas de menor área  
510 foliar pero que tengan gran longevidad, mayor DM que para aumentar la resistencia a la  
511 ruptura y a cambios en la disponibilidad de agua, y altos valores de CFMS que sean más  
512 eficientes en la conservación de recursos.

#### 513 *Fuentes de variación en los rasgos*

514 Nuestros resultados muestran que la ontogenia es una importante fuente de variación en  
515 los rasgos medidos de diez especies de árboles. Para todos los rasgos, la ontogenia  
516 representó aproximadamente un tercio de la varianza. Esto es sorprendente pues se  
517 esperaba que la mayor parte de la varianza fuera explicada por las diferencias que hay  
518 entre las especies, como se ha propuesto comúnmente, bajo el supuesto que son estas  
519 diferencias entre especies las que determinan la funcionalidad de los ecosistemas (Enquist  
520 et al., 2015; Shipley et al., 2016). Sin embargo, estudios previos han demostrado que una  
521 gran fuente de variación en los rasgos proviene de diferencias entre individuos dentro de  
522 una misma especie (Diaz & Cabido, 2001; Sultan, 2000). Esta variación intraespecífica  
523 se encuentra estructurada en los diferentes estadios de vida de las especies, y pueden ser  
524 el resultado de la plasticidad fenotípica o la adaptación local (Diaz & Cabido, 2001). Este  
525 estudio aporta información sobre la forma en que la variación en los rasgos está  
526 estructurada por los diferentes estadios de vida e incide en la regeneración.

527            Los cambios en las estrategias funcionales durante el ciclo de vida de las especies  
528    representan la capacidad de las especies de desplegar respuestas plásticas a largo y a corto  
529    plazo y contribuyen a la habilidad de las especies para ocupar diversos ambientes (Miner,  
530    Sultan, Morgan, Padilla, & Relyea, 2005; Sultan, 2000). Debido a que la variación dada  
531    por cambios ontogenéticos en los rasgos funcionales es significativa, e incide en los  
532    procesos de regeneración, es crucial que se tenga en cuenta la variación en las estrategias  
533    funcionales de las plántulas a la hora de entender los procesos de recuperación de  
534    ecosistemas. Diferentes ejercicios de conservación y estudios sobre la regeneración de los  
535    bosques han encontrado que el nicho realizado de los adultos es diferente, en términos de  
536    amplitud, al nicho realizado de las plántulas pues los adultos son capaces de soportar  
537    mayor variación ambiental que las plántulas, por lo que los rasgos de los adultos no  
538    reflejan las capacidades de establecimiento de las plántulas, que es mucho más reducido  
539    (Grubb, 1977; Norden, 2014; Young, Petersen, & Clary, 2005). Sin embargo los  
540    mecanismos que permiten a las plántulas superar diversos filtros ambientales que podrían  
541    ayudar a entender los procesos de estructuración de las comunidades (Grubb, 1977;  
542    Norden, 2014; Young et al., 2005).

543            Nuestros resultados resaltan la importancia de entender la influencia de la  
544    variación intra- e interespecifica en la regeneración, pues permite comprender la forma  
545    que las especies se establecen en los bosques. Aunque una alta variabilidad de los rasgos  
546    puede implicar una mayor ocupación funcional y un mejor aprovechamiento de recursos,  
547    la importancia de esta variabilidad puede cambiar en los diferentes estadios de vida, pues  
548    las especies podrían presentar mayor variabilidad de estrategias en estadios tempranos  
549    del desarrollo para afrontar con mayor éxito los filtros ambientales que impiden el  
550    establecimiento de las plantas (Wright & McConnaughay, 2002).

551

**552 Conclusiones**

553 Es muy importante conocer cómo las diferentes estrategias funcionales que permiten a  
554 las especies establecerse en los bosques de forma natural, pues este es un conocimiento  
555 base que conlleva al planteamiento de estrategias de conservación y restauración  
556 ecológica, en los se inicien procesos de regeneración natural que se mantengan en el  
557 tiempo y no queden estancados por dificultades de las especies para colonizar y respondan  
558 ante la heterogeneidad ambiental por sí mismas. Son necesarios más estudios que aborden  
559 la importancia de la variación ontogenética de los rasgos funcionales que incluyan una  
560 mayor cantidad de especies y más niveles de variación para entender las dinámicas que  
561 permiten la regeneración de los bosques en diferentes escenarios y filtros ambientales.

**562 Referencias**

- 563 Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010).  
564 A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs.  
565 interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192–1201.  
566 <http://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
- 567 Amaya-Villarreal, Á. M., & Renjifo, L. M. (2010). Efecto del retamo espinoso (*Ulex*  
568 *europaeus*) sobre las aves de borde en un bosque altoandino. *Ornitología*  
569 *Colombiana*, 10(10), 11–25.
- 570 Bruijnzeel, L. A., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2011). Hydrometeorology of tropical  
571 montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrological Processes*, 25(3), 465–  
572 498. <http://doi.org/10.1002/hyp.7974>
- 573 De Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., ... Lepš,  
574 J. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional  
575 diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 163–174.  
576 <http://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>



- 577 de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C. H., Boulangeat, I., Mazel, F., &  
578 Thuiller, W. (2013). Hierarchical effects of environmental filters on the functional  
579 structure of plant communities: A case study in the French Alps. *Ecography*, 36(3),  
580 393–402. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07438.x>
- 581 Diaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to  
582 ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes.  
583 *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646–655. [http://doi.org/10.1016/S0169-](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)  
584 [5347\(01\)02283-2](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- 585 Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A., ...  
586 Savage, V. M. (2015). *Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General*  
587 *Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories.*  
588 *Advances in Ecological Research* (1st ed., Vol. 52). Elsevier Ltd.  
589 <http://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.02.001>
- 590 Grubb, B. Y. P. J. (1977). the Maintenance of Species-Richness in Plant Communities :  
591 the Importance of the Regeneration Niche. *Species Diversity in Ecological*  
592 *Communities*, 1st(2), 107–145. <http://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- 593 Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of  
594 functional equivalence. *Functional Ecology*, 19(1), 166–172.  
595 <http://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
- 596 Kassambara, A., & Mundt, F. (2016). Package “factoextra.” CRAN. Retrieved from  
597 <http://www.sthda.com/english/rpkgs/factoextra>
- 598 Kobe, R. K., Pacala, S. W., Silander, J. A., & Canham, C. D. (1995). Juvenile tree  
599 survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5(2),  
600 517–532. <http://doi.org/10.2307/1942040>
- 601 Markesteijn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation

- 602 of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of*  
603 *Ecology*, 97(2), 311–325. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- 604 Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2005).  
605 Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and*  
606 *Evolution*, 20(12), 685–692. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.002>
- 607 Niinemets, Ü. (2006). The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees:  
608 Ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology*, 94(2), 464–470.  
609 <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01093.x>
- 610 Norden, N. (2014). Artículo de Revisión DEL PORQUÉ LA REGENERACIÓN  
611 NATURAL ES TAN IMPORTANTE PARA LA COEXISTENCIA DE  
612 ESPECIES EN LOS BOSQUES TROPICALES On the reasons that natural  
613 regeneration is important for species coexistence in tropical forests. *Colombia*  
614 *Forestal*, 17(2), 247–261.  
615 <http://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a08>
- 616 Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., & Cerabolini, B. E. L. (2013). Allocating CSR plant  
617 functional types: The use of leaf economics and size traits to classify woody and  
618 herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 27(4), 1002–1010.  
619 <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>
- 620 Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., & Al, E. (2016). A global method for  
621 calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. ?,  
622 (October). <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- 623 Pineda-García, F., Paz, H., & Tinoco-Ojanguren, C. (2011). Morphological and  
624 physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical  
625 dry forest. *Plant, Cell and Environment*, 34(9), 1536–1547.  
626 <http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02351.x>

- 627 Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and  
628 consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New*  
629 *Phytologist*, 182, 565–588. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- 630 Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2011).  
631 Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analysis of interspecific  
632 variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30–50.  
633 <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- 634 Poorter, L. (2007). Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both?  
635 *The American Naturalist*, 169(4), 433–42. <http://doi.org/10.1086/512045>
- 636 Poorter, L., & Markesteijn, L. (2007). Seedling Traits Determine Drought Tolerance of  
637 Tropical Tree Species Author(s): Lourens Poorter and Lars Markesteijn Source:  
638 *Biotropica*, 40(3), 321–331.
- 639 Salgado-Negret, B. (2016). *La ecología funcional como aproximación al estudio,*  
640 *manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones.* (B.  
641 Salgado-Negret, Ed.) (Salgado-Ne). Bogotá D.C. Colombia: Instituto de  
642 Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- 643 Salgado-Negret, B., Canessa, R., Valladares, F., Armesto, J. J., & Pérez, F. (2015).  
644 Functional traits variation explains the distribution of *Aextoxicon punctatum*  
645 (*Aextoxicaceae*) in pronounced moisture gradients within fog-dependent forest  
646 fragments. *Frontiers in Plant Science*, 6(July), 511.  
647 <http://doi.org/10.3389/fpls.2015.00511>
- 648 Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Andrade, J. L., Reyes-García, C., Paz, H., &  
649 Jackson, P. C. (2016). Functional diversity of small and large trees along  
650 secondary succession in a tropical dry forest. *Forests*, 7(8), 1–15.  
651 <http://doi.org/10.3390/f7080163>

- 652 Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Lalibert??, E., Laughlin, D. C., & Reich,  
653 P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology.  
654 *Oecologia*, 180(4), 923–931. <http://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>
- 655 Shipley, B., & Vu, T. (2002). Matter Content in As a Measure of Parts Dry Matter  
656 Concentration Plants and. *New Phytologist*, 153(2), 359–364.
- 657 Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and*  
658 *Evolution*, 19(11), 605–611. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.003>
- 659 Spasojevic, M. J., Yablon, E. A., Oberle, B., & Myers, J. A. (2014). Ontogenetic trait  
660 variation influences tree community assembly across environmental gradients.  
661 *Ecosphere*, 5(10), art129. <http://doi.org/10.1890/ES14-000159.1>
- 662 Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life  
663 history. *Trends in Plant Science*, 5(12), 537–542. [http://doi.org/10.1016/S1360-](http://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)  
664 [1385\(00\)01797-0](http://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
- 665 Wright, S. D., & McConnaughay, K. D. M. (2002). Interpreting phenotypic plasticity:  
666 The importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17(2–3), 119–131.  
667 <http://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00082.x>
- 668 Young, T. P., Petersen, D. A., & Clary, J. J. (2005). The ecology of restoration:  
669 Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*, 8(6),  
670 662–673. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x>
- 671
- 672
- 673
- 674
- 675
- 676

677 **Lineamientos del trabajo (Revista):**

678 **Functional Ecology Author Guidelines:**

679 **Manuscript Style and Formatting for Standard Papers**

680

681

682

683 **Any Author<sup>a</sup>, Another Author<sup>b</sup>, Third Author<sup>c</sup>, ... and Author Name<sup>x</sup>**

684 <sup>a</sup> Department of Life Sciences, University of Somewhere, City, Country

685 <sup>b</sup> Department of Life Sciences, University of Somewhere, City, Country

686 <sup>c</sup> Department of Life Sciences, University of Somewhere, City, Country

687 <sup>x</sup> Department of Life Sciences, University of Somewhere, City, Country

688 \* Corresponding author: a.author@email.com

689

690

691

692

693

694

695

696

697

698

## 699 **Summary**

700       **1.** This should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered  
701           statements.

702       **2.** Summaries are typically less than 350 words and should be understandable in  
703           isolation and by the non-specialist.

704       **3.** Summaries should start with a bullet point 1 describing the broad conceptual  
705           question addressed by the study, and only delve into the study system and  
706           specific question in bullet point 2.

707       **4.** Summaries should also end with a final bullet point highlighting the conceptual  
708           advance(s) that comes from the current study; i.e. it should highlight the broader  
709           conceptual implication of the results and conclusions of the current study.

710       **5.** Advice for optimizing your Summary (and Title) so that your paper is more likely  
711           to be found in online searches is provided at

712           <https://methodsblog.wordpress.com/2015/12/18/seo/>

713

714

715       **Key-words** A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases.

716

717

718

719

720

721

## 722 **Introduction**

723 The Introduction should state the reason for doing the work, the nature of the  
724 hypothesis or hypotheses under consideration, and the essential background. Though  
725 the exact structure of Introductions will vary among papers, they should always start by  
726 developing the broad conceptual context for the work before delving into the details of  
727 the study system and the specific question as framed for this paper.

728

## 729 **Materials and methods**

730 This section should provide sufficient details of the techniques to enable the work to be  
731 repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in Methods but  
732 allude to them briefly in Results. Details that are valuable but not critical can be  
733 presented in an Appendix to be published as online supporting information.

## 734 **Results**

735 The results should draw attention in the text to important details shown in tables and  
736 figures.

737

## 738 **Discussion**

739 This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing  
740 the work, and place them in the context of other work.

741

## 742 **Authors' Contributions**

743 The statement should include an explanation of the contribution of each author. We  
744 suggest the following format for the Author Contributions statement:

745 AB and CD conceived the ideas and designed methodology; CD and EF collected the data;  
746 EF and GH analysed the data; AB and CD led the writing of the manuscript. All authors  
747 contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

748

## 749 **Acknowledgements**

750 In addition to acknowledging collaborators, research assistants, and previous reviewers  
751 of your manuscript, include relevant permit numbers (including institutional animal use  
752 permits), acknowledgment of funding sources, and give recognition to nature reserves  
753 or other organizations that made this work possible.

754

## 755 **Data Accessibility**

756 You must include a data accessibility statement, stating where the underlying data for  
757 your paper can be found, enabling readers **to easily find and access the data**. When  
758 listing databases, the relevant accession numbers or DOIs for all publicly available data  
759 from the manuscript should be included in this section. For example:

760 Data Accessibility

761 - Species descriptions: uploaded as online supporting information

762 - Phylogenetic data: TreeBASE Study accession no. Sxxxx

763 - R scripts: uploaded as online supporting information

764 - Sample locations, IMA2 input files and microsatellite data: DRYAD entry doi:

765 xx.xxxx/dryad.xxxx

766

767

768



## 769 **Specifications**

770 Manuscripts should be typed in double spacing with a generous margin. ***The paper must***  
771 ***include sequential line numbering throughout, and pages should be numbered***  
772 ***consecutively, including those containing acknowledgements, references, tables and***  
773 ***figure legends.*** Authors should submit the main document as a RTF or Word file. Figures  
774 can be embedded or uploaded as separate files. The RTF and Word will be converted to  
775 PDF (portable document format) upon upload. Reviewers will review the PDF version  
776 while the Word file will remain accessible by the Editorial Office. Manuscripts must be  
777 in English, and spelling should conform to the *Concise Oxford Dictionary of Current*  
778 *English.*

779

## 780 **References**

781 References to work by up to three authors in the text should be in full on first mention,  
782 e.g. (Able, Baker & Charles 1986), and subsequently abbreviated (Able et al. 1986).  
783 When different groups of authors with the same first author and date occur, they should  
784 be cited thus: (Able, Baker & Charles 1986a; Able, David & Edwards 1986b), then  
785 subsequently abbreviated to (Able et al. 1986a; Able et al. 1986b). If the number of  
786 authors exceeds three, they should always be abbreviated thus: (Carroll et al. 2007).  
787 References in the text should be listed in chronological order. References in the list  
788 should be in alphabetical order with the journal name in full. The format for papers,  
789 entire books, and chapters in books is as follows.

790

791 Carroll, S.P., Hendry A.P., Reznick, D.N. & Fox, C.W. (2007) Evolution on ecological time-  
792 scales. *Functional Ecology*, **21**, 387-393.

793 Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the*  
794 *Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray, London.

795 Travis, J. (1994) Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. *Ecological*  
796 *Morphology* (eds P.C. Wainwright & S.M. Reilly), pp. 99-122. University of Chicago Press,  
797 Chicago.

798 Platenkamp, G.A.J. (1989) *Phenotypic plasticity and genetic differentiation in the*  
799 *demography of the grass Anthoxanthum odoratum L.* PhD thesis, University of  
800 California, Davis.

801

802 References should be cited as 'in press' only if the paper has been accepted for  
803 publication. Other references should be cited as 'unpublished' and not included in the  
804 list. Any paper cited as 'in press' must be uploaded with the manuscript as a file 'not for  
805 review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the  
806 reviewers. Work not yet submitted for publication may be cited in the text and  
807 attributed to its author as: 'full author name, unpublished data'.

808

809 **Citations from online sources.** Citations from the World Wide Web are allowed only  
810 when alternative hard literature sources do not exist for the cited information. Authors  
811 are asked to ensure that:

812

- 813 • fully authenticated addresses are included in the reference list, along with titles,  
814 years and authors of the sources being cited;
- 815 • the sites or information sources have sufficient longevity and ease of access for  
816 others to follow up the citation;

- 817       • the information is of a scientific quality at least equal to that of peer-reviewed  
818       information available in learned scientific journals.

819

820       ***Scientific names.*** Give the Latin names of each species in full (together with the  
821       authority for that name for the species studied) at first mention in the main text. If there  
822       are many species, cite a Flora or checklist that may be consulted instead of listing them  
823       in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Use  
824       scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

825

826       ***Makers' names.*** Special pieces of equipment should be described such that a reader can  
827       trace specifications by writing to the manufacturer; thus: 'Data were collected using a  
828       solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA).' Where commercially  
829       available software has been used, details of the supplier should be given in parentheses  
830       or the reference given in full in the reference list.

831

832       ***Units and symbols.*** Authors are requested to use the International System of Units (SI,  
833       Système International d'Unités) where possible for all measurements (see Quantities,  
834       Units and Symbols, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical  
835       expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many  
836       symbols, they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection  
837       of the Materials and methods section.

838

839       Mathematical material. Mathematical expressions should be carefully represented.  
840       Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type; matrices and

841 vectors will be set in bold type; other algebraic symbols (except Greek letters) will be set  
842 in italic. Make sure that there is no confusion between similar characters like 'l' (ell) and  
843 '1' (one). Also make sure that expressions are spaced as they should appear and, if there  
844 are several equations, they should be identified by a number in parentheses.

845

846 **Numbers in text.** Numbers from one to nine should be spelled out except when used  
847 with units; e.g. two eyes, but 10 stomata and 5 years.

848 Tables (see Specifications). These should be referred to in the text as Table 1, Table 2,  
849 etc. Do not present the same data in both figure and table form. Do not use an excessive  
850 number of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of  
851 measurements (the number of digits should reflect the precision of the measurement).

## 852 **Figures**

853 Figures should be referred to in the text as Fig. 1, etc. (note Figs 1 and 2 with no period).  
854 Illustrations should be referred to as Figures. When possible, include a key to symbols  
855 **on the figure itself** rather than in the figure legend.

856 Please submit electronic artwork as TIFF files (for half-tones) or non-rasterized EPS files  
857 (for vector graphics) if possible. Detailed information on the publisher's digital  
858 illustration standards is available at

859 <http://authorservices.wiley.com/electronicartworkguidelines.pdf>.

860 When uploaded the appropriate file designation should be selected from the options  
861 on Manuscript Central.

862 Please ensure that symbols, labels, etc. are large enough for 50% reduction. Figures  
863 should not be boxed and tick marks should be on the inside of the axes. If several  
864 photographs are used together to make one figure, they should be well matched for

865 tonal range. All figure files should be labelled with the manuscript number and figure  
866 number.

867 With photographs, the name of the photographer should be acknowledged.

868 Colour photographs or other figures online incur no costs.

869 Figure legends. In the full-text online edition of the journal, figure legends may be

870 truncated in abbreviated links to the full-screen version. Therefore the first 100

871 characters of any legend should inform the reader of key aspects of the figure.

## 872 **Tables**

873 Each table should be on a separate page, numbered and titled.

### 874 **Anexos estadísticos**

875 Tabla con medidas de dispersión de los datos y de tendencia central para Contenido Foliar

876 de materia seca, en la última columna se encuentra el valor de probabilidad del Welch's

877 t-test para verificar diferencias de los valores de los rasgos entre estadios. (Se rechaza la

878 hipótesis nula de igualdad entre los estadios si  $p\text{-value} < 0,005$  dado por la corrección de

879 Bonferroni para comparaciones múltiples).

Especie	Adultos							Plántulas							Prueba T	
	Núm. de ind.	Prom.	Desv. est.	Mín.	Máx.	Rango confiabilidad (95%)		Núm. de ind.	Prom.	Desv. est.	Mín.	Máx.	Rango confiabilidad (95%)			p-value
						Límite inf.	Límite sup.						Límite inf.	Límite sup.		
<i>Cavendishia bracteata</i>	10	436,86	23,31	392,40	461,18	422,42	451,31	15	349,26	82,78	180,05	460,77	307,37	391,15	1,20E-03	
<i>Drimys granadensis</i>	13	324,64	55,36	214,72	379,73	294,55	354,74	15	225,34	63,63	155,53	355,09	193,13	257,54	1,57E-04	
<i>Gaiadendron tagua</i>	10	381,44	35,33	327,77	443,10	359,54	403,34	15	290,44	51,65	203,84	380,36	264,30	316,58	2,65E-05	
<i>Miconia ligustrina</i>	11	368,94	21,10	341,86	416,88	356,47	381,40	15	266,70	54,74	209,48	366,76	238,99	294,40	2,49E-06	
<i>Myrsine coriacea</i>	10	397,75	50,56	313,36	449,29	366,42	429,09	14	258,65	40,89	187,85	312,94	237,23	280,06	3,47E-04	
<i>Myrsine dependens</i>	12	368,70	89,62	224,75	498,44	317,99	419,41	14	222,69	39,99	143,97	288,75	201,74	243,64	1,11E-04	
<i>Oreopanax floribundum</i>	12	373,73	25,01	330,40	404,91	359,58	387,88	15	166,85	36,48	95,76	238,62	148,39	185,31	2,55E-15	
<i>Rhamnus goudotiana</i>	10	261,78	25,42	221,64	292,32	246,02	277,53	15	261,90	41,79	181,07	335,95	240,75	283,05	9,93E-01	
<i>Viburnum triphyllum</i>	14	311,09	48,00	239,88	377,64	285,95	336,23	15	231,51	56,96	127,65	358,02	202,68	260,34	3,65E-04	
<i>Weinmannia tomentosa</i>	10	408,34	43,74	315,38	472,65	381,23	435,44	15	323,47	66,78	238,91	440,44	289,68	357,27	8,38E-04	

880 Tabla con medidas de dispersión de los datos y de tendencia central para densidad de

881 madera, en la última columna se encuentra el valor de probabilidad del Welch's t-test para

- 882 verificar diferencias de los valores de los rasgos entre estadios. (Se rechaza la hipótesis  
 883 nula de igualdad entre los estadios si  $p\text{-value} < 0,005$  dado por la corrección de Bonferroni  
 884 para comparaciones múltiples)

Especie	Adultos							Plántulas							Prueba T
	Núm. de ind.	Prom.	Desv. est.	Mín.	Máx.	Rango confiabilidad (95%)		Núm. de ind.	Prom.	Desv. est.	Mín.	Máx.	Rango confiabilidad (95%)		
						Límite inf.	Límite sup.						Límite inf.	Límite sup.	
<i>Cavendishia bracteata</i>	10	0,55	0,05	0,42	0,59	0,52	0,58	15	0,40	0,14	0,20	0,75	0,33	0,47	1,71E-03
<i>Drimys granadensis</i>	13	0,41	0,08	0,29	0,51	0,37	0,46	15	0,22	0,04	0,17	0,30	0,20	0,24	2,27E-07
<i>Gaiadendron tagua</i>	10	0,51	0,05	0,43	0,56	0,48	0,54	15	0,28	0,04	0,21	0,37	0,26	0,30	2,88E-10
<i>Miconia ligustrina</i>	11	0,53	0,05	0,46	0,60	0,50	0,56	15	0,33	0,10	0,19	0,50	0,28	0,38	5,44E-07
<i>Myrsine coriacea</i>	10	0,55	0,05	0,47	0,59	0,52	0,58	14	0,38	0,09	0,26	0,54	0,33	0,42	4,89E-05
<i>Myrsine dependens</i>	12	0,53	0,08	0,38	0,67	0,49	0,58	14	0,31	0,08	0,15	0,44	0,27	0,35	1,12E-07
<i>Oreopanax floribundum</i>	12	0,28	0,05	0,19	0,38	0,25	0,30	15	0,17	0,03	0,11	0,22	0,15	0,19	3,38E-06
<i>Rhamnus goudotiana</i>	10	0,49	0,10	0,38	0,76	0,43	0,56	15	0,48	0,11	0,23	0,66	0,42	0,54	7,73E-01
<i>Viburnum triphyllum</i>	14	0,47	0,10	0,20	0,57	0,42	0,52	15	0,30	0,08	0,15	0,45	0,25	0,34	1,90E-05
<i>Weinmannia tomentosa</i>	10	0,49	0,02	0,44	0,52	0,48	0,50	15	0,39	0,07	0,30	0,56	0,36	0,43	1,87E-04

- 885 Tabla con medidas de dispersión de los datos y de tendencia central para Área Foliar  
 886 Especifica, en la última columna se encuentra el valor de probabilidad del Welch's t-test  
 887 para verificar diferencias de los valores de los rasgos entre estadios. (Se rechaza la  
 888 hipótesis nula de igualdad entre los estadios si  $p\text{-value} < 0,005$  dado por la corrección de  
 889 Bonferroni para comparaciones múltiples)

Especie	Adultos							Plántulas							Prueba T
	Núm. de ind.	Prom.	Desv. est.	Mín.	Máx.	Rango confiabilidad (95%)		Núm. de ind.	Prom.	Desv. est.	Mín.	Máx.	Rango confiabilidad (95%)		
						Límite inf.	Límite sup.						Límite inf.	Límite sup.	
<i>Cavendishia bracteata</i>	10	0,05	0,01	0,04	0,06	0,05	0,06	15	0,07	0,03	0,04	0,15	0,06	0,08	2,98E-02
<i>Drimys granadensis</i>	13	0,07	0,02	0,05	0,12	0,06	0,08	15	0,22	0,07	0,09	0,31	0,18	0,26	6,10E-07
<i>Gaiadendron tagua</i>	10	0,06	0,01	0,04	0,07	0,05	0,06	15	0,07	0,03	0,03	0,11	0,06	0,09	2,06E-02
<i>Miconia ligustrina</i>	11	0,08	0,01	0,06	0,09	0,07	0,08	15	0,12	0,04	0,05	0,18	0,10	0,14	1,08E-03
<i>Myrsine coriacea</i>	10	0,07	0,01	0,06	0,10	0,06	0,08	14	0,23	0,05	0,16	0,35	0,21	0,26	3,29E-09
<i>Myrsine dependens</i>	12	0,08	0,02	0,06	0,12	0,07	0,09	14	0,18	0,06	0,08	0,27	0,15	0,22	2,61E-05
<i>Oreopanax floribundum</i>	12	0,05	0,02	0,03	0,09	0,04	0,06	15	0,18	0,05	0,11	0,29	0,16	0,21	1,23E-08
<i>Rhamnus goudotiana</i>	10	0,20	0,05	0,15	0,29	0,17	0,23	15	0,36	0,17	0,20	0,88	0,27	0,45	3,52E-03
<i>Viburnum triphyllum</i>	14	0,12	0,04	0,08	0,19	0,10	0,14	15	0,23	0,04	0,12	0,30	0,21	0,25	7,61E-08
<i>Weinmannia tomentosa</i>	10	0,06	0,01	0,04	0,08	0,05	0,06	15	0,13	0,03	0,08	0,19	0,12	0,15	1,39E-07

890

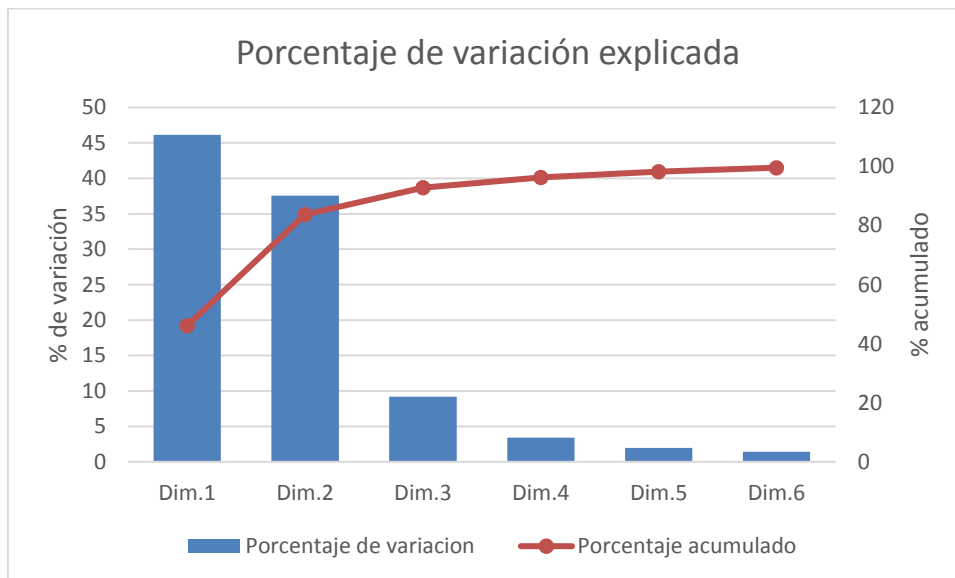
891

## 892 Soportes PCA

893 A partir de los eigen-values se pudo calcular el porcentaje de variación explicada por cada

894 una de las dimensiones o componentes del PCA (Barras azules) y el porcentaje acumulado

895 de variación explicado por los componentes del PCA (Línea Roja).

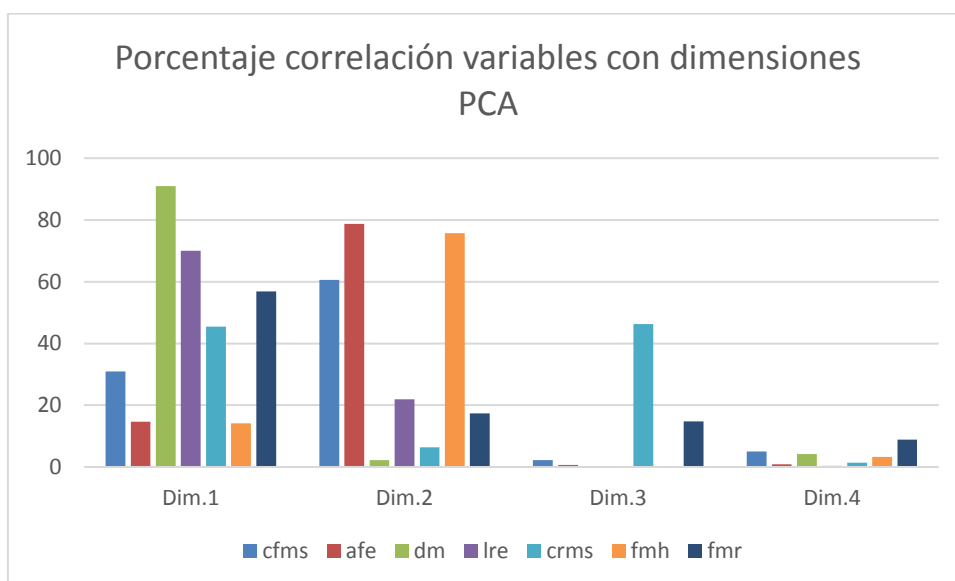


896

897 A partir de los coeficientes de correlación entre las variables (rasgos funcionales plántulas)

898 y cada uno de los componentes o dimensiones del PCA se calculó el porcentaje de

899 correlación de cada variable con cada componente.



900

901

902

**903 Marco teórico:**

904 Ecología funcional:

905 Enfoque de la ecología funcional:

906 El análisis sobre la forma en que los organismos responden a las condiciones y recursos  
907 del ambiente se puede hacer a diferentes escalas espaciales y temporales. Esto hace difícil  
908 la integración efectiva de los fenómenos que ocurren a diferentes escalas (Ecosistemas,  
909 comunidades, poblaciones, fisiología de los individuos) especialmente porque las  
910 diferentes escalas implican tener mediciones diferentes sobre los fenómenos que ocurren  
911 (Enquist et al., 2015). La fenología, la fisiología, la bioquímica y la morfología de los  
912 individuos tienen implicaciones sobre las tasas de crecimiento, supervivencia,  
913 reproducción y distribución de los organismos (Enquist et al., 2015; Shipley et al., 2016).  
914 Estos dan lugar a diferentes rasgos que aumentan el desempeño ecológico de los  
915 organismos (Enquist et al., 2015; Shipley et al., 2016). A su vez tienen implicaciones  
916 sobre las dinámicas que ocurren a diferentes escalas poblacionales, comunitarias y  
917 ecosistémicas (Enquist et al., 2015; Shipley et al., 2016). Las dinámicas que ocurren a  
918 escalas más grandes generan una retroalimentación en los flujos de materia y energía,  
919 afectando la manera en que las especies se adaptan y se aclimatan a las diferentes  
920 condiciones ambientales (Enquist et al., 2015; Shipley et al., 2016). Por lo que la ecología  
921 funcional hace un estudio de como diferentes atributos fenotípicos o rasgos funcionales,  
922 que integran aspectos fenológicos, fisiológicos químicos y morfológicos de los  
923 organismos, afectan las dinámicas poblacionales, comunitarias y ecosistémicas. El  
924 estudio de la ecología funcional se fundamenta en 4 propiedades (Shipley, B. et al 2015):  
925 1.) Enfoque en los valores de los rasgos fenotípicos por encima de las afiliaciones  
926 taxonómicas o filogenéticas



927 2.) La comparación de los valores de los rasgos funcionales entre muchas especies y  
928 ambientes revelan tendencias generales, que no están limitadas a grupos taxonómicos o  
929 geográficos.

930 3.) Se hacen comparaciones entre los valores de los rasgos funcionales en gradientes  
931 ambientales para entender como diferentes combinaciones de estos rasgos afectan  
932 procesos ambientales y como los diferentes ambientes seleccionan diferentes  
933 combinaciones de estos rasgos.

934 4.) Se hace un escalamiento explícito de rasgos, o grupos de estos rasgos, al asumir  
935 que esta estructura y unión en escalas de organización mas altas ocurren como resultado  
936 de la composición de rasgos de los individuos presentes.

937 Rasgos de efecto y rasgos de respuesta:

938 Un enfoque que ha resultado útil a la hora de entender la forma en la que las diferentes  
939 estrategias de las plantas interactúan con el ambiente, ha sido el esquema de rasgos  
940 funcionales de efecto y rasgos respuesta (Diaz & Cabido, 2001). En este esquema se  
941 explica cómo las comunidades biológicas tienen un pool de rasgos y estrategias que les  
942 permiten mantenerse en las diferentes condiciones ambientales y se establece que estas  
943 comunidades tienen un efecto sobre el ambiente. Este efecto sobre los ecosistemas es la  
944 base de los diferentes servicios ecosistémicos que un cambio en estas condiciones  
945 ambientales generará que algunas estrategias funcionales puedan ser más exitosas que  
946 otras, por lo que la estructura de las comunidades, y dependiendo de su plasticidad, en  
947 cuanto a sus estrategias funcionales tendrá un cambio (Pillar, B. et al. 2013). Los rasgos  
948 de respuesta son todos aquellos rasgos que les permiten a las comunidades biológicas  
949 responder a los cambios ambientales y los rasgos de efecto son todos aquellos rasgos  
950 funcionales que inciden de manera directa o indirecta al funcionamiento del ecosistema  
951 (Diaz, S. et al. 2001). La selección natural que ocurre sobre los individuos que tienen los

952 rasgos funcionales adecuados para sobrevivir y reproducirse bajo unas determinadas  
953 condiciones ambientales, afectará la composición y dominancia relativa de las especies  
954 en la comunidad que impactará de manera distinta al ecosistema al cambiar la  
955 composición de rasgos de efecto que hay en la comunidad. Estos rasgos de respuesta y  
956 rasgos de efecto no son excluyentes el uno del otro por lo que existen algunos rasgos que  
957 actúan sobre el ecosistema y a su vez indican como las comunidades responden a cambios  
958 ambientales.

959 Ecología de los bosques tropicales de montaña:

960 Estado de conservación e importancia estratégica:

961 Los Bosques altoandinos son uno de los ecosistemas más amenazados en Colombia ya  
962 que han sido expuestos a gran cantidad de presiones de transformación y fragmentación,  
963 principalmente por efectos de la ampliación de la frontera agrícola, la introducción de  
964 especies exóticas domesticadas, la deforestación y las explotaciones mineras, pues la  
965 región andina de Colombia es una zona de alto interés económico (Acuña Caro, 2010)  
966 (Armenteras, Gast, & Villareal, 2002). Se estima que solo permanece el 41% del área  
967 original de bosques de montaña de los Andes orientales de Colombia (Armenteras, Gast,  
968 & Villareal, 2002). De los cuales solo el 11.2% se encuentran dentro de áreas protegidas  
969 (Armenteras, Gast, & Villareal, 2002). Se ha demostrado que los ecosistemas tropicales  
970 de montaña proveen una gran cantidad de servicios ecosistémicos, manteniendo el interés  
971 de las personas y de diferentes instituciones para generar estrategias que permitan su  
972 conservación e incentiva la investigación científica sobre los mismos (Scatena,  
973 Bruijnzeel, Bubb, & Das, 2010). Dentro de estos servicios ecosistémicos se encuentran el  
974 suministro estable de recurso hídrico de alta calidad que puede ser usado para irrigación  
975 de cultivos, abastecimiento de agua potable, generación de energía hidroeléctrica y da  
976 estabilidad ante las épocas de sequía; además están los servicios que presta la

977 biodiversidad de los ecosistemas mejor conservados como el uso el potencial para  
978 ecoturismo y para suministro de recursos farmacéuticos así como también servicios de  
979 aprovisionamiento sostenible de alimentos silvestres, de plantas ornamentales y de  
980 madera para distintos usos así como también servicios ecológicos de polinización  
981 (Bruijnzeel, Kappelle, Mulligan, & Scatena, 2010)

982 Filtros ambientales:

983 Existen tres gradientes ambientales que han resultado de gran interés para entender los  
984 patrones de diversidad biológica en los bosques tropicales de montaña: la elevación  
985 (asociada a la temperatura, cambios en la radiación y la presencia de ecotonos), la  
986 humedad (relacionada con la incidencia del banco de nubes, la estacionalidad y cambios  
987 en las dinámicas el suelo) y la topografía (y su influencia en la escorrentía y el efecto del  
988 viento) (Young, 1993). También son de gran importancia patrones espaciales como la  
989 conectividad y la fragmentación pues estos inciden en la capacidad de dispersión de las  
990 especies (Young, 1993). Teniendo en cuenta todos estos elementos de análisis se puede  
991 entender mejor uno de los cambios estructurales de los bosques de montaña que más ha  
992 llamado la atención de diversos investigadores, la disminución del dosel y de la altura de  
993 los árboles con el aumento en la elevación (Bruijnzeel, Kappelle, Mulligan, & Scatena,  
994 2010). El estrés hídrico (por exceso o por déficit de agua), la temperatura y la radiación,  
995 la disponibilidad de nutrientes en el suelo y el viento han sido usados como factores  
996 explicativos de la disminución en la altura de los árboles con la elevación, sin embargo  
997 aunque estos factores pueden tener una influencia en la arquitectura del bosque no todos  
998 parecen tener un efecto significativo (Bruijnzeel, Kappelle, Mulligan, & Scatena, 2010).

999 Procesos ecológicos relevantes para la diversidad:

1000 Se ha registrado que la cantidad de endemismos aumenta con la elevación en los bosques  
1001 nublados tropicales de montaña, alcanzando su máximo a los 2000 m.s.n.m (Bruijnzeel,

1002 Kappelle, Mulligan, & Scatena, 2010). Fenómeno atribuido generalmente a las  
1003 particularidades de los taxa y sus interacciones biológicas específicas (por ejemplo en la  
1004 polinización), a la estabilidad climática por largos periodos de tiempo y al efecto de las  
1005 áreas pequeñas que aumentan las tasas especiación (determinadas por patrones  
1006 orográficos) (Young, 1993). Los procesos de especiación en estos ecosistemas parecen  
1007 estar asociados a procesos de hibridación, a clinas en gradientes ambientales y a eventos  
1008 de vicarianza (por movimientos tectónicos y cambios en la dispersión) siendo la  
1009 especiación alopátrica la forma predominante de especiación (Young, 1993). Sin embargo  
1010 los mismos factores que promueven estos tipos de especiación pueden estar aumentando  
1011 el riesgo de extinción de las especies (Young, 1993). En cuanto a la riqueza específica la  
1012 tendencia es distinta, dándose una disminución de esta con la elevación, aunque aún es  
1013 necesario esclarecer los motivos de este recambio altitudinal de las especies, varias  
1014 investigaciones han indicado que esta disminución está relacionada con el cambio en las  
1015 condiciones ambientales, específicamente con cambios en la temperatura y la humedad,  
1016 el exceso de lluvias y cambios en la disponibilidad de luz y nutrientes del suelo que  
1017 inciden en la productividad primaria así como también a procesos evolutivos históricos y  
1018 de capacidad de dispersión de las especies (Young, 1993) (Bruijnzeel, Kappelle,  
1019 Mulligan, & Scatena, 2010).

1020 Regeneración natural:

1021 El proceso de regeneración en los bosques es el proceso que permite la renovación de  
1022 individuos de las especies, por lo que tiene una gran importancia para la estructuración  
1023 de comunidades (Grubb, 1977; Norden, 2014). Este proceso ocurre en varias etapas, que  
1024 imponen diferentes filtros ambientales, e incluyen la fecundación de embriones de la  
1025 planta, la producción de semillas, las colonizaciones de semillas en nuevos sitios y el  
1026 establecimiento de semillas (Grubb, 1977; Norden, 2014). Esta idea surgió desde la

1027 observación que los estadíos más tempranos de desarrollo en las plantas están sujetos a  
1028 altos riesgos de mortalidad (Grubb, 1977; Norden, 2014). Por lo que ver solo las  
1029 dinámicas que ocurren en los estadíos de vida adulto en las plantas podrían esconder  
1030 importantes patrones en la coexistencia de especies y la distribución de los individuos  
1031 (Grubb, 1977; Norden, 2014). Unida a esta observación se encuentra la idea que los  
1032 organismos adultos pueden tener mayor sobreposición de nichos, así como también es  
1033 posible ver individuos adultos se pueden encontrar en condiciones que las que las  
1034 plántulas normalmente no podrían sobrevivir (Grubb, 1977; Norden, 2014). Esto refleja  
1035 un cambio ontogenético en el nicho que tiene importantes implicaciones sobre la  
1036 estructuración de comunidades (Grubb, 1977; Norden, 2014). El nicho realizado de las  
1037 especies será el resultado de final de una serie de filtros ambientales que determina la  
1038 distribución de las especies (Grubb, 1977; Norden, 2014). Es importante entender que la  
1039 heterogeneidad ambiental, tanto en el espacio como en el tiempo, puede cambiar también  
1040 los patrones de distribución de especies (Grubb, 1977; Norden, 2014). Un ejemplo de  
1041 como la heterogeneidad ambiental afecta el reclutamiento de especies se puede encontrar  
1042 en el efecto de almacenamiento, en el cual las fluctuaciones en la disponibilidad de los  
1043 recursos en el tiempo, permite el reclutamiento de especies en diferentes periodos de  
1044 tiempo, almacenando reclutas de especies que solo podían colonizar en determinados  
1045 momentos de tiempo dados por la heterogeneidad ambiental (Grubb, 1977; Norden,  
1046 2014). Existen cuatro procesos ecológicos que gobiernan la fase de regeneración. El  
1047 primero está dada por la limitación en la dispersión, que se define como el fracaso de las  
1048 especies para alcanzar un lugar favorable para la regeneración (Grubb, 1977; Norden,  
1049 2014). El segundo, está dado por los filtros que enfrentan las plantas para establecerse  
1050 una vez a germinado la plántula (Grubb, 1977; Norden, 2014). El tercero dado por las  
1051 fluctuaciones en el tiempo de los recursos y condiciones ambientales (Grubb, 1977;

1052 Norden, 2014). Y el ultimo los efectos de densidad dependencia negativa que limita el  
1053 reclutamiento de especies (Grubb, 1977; Norden, 2014).

1054 **Metodología ampliada:**

1055 Área de estudio:

1056 Este proyecto tendrá lugar en la reserva biológica del Encenillo que corresponde a un  
1057 bosque nublado de alta montaña según la clasificación de bosques tropicales de montaña  
1058 presenta por Bruijnzeel en el 2010 donde la temperatura máxima promedio cae por  
1059 debajo de los 10 grados centígrados, en elevaciones que van desde los 2800 y los 3200  
1060 metros de elevación sobre el nivel del mar, donde la altura del dosel varia de 15 a 18  
1061 metros, y los arboles emergentes son normalmente ausentes, pero pueden llegar a los 26  
1062 metros. En el que las hojas microfilas son bastante comunes y debido a las condiciones  
1063 de humedad por precipitación horizontal permiten una gran abundancia de especies de  
1064 plantas epifitas y coberturas de musgos y hepáticas del 70 al 80%. Se constituyó en el  
1065 2007 con el propósito de preservar los bosques altoandinos dominados por encenillos  
1066 (*Weinmannia* spp.) y la flora y fauna asociada a estos. Cuanta con una extensión total de  
1067 195 ha, de las cuales 135 presentan cobertura boscosa. Su importancia radica en que allí  
1068 se encuentran algunos de los últimos fragmentos de bosque nativo primario en la  
1069 cordillera oriental. Por esta razón se cree que es de los pocos refugios restantes para aves  
1070 de interior de bosque y mamíferos como coati y el armadillo de la zona (Reserva  
1071 Biológica Encenillo s.f.).

1072 Protocolo de medición de rasgos funcionales.

1073 Establecimos el siguiente protocolo de medición de rasgos funcionales no solo para  
1074 responder a las preguntas planteadas en el proyecto sino también con el propósito de tener  
1075 un procedimiento estandarizado de recolección de muestras y medición de rasgos  
1076 funcionales. Este protocolo nos permitirá tener un control sobre la forma en la que se

1077 realiza la caracterización de las estrategias funcionales y será un procedimiento estándar  
1078 que pueda servir para futuros proyectos.

1079 Está basado en diferentes propuestas de investigadores e instituciones gubernamentales  
1080 que dan guía sobre la forma en la que se debe obtener información sobre los diferentes  
1081 rasgos funcionales, como lo son el trabajo de Cornelissen J.H.C. et al en el 2003  
1082 “Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits  
1083 worldwide”, el trabajo de Salgado-Negret B. et al del instituto de investigación de  
1084 recursos biológicos Alexander von Humboldt de 2015 “La ecología funcional como  
1085 aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y  
1086 aplicaciones”, la propuesta de Carmona C.P. et al de 2015 “More for less:sampling of  
1087 plant functional traits across local environmental gradients” y finalmente el trabajo de  
1088 Markesteijn L. y Poorter L. en el 2009 “Seedling root morphology and biomass allocation  
1089 of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance”.

1090 En el protocolo se plantea la forma en la que fueron escogidos los individuos de los que  
1091 se tomaron los rasgos funcionales, el método de colecta de material vegetal en campo  
1092 así como también el procedimiento general de medición de los rasgos teniendo en cuenta  
1093 el orden de procesamiento de cada muestra y finalmente el método de medición de cada  
1094 rasgo.

1095 Selección de individuos:

1096 Con base en un muestreo local de especies realizado previamente se seleccionaron las 10  
1097 especies más abundantes en plántulas y adultos, según su densidad de tallos, procurando  
1098 que presentaran estrategias de crecimiento contrastantes (Hurtado & Norden, datos sin  
1099 publicar). Las muestras vegetales se colectaron de entre 10 a 15 individuos de cada una de  
1100 las especies, que estuvieran sanos y sin huellas de ataques por herbívoros o patógenos  
1101 (Carmona, Rota, Azcárate, & Peco, 2015). En plántulas se colectó material vegetal en

1102 individuos que tuvieran al menos 6.5cm y máximo 22cm de alto - que demostrarán un  
1103 desarrollo completo de sus hojas- teniendo así un control sobre la biomasa de los  
1104 individuos, dado que su biomasa tiene una influencia directa sobre la variabilidad de los  
1105 rasgos funcionales (Poorter & Markesteijn, 2007). En plántulas se evitó coleccionar material  
1106 vegetal si presentaban rebrotes, sin embargo se registró por especie el grado de rebrote,  
1107 pues esta característica tiene una importancia estratégica en la persistencia de las plantas  
1108 en el bosque (Bond & Midgley, 2001). También se registró la exposición de las plántulas  
1109 a la luz solar, de acuerdo con la clasificación de esta exposición utilizada por Poorter en  
1110 el 2007, coleccionando material vegetal para medición de rasgos solo en individuos que  
1111 estuvieran bajo condiciones de buena exposición solar, considerados aquí los valores 3,  
1112 4 y 5. En esta clasificación se dan valores de exposición en cinco niveles, siendo 1 - el  
1113 valor asignado a individuos que no reciben ninguna radiación directa, 2 - valor asignado  
1114 a individuos que reciben radiación lateral, 3 - valor asignado a individuos que reciben  
1115 radiación directa en una parte de su corona 4 - si reciben radiación directa en toda la  
1116 corona y 5 - si tiene una exposición directa a la radiación en su corona pues es un árbol  
1117 emergente. Se controló que las mediciones de los rasgos se hicieran todas en un mismo  
1118 nivel de inclinación, pues el nivel de inclinación tiene una incidencia en los niveles de  
1119 humedad del suelo y estos pueden representar cambios en los filtros ambientales a los que  
1120 se enfrenta la planta, especialmente en ecosistemas tropicales de montaña, y generar  
1121 diferentes variaciones en las estrategias funcionales de las plantas (Bruijnzeel, Mulligan,  
1122 & Scatena, 2011; de Bello et al., 2013; Salgado-Negret, Canessa, Valladares, Armesto, &  
1123 Pérez, 2015) .

1124 Para los individuos adultos se realizaron colectas de material vegetal en individuos con  
1125 al menos 10cm de DAP, verificando que fueran individuos adultos según la presencia o  
1126 vestigios de floración.



1127 Colecta de material vegetal (fase de campo):

1128 Adultos:

1129 Se realizó una colecta de muestras de madera y hojas de cada individuo. Con la ayuda de  
1130 un barreno se extrajo una muestra de madera, teniendo cuidado de ubicar el barreno de  
1131 forma perpendicular al tronco y en un lugar donde existiera la menor influencia de la  
1132 inclinación del tronco. El barreno no debía atravesar completamente, sino llegar hasta la  
1133 mitad del tronco, para evitar al máximo los daños estructurales al individuo, y además se  
1134 tapó el orificio realizado con una rama de la misma especie, que encajará en el hoyo  
1135 evitando una posible invasión de patógenos en el individuo. La muestra extraída se guardó  
1136 en un pitillo con orificios marcado con el código de la especie y el número de la muestra.  
1137 Todas las muestras de madera fueron sumergidas en agua con algunas gotas de hipoclorito  
1138 de sodio a la menor brevedad posible, para así evitar la proliferación de hongos (Salgado-  
1139 Negret, 2016). Para las muestras foliares, recolectó una rama gruesa, que estuviera en la  
1140 máxima exposición solar posible, esta se almacenó en una bolsa plástica para evitar al  
1141 máximo la pérdida de agua de las hojas. También se marcó con el código de la especie y  
1142 el número de la muestra, para la posterior medición de rasgos foliares las hojas extraídas  
1143 de cada rama se guardaron en bolsas plásticas con papel humedecido, cada muestra con  
1144 el debido marcaje, y guardadas en una nevera de icopor (Salgado-Negret, 2016).

1145 Plántulas:

1146 Se realizó la colecta de todo el individuo, teniendo el mayor cuidado posible para no  
1147 romper las raíces secundarias, al excavar un hueco alrededor de la plántula para poder  
1148 extraerla (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter & Markesteijn, 2007; Salgado-  
1149 Negret, 2016). Fue importante revisar la dirección en que la raíz crecía, pues si este  
1150 crecimiento es de forma lateral el agujero siguió esta dirección de crecimiento, para evitar  
1151 el rompimiento de la raíz. La muestra se almacenó en una bolsa plástica marcada con el

1152 código de la especie y el número de la muestra. Sin embargo, fue necesario garantizar la  
1153 humedad de la muestra por lo que esta fue sumergida en agua una vez colectada (Salgado-  
1154 Negret, 2016).

1155 Una vez colectadas las muestras se realizó las medidas de los rasgos funcionales con  
1156 ayuda de equipos de laboratorio, en el siguiente orden:

1157 Plántulas:

1158 Separación de las partes de la plántula en hojas, tallo y raíz teniendo en cuenta que la  
1159 división entre el tallo y la raíz pudiera ser evidenciable por un cambio en el aspecto de  
1160 los tejidos.

1161 1.) Hojas fresco: Seleccionar cinco hojas (ni las más juveniles ni las más senescentes,  
1162 sin hongos o herbivoría) y pesarlas en fresco además de escanearlas, con una medida de  
1163 referencia métrica. Guardarlas en sobres individuales para secar al horno. Si la plántula  
1164 presentó más de cinco hojas, se guardaron las hojas adicionales en sobres para estimar el  
1165 peso seco foliar total.

1166 2.) Raíz fresco: Se escaneo la raíz para medir su longitud máxima y pesarla en fresco.  
1167 Guardado en sobre marcado para secar.

1168 3.) Tallo fresco: Peso fresco del tallo y estimación del volumen desplazado de agua  
1169 por el tallo.

1170 4.) Secado de todos los sobres (cinco hojas individuales, hojas totales, raíz, tallo) a  
1171 60°C por 72 horas. Seguida por la estimación de peso seco de cada parte, inmediatamente  
1172 después de ser sacadas del horno. Si las muestras no pudieron ser pesadas inmediatamente  
1173 después, fueron almacenadas en una bolsa de plástico sellada y con gel de sílica y/o  
1174 puestas de nuevo, durante un tiempo, en el horno

1175 5.) Estimación final de rasgos según indicaciones para cada rasgo.

1176

1177 Adultos:

1178 1. Escogencia de las cinco hojas y almacenamiento en papel humedecido para  
1179 alcanzar la hidratación

1180 2. Eliminación de la corteza de la rama y marcaje. Almacenamiento en bolsa ziploc  
1181 con agua y cloro hasta su medición de volumen.

1182 3. Estimación de peso en fresco las cinco hojas seleccionadas y escaneo para la  
1183 determinación de área foliar y marcaje para posteriormente ser llevadas al horno de  
1184 muestras botánicas.

1185 4. Estimación volumen de la madera de la rama (2cm) y de la muestra colectada con  
1186 el barreno.

1187 5. Secado en el horno de muestras botánicas, a una temperatura de 60°C por al menos  
1188 72 horas o a 70°C por 48 horas para las hojas, a 70°C durante 72 horas para muestras de  
1189 madera.

1190 6. Luego fueron pesadas - inmediatamente después de ser sacadas del horno. Si las  
1191 muestras no pudieron ser pesadas inmediatamente después, fueron almacenadas en una  
1192 bolsa de plástico sellada y con gel de sílica.

1193 7. Estimación final de rasgos según indicaciones para cada rasgo.

1194

1195 • Biomasa (plántulas, gr gr-1):

1196 Será el resultado de la suma del peso seco (en gramos) de todas las hojas de la plántula,  
1197 incluyendo cotiledones si los hay, del tallo de la plántula y de las raíces. La raíz será  
1198 diferenciada del tallo por el límite en el que ocurra un cambio de color de tejidos. Este  
1199 rasgo tiene una influencia importante en la variabilidad de los rasgos funcionales y  
1200 además sirve como una aproximación a la tasa de crecimiento en el primer año de  
1201 vida(Poorter & Markesteijn, 2007; Salgado-Negret, 2016).

1202 • Área foliar (plántulas y adultos, mm<sup>2</sup>):

1203 Se seleccionaron cinco hojas con peciolo completamente desarrolladas que tuvieran la  
1204 menor - o ninguna - influencia de senescencia o herbivoría y se marcaban. La estimación  
1205 del área foliar se realizó con la ayuda de un escáner, tomando las imágenes de estas hojas  
1206 frescas bien expandidas, en un fondo blanco y con la presencia siempre de una escala. En  
1207 caso de hojas coriáceas, enrolladas o grandes que fueran difíciles de poner en el escáner,  
1208 se dividió la hoja en fragmentos más pequeños para luego estimar el área de cada  
1209 fragmento y sumar. Posteriormente la imagen se analizó con el programa ImageJ,  
1210 convirtiéndola a formato binario blanco y negro de 8 bits, para maximizar el contraste y  
1211 tener una estimación precisa del área foliar. Este rasgo representa la lámina foliar  
1212 proyectada en milímetros cuadrados, y su valor indica que tan eficiente es la planta para  
1213 interceptar la radiación solar, así como también tiene importantes implicaciones en la  
1214 economía del carbono y el balance hídrico de las plantas (Pérez-Harguindeguy et al.,  
1215 2013; Salgado-Negret, 2016).

1216 • Área foliar específica (plántulas y adultos, cm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>):

1217 Las cinco hojas seleccionadas para el área foliar fueron secadas en un horno a 60°C por  
1218 al menos 72 horas o a 70°C por 48 horas, y luego fueron pesadas - en gramos con tres  
1219 decimales de exactitud -, inmediatamente después de ser sacadas del horno. Si las  
1220 muestras no pudieron ser pesadas inmediatamente después, fueron almacenadas en una  
1221 bolsa de plástico sellada y con gel de sílica. Luego se estimó el área foliar específica  
1222 dividiendo el área foliar en centímetros cuadrados por la masa seca de la hoja respectiva.  
1223 Este rasgo indica el costo de construir una mm<sup>2</sup> de área foliar y es un rasgo clave en el  
1224 espectro de la economía foliar (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Salgado-Negret, 2016).

1225 • Contenido foliar de materia seca (plántulas y adultos, mg gr<sup>-1</sup>):

1226 Este rasgo se estimó para las cinco hojas seleccionadas en área foliar y área foliar  
1227 específica, dividiendo el peso seco respecto al peso fresco de cada hoja. Las hojas deben  
1228 ser secadas en temperaturas inferiores a los 70°C pues así se evita la volatilización de  
1229 algunos de sus nutrientes foliares. Altos valores de este rasgo están relacionados con alta  
1230 densidad de los tejidos foliares e inversión en defensas estructurales, pero con bajas tasas  
1231 de descomposición de la hojarasca (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Salgado-Negret,  
1232 2016).

1233 • Fracción de masa de las hojas, las raíces y el tallo (plántulas, gr gr-1):

1234 Este rasgo se estimó en las tres partes de la plántula. La estimación de cada fracción de  
1235 masa será igual a el peso seco - en gramos - en la parte de interés (ya sean hojas, raíces o  
1236 tallo) dividido por el peso seco de toda la plántula - en gramos-1 con tres decimales de  
1237 precisión -. La medición de este rasgo tiene implicaciones importantes en el  
1238 entendimiento sobre la asignación de los recursos en la planta, y determina cuales son las  
1239 estrategias de forrajeo de las plantas para optimizar su fitness ecológico (Pérez-  
1240 Harguindeguy et al., 2013; Poorter & Markesteijn, 2007).

1241 • Densidad de madera - tallo en el caso de plántulas - (plántulas y adultos, gr cm-3)

1242 Para la estimación de este rasgo las muestras de madera debían estar apropiadamente  
1243 hidratadas. Se realizaron estimaciones de la densidad de madera en las muestras de  
1244 madera obtenidas del tronco, y en el caso de ramas, de la rama de la que se derivan las  
1245 muestras foliares y, en el caso de las plántulas, del tallo de las plántulas. A las muestras  
1246 de madera provenientes de la rama se quitó la corteza y se hizo un posterior marcaje con  
1247 el código de la especie y el número de la muestra. Finalmente se sumergió la muestra en  
1248 agua con algunas gotas de cloro y para así evitar la desecación y proliferación de hongos,  
1249 y se mantuvo de esta forma hasta el momento del análisis de laboratorio. A cada muestra  
1250 hidratada de madera se le determinó el volumen con el método de desplazamiento de

1251 agua, en el cual el núcleo de madera se sumerge completamente en un recipiente con agua  
1252 sobre una balanza semi-analítica con tres decimales de precisión. El núcleo de madera se  
1253 sumergió con la ayuda de una aguja cuyo volumen fuera despreciable y la muestra de  
1254 madera no debía tocar ninguna parte del recipiente. El peso medido de agua desplazada  
1255 es igual al volumen de la muestra (ya que el agua tiene una densidad igual a 1 g/cm<sup>3</sup>). La  
1256 balanza debía volver a cero después de la medición, para continuar midiendo los otros  
1257 núcleos de madera. Después de esta medición, el núcleo de madera fue secado en un  
1258 horno para muestras botánicas a una temperatura constante de 70°C durante 72 horas para  
1259 finalmente pesarlo, en gramos con tres decimales de precisión, inmediatamente después  
1260 de que la muestra fuera sacada del horno. Si las muestras no pudieron ser pesadas  
1261 inmediatamente después, se almacenaron en una bolsa de plástico sellada y con gel de  
1262 sílica. La densidad de madera es la división entre la masa seca y el volumen de la muestra.  
1263 Este rasgo es un indicador de la vulnerabilidad del tallo a la cavitación, por lo tanto altos  
1264 valores en este rasgo están correlacionados con mayor resistencia a la ruptura y con tasas  
1265 demográficas de menor crecimiento y mortalidad (Pérez-Harguindeguy et al., 2013;  
1266 Salgado-Negret, 2016).

1267 • Longitud radicular específica (plántulas, cm gr<sup>2</sup>):  
1268 Es igual a la longitud máxima de la raíz, medida con la ayuda del programa ImageJ,  
1269 dividida el peso seco de la raíz. Es un rasgo análogo al área foliar específica pero bajo el  
1270 suelo y hace referencia a la relación entre unidad de adquisición – longitud – y la inversión  
1271 en recursos. Generalmente, plantas con alta longitud radicular específica despliegan  
1272 mayor superficie de absorción por unidad de masa seca invertida y se considera que tienen  
1273 mayores tasas potenciales de absorción de agua y nutrientes, menor vida útil y tasa de  
1274 crecimiento superior a plantas de baja Longitud radicular específica (Pérez-Harguindeguy  
1275 et al., 2013; Salgado-Negret, 2016).

1276 • Contenido radicular de materia seca (plántulas, mg gr<sup>-1</sup>):

1277 Este rasgo se define como la cantidad de materia seca por unidad de masa, para determinar  
1278 la cantidad de materia seca se dividió el peso seco entre el peso fresco de la raíz. Altos  
1279 valores de este rasgo están relacionados con alta densidad de los tejidos radiculares e  
1280 inversión en defensas estructurales, pero con bajas tasas de descomposición del tejido en  
1281 el suelo (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter & Markesteijn, 2007; Salgado-Negret,  
1282 2016).

1283 **Referencias:**

1284 Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: The  
1285 persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(1), 45–51.  
1286 [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)

1287 Bruijnzeel, L. A., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2011). Hydrometeorology of tropical  
1288 montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrological Processes*, 25(3), 465–498.  
1289 <http://doi.org/10.1002/hyp.7974>

1290 Carmona, C. P., Rota, C., Azcárate, F. M., & Peco, B. (2015). More for less: Sampling  
1291 strategies of plant functional traits across local environmental gradients. *Functional*  
1292 *Ecology*, 29(4), 579–588. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12366>

1293 de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C. H., Boulangeat, I., Mazel, F., & Thuiller,  
1294 W. (2013). Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of  
1295 plant communities: A case study in the French Alps. *Ecography*, 36(3), 393–402.  
1296 <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07438.x>

1297 Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P.,  
1298 ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant  
1299 functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(34), 167–234.  
1300 <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>

- 1301 Poorter, L., & Markesteijn, L. (2007). Seedling Traits Determine Drought Tolerance of  
 1302 Tropical Tree Species Author(s): Lourens Poorter and Lars Markesteijn Source:  
 1303 Biotropica, 40(3), 321–331.
- 1304 Salgado-Negret, B. (2016). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo  
 1305 y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. (B. Salgado-Negret, Ed.)  
 1306 (Salgado-Ne). Bogotá D.C. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos  
 1307 Alexander von Humboldt.
- 1308 Salgado-Negret, B., Canessa, R., Valladares, F., Armesto, J. J., & Pérez, F. (2015).  
 1309 Functional traits variation explains the distribution of *Aextoxicon punctatum*  
 1310 (Aextoxicaceae) in pronounced moisture gradients within fog-dependent forest  
 1311 fragments. *Frontiers in Plant Science*, 6(July), 511.  
 1312 <http://doi.org/10.3389/fpls.2015.00511>

### 1313 **Bibliografía**

- 1314 Acuña Caro, C. A. (2010). *IDENTIFICACIÓN DE ÁREAS PRIORITARIAS DE CONSERVACIÓN*  
 1315 *ENFOCADAS HACIA LA CONECTIVIDAD ESTRUCTURAL DEL CORREDOR ENCENILLO*  
 1316 *(MUNICIPIOS DE LA CALERA, GUASCA, SOPO, SESQUILÉ, GUATAVITA),*  
 1317 *CUNDINAMARCA.* Bogotá D.C.: Pontificia Universidad Javeriana - Tesis de Grado.
- 1318 Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-  
 1319 trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs.  
 1320 interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24: 1192–1201.  
 1321 doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x.
- 1322 Armenteras, D., Gast, F., & Villareal, H. (2002). Andean forest fragmentation and the  
 1323 representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia.  
 1324 *Biological Conservation*, 245-256.
- 1325 Balvanera, P., Pfisterer, A., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., et al. (2006).  
 1326 Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and  
 1327 services. *Ecology Letters*, 9: 1146–1156. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x.
- 1328 Bruijnzeel, L. A., Kappelle, M., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2010). Tropical montane cloud  
 1329 forest: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In L. A.  
 1330 Bruijnzeel, F. N. Scatena, & L. S. Hamilton, *Tropical Montane Cloud Forest* (pp. 691-  
 1331 740). New York: Cambridge University Press.



- 1332 deBello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W., Sebastia, M.-T., & Leps, J. (2013). Which trait  
1333 dissimilarity for functional diversity: Trait means or trait overlap. *Journal of vegetation*  
1334 *Science*, 807-819.
- 1335 Daz, S., & Cabido, M. (2011). Vive la difference: plant functional diversity matters to  
1336 ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution* , Vol.16 No.11 .
- 1337 Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A., et al. (2015).  
1338 Scalling from traits to ecosystems: Developing a general trait driver theory via  
1339 integrating trait-based and metabolic scaling theories. *Advances in ecological research*,  
1340 249-318.
- 1341 Hillebrand, H., & Matthiessen, B. (2009). Biodiversity in a complex world: Consolidation and  
1342 progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 1405-1419.
- 1343 Hooper, D., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., et al. (2005). EFFECTS OF  
1344 BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT  
1345 KNOWLEDGE. *Ecological monographs*, 75: 3–35. doi:10.1890/04-0922.
- 1346 Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: what do we need to know about their  
1347 ecology? *Ecology Letters*, doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x.
- 1348 Laliberte, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional  
1349 diversity from multiple traits. *ecological society of America*, 299-305.
- 1350 Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2006). Ecological  
1351 consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 685-692.
- 1352 Norden, N. (2014). De porque la regeneracion natural es tan importante para la coexistencia  
1353 de especies en los bosques tropicales. *Colombi Forestal*, 17(2).
- 1354 Poorter, L. (2007, Abril). Are species Adapted to their Regeneration Niche, Adult Niche, or  
1355 Both? *The American Naturalist*, 169(4).
- 1356 Salgado-Negret, B. (2016). *Ecologa funcional como aproximacion al estudio, manejo y*  
1357 *conservacion de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. (B. Salgado-Negret, Ed.)  
1358 Bogota D.C.: Instituto de investigacion de recursos biologicos Alexander Bon Humbolt.
- 1359 Scatena, F. N., Bruijnzeel, L. A., Bubb, P., & Das, S. (2010). Setting the stage. In L. A. Bruijnzeel,  
1360 F. N. Scatena, & L. S. Hamilton, *Tropical Montane Forest* (pp. 3-13). Now York:  
1361 Cambridge University Press.
- 1362 Siefert, A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in  
1363 plant communities. *Ecology Letters*.
- 1364 Spasojevic, M. J., Yablon, E. A., Oberle, B., & Myers, J. A. (2014). Ontogenetic trait variation  
1365 influences tree community assembly across enviromental gradients. *Ecosphere*,  
1366 5(10):129. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-000159.1>.

- 1367 Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., et al. (2012). The return  
1368 of variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and*  
1369 *Evolution*, 27(4).
- 1370 Wright, S. D., & McConnaughay, K. M. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: the  
1371 importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 119-131.
- 1372 Young, K. R. (1993). Biogeographical Paradigms Useful for the Study of Tropical Montane  
1373 Forest and Their Biota. In S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. L. Luteyn,  
1374 *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest* (pp. 79-87). New York:  
1375 The New York Botanical Garden.
- 1376
- 1377
- 1378
- 1379