

Pontificia Universidad Javeriana
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales
Carrera de Ecología



DINÁMICA TEMPORAL DE LA LLUVIA DE SEMILLAS EN UN BOSQUE SECO
DEL VALLE DEL MAGDALENA: RIQUEZA, ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y
RASGOS FUNCIONALES

Autor

CARLOS ANDRÉS ORDÓÑEZ PARRA
Trabajo de Grado para obtener el título de Ecólogo

Directora

SOFÍA ISABEL BASTO MERCADO, PhD.

Bogotá D.C.
Mayo del 2018

Este trabajo de grado está dedicado a dos personas extraordinarias:

Mi tío, Enrique Correa

Gracias a ti, pude cumplir mi sueño de ser profesional y estudiar lo que me apasiona. Espero que Dios te mantenga por mucho más tiempo en nuestras vidas y puedas seguir ayudando a más personas a cumplir sus sueños.

Elio Mendoza, fundador del Parque Natural Mana Dulce

Espero este documento le demuestre lo agradecido que estoy por tu decisión de hacer de Mana Dulce un aula verde para mostrarle al mundo cuan bello es nuestro planeta y en particular el bosque seco. Al igual que con mi tío, el mundo necesita más personas como tú.

Agradecimientos

Al bosque seco del Parque Natural Mana Dulce, por darme la oportunidad de cumplir mi sueño de investigar uno de los ecosistemas más mágicos de nuestro país y que más requiere nuestra atención hoy en día. Sin lugar a duda, estoy eternamente agradecido con la Sra. Constanza Mendoza por permitirme hacer de Mana Dulce el escenario de mi investigación, y con Don César y Maricela por llenar mis visitas de charlas amenas y risas.

A mi directora Sofía Basto, por su asesoría, apoyo incondicional y amistad. En ella no sólo encontré una mentora en mi área de interés, sino que encontré un gran ser humano y muchos elementos del tipo de profesional que espero ser. Con ella, crecí como persona y me enamoré perdidamente de la ciencia y del camino que he escogido para mi vida. De no ser por ella nunca hubiera conocido a las semillas de la forma en la que lo hago ahora.

A mis padres, por enseñarme a perseguir mis sueños, que el trabajo duro siempre trae recompensas y mostrarme el tipo de ser humano que quiero llegar a ser. Ninguna página en ningún documento nunca va a mostrar completamente todo el amor y bendiciones que recibí de ellos, ni el profundo agradecimiento que llevo en mi corazón.

A mi tío Enrique, pues esto jamás hubiera sido posible si él no hubiera creído en mí y me hubiera dado la oportunidad de estudiar. Gracias por ayudarme a cumplir mis sueños.

A mi abuela y mis tías Mónica y Rosemary, por ser una constante en mi vida y siempre brindarme su oído y su consejo cuando lo necesité. Todas ellas son grandes ejemplos de fortaleza en mi vida.

A mis primos y ahijados Sofía y Alejandro, que me dieron un motivo más para estudiar el bosque seco tropical y querer restaurarlo y conservarlo. Primos: tienen que venir a verlo, ¡es increíble!

A mis profesores Jorge Jácome, Miguel León y Néstor García quienes me abrieron las puertas del Herbario e introdujeron al apasionante mundo de las plantas. El Herbario siempre será el sitio donde las plantas y yo entablamos una relación amistosa que durará para toda la vida.

A mis profesores de Ecología y Biología, quienes me dieron las herramientas para estar cada vez más cerca de mis sueños e, incluso, los ejemplos del tipo de profesional que quiero ser. En especial, agradezco a María Ángela Echeverry, Juan Carlos Benavides, Pablo Ramos y Loyla Rodríguez por ofrecerme su amistad y consejo.

A Don William, por acompañarme incondicionalmente en el desarrollo de mi trabajo de grado. Su compañía y su apoyo hicieron de todas las tardes de procesamiento un espacio agradable y muy ameno.

A mis amigos de la Universidad, por hacer de mi paso por la Javeriana una aventura que nunca olvidaré. El universo ha sido muy generoso conmigo, y me ha permitido conocer a un

gran número de personas que han alegrado mi día a día y me han ayudado a dar lo mejor de mí. Sin ustedes, esta tesis jamás habría sido posible.

A mis amigos del colegio Brunny, Dayana, Juan Sebastián y Andrea que no dejaron que la distancia arruinará nuestra amistad. También, quiero agradecer a mi Profesora Mariela Rocha. Tu apoyo y tus enseñanzas desde el grupo de pintura nunca han abandonado mi mente y mi corazón.

Al Equipo del Parque Nacional Natural Selva de Florencia, quienes – durante mi experiencia como Guardaparques Voluntario - me inspiraron a querer dar lo mejor de mí por la conservación de los ecosistemas colombianos y volver a creer en las personas y el gran papel que pueden llegar a tener en estos procesos.

A ti, mi querido lector, por tomarte el tiempo de leer este documento y adentrarte en el maravilloso - aunque a veces algo tímido y silencioso - mundo de las semillas. Si tú estás leyendo esto, he cumplido con mi misión.

"When I knew nothing about plants, I experienced a forest only as a tangle of forms, shapes, and colors without meaning or depth, beautiful when taken as a whole but ultimately incomprehensible and exotic. Now the components of the mosaic have names, the names implied relationships, and the relationships resonated with significance"

Wade Davis, *One River*.

Índice de Contenidos

Pregunta de investigación.....	10
Objetivos.....	10
Abstract.....	11
Introducción.....	12
Materiales y Métodos.....	13
Resultados.....	16
Discusión.....	17
Agradecimientos.....	20
Resumen.....	20
Referencias.....	21

Lista de Anexos

Anexo 1. Guía de Autor de la Revista de Biología Tropical.....	37
Anexo 2. Marco Teórico.....	54
Anexo 3. Marco Metodológico.....	63

Lista de Figuras

Figura 1. Distribución y numeración de las trampas de semillas en cada parcela.....	26
Figura 2. Relación entre la precipitación total (mm), la abundancia total de semillas, la riqueza de especies y el índice Alfa de Fisher y cada uno de los meses de muestreo.....	27
Figura 3. Número de morfotipos en los que se presenta cada atributo de los rasgos funcionales cualitativos estudiados.....	28
Figura 4. Cambios en la masa de las semillas registrados durante los meses de muestreo.....	29
Figura Anexa 1. Representación de relaciones entre conceptos claves de la presente investigación.....	58

Figura Anexa 2. Diagrama de flujo de la metodología empleada en el presente Trabajo de Grado.....	63
Figura Anexa 3. Localización geográfica del área de estudio.....	65
Figura Anexa 4. Trampas de semillas utilizadas en el presente trabajo de grado y sus dimensiones.....	66
Figura Anexa 5. Colecta del contenido de una de las trampas de semillas instalada en el Parque Natural Mana Dulce.....	68

Lista de Tablas

Tabla 1. Rasgos funcionales regenerativos seleccionados para el estudio y su importancia funcional.....	30
Tabla 2. Resultados de la comparación de la abundancia y riqueza de semillas entre cada mes (con la prueba de Dunn).....	31
Tabla 3. Resultados de la correlación por rangos de Spearman (r_s) entre la abundancia y riqueza de semillas y el índice Alfa de Fisher con la precipitación total mensual (mm) del mes específico del muestreo y de uno y dos meses previos al mismo.....	32
Tabla 4. Resultados del análisis de Chi cuadrado para las frecuencias en rasgos morfológicos cualitativos.....	33
Tabla 5. Matriz de comparación estadística de la masa entre cada mes por medio del test de Dunn.....	34
Tabla Suplementaria 1. Composición de especies presentes en la lluvia de semillas y su abundancia a lo largo de la presente investigación.....	35

DINÁMICA TEMPORAL DE LA LLUVIA DE SEMILLAS EN UN BOSQUE SECO DEL VALLE DEL MAGDALENA: RIQUEZA, ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y RASGOS FUNCIONALES

Pregunta de investigación

¿Cómo varía a lo largo del tiempo la lluvia de semillas de un bosque seco tropical del valle del río Magdalena (Colombia), en términos de riqueza, abundancia, diversidad y rasgos funcionales?

Objetivos

Objetivo general:

Describir y analizar la variación temporal, en términos de riqueza, abundancia, diversidad y rasgos funcionales de la lluvia de semillas de un bosque seco tropical del valle del río Magdalena (Colombia).

Objetivos específicos:

En el bosque seco tropical del Parque Natural Mana Dulce:

Caracterizar la variación en riqueza, abundancia y diversidad de la lluvia de semillas a lo largo de seis meses.

Establecer la asociación existente entre la riqueza, abundancia y diversidad de la lluvia de semillas con la precipitación.

Describir y evaluar la variación de los rasgos funcionales de las semillas de la lluvia de semillas a lo largo de seis meses.

Dinámica temporal de la lluvia de semillas en un bosque seco del valle del Magdalena: riqueza, abundancia, diversidad y rasgos funcionales

Carlos A. Ordóñez-Parra^{1*} & Sofía Basto²

1. Semillero de Investigación en Ecofisiología de Semillas y Plántulas, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia; carlos.ordonez@javeriana.edu.co

2. Unidad de Ecología y Sistemática, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia; sbasto@javeriana.edu.co

*Correspondencia

Abstract: Temporal dynamic of seed rain in a tropical dry forest of the Magdalena Valley: composition, structure, diversity and functional traits. Seed rain studies are important to understand the natural regeneration of ecosystems and to propose conservation and restoration plans. These plans are of vital importance in the tropical dry forest, one of the most threatened ecosystems in the world, which requires restoration practices to reverse their current degradation. However, the knowledge about regeneration dynamics in this ecosystem is scarce and focused in few biogeographical regions, particularly about the seed rain and seed functional traits. The objective of this study was to identify the patterns that define temporal variation, in terms of composition, structure, diversity and functional traits of the seed rain of a tropical dry forest located at the Magdalena River Valley (Colombia). In three 0.25 ha plots, 27 seed traps were installed, which were monitored every 15 days, between September of 2017 and February of 2018, and the contents collected. Seeds of each sample were separated, counted and identified taxonomically. Phenological histograms and frequency distributions diagrams were constructed. Moreover, the correlation between seed rain composition, structure, diversity and functional traits and precipitation was evaluated. Nine regenerative traits including external, internal and ecological were evaluated. Seed species richness and abundance, unlike the diversity, showed a dynamic related to the precipitation seasonality, both reaching their highest values in the dry season. Specifically, seed abundance was related to the total monthly precipitation of the specific month, in which the sampling was carried out, also with the previous month and, with that of the two months prior to sampling. Species richness was only correlated with the precipitation of the month in which the seeds were collected and, with the previous month. Regarding to seed functional traits, oval shape, smooth testa, large and spatulate-type embryos were recorded in most of the seeds. Moreover, seed mass changed over time, minimum values were obtained during the dry season and, maximum during the rainy season. This response can be a strategy of fast germination at the beginning of rainy season and, of tolerance to the high temperatures of the dry season. Results of this study contribute to increase our understanding about the phenology of the tropical dry forest, knowledge that might

be applied during the planning of the conservation and restoration strategies of this ecosystem.

Keywords: phenology, natural regeneration, seed functional traits, seed ecology.

Total de palabras: 8 674

La lluvia de semillas – el conjunto de semillas recién dispersadas desde individuos maduros en una comunidad (Garwood, 1989; Nathan & Muller-Landau, 2000) - es el proceso que aporta nuevos propágulos a los ecosistemas (González-Rivas, Tigabu, Castro-Marín, & Odén, 2009) y contribuye a la configuración de otros mecanismos de regeneración natural, como el banco de semillas (Nathan & Muller-Landau, 2000). Incluso, cuando un ecosistema ha sufrido un disturbio severo, la recuperación del ecosistema dependerá principalmente de los propágulos de la lluvia de semillas proveniente de ecosistemas adyacentes (Simões & Marques, 2007). Particularmente, el estudio de la lluvia de semillas es reconocido como un elemento fundamental para comprender los procesos de la regeneración de los bosques tropicales (Martínez-Garza, Flores-Palacios, De La Peña-Domene, & Howe, 2009), y emplear este conocimiento para formular planes de manejo y conservación que puedan reversar su pérdida actual (Norden, 2014).

Dichos planes cobran especial importancia en el bosque seco tropical que, luego de haber representado 42% de la vegetación tropical (Murphy & Lugo, 1995), actualmente es uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). La degradación del bosque seco tropical se encuentra asociada a su transformación en tierras agropecuarias, el asentamiento de poblaciones humanas y la poca representación del mismo en los sistemas de áreas protegidas (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). La convergencia de estos factores ha ocasionado una drástica reducción en su extensión – 1.7% de cobertura original remanente en Centroamérica (Olson et al., 2001), 8% en Colombia (García, Corzo, & Etter, 2014), 15% en Venezuela (Rodríguez et al., 2009) - y a que su configuración actual este dada a modo de pequeños y distanciados parches (Griscom & Ashton, 2011). Por lo tanto, se ha sugerido que para prevenir la pérdida total de este ecosistema es necesario recurrir a prácticas de conservación de los remanentes y, de restauración de las áreas donde se encontraba previamente (Dirzo, Young, Mooney, & Ceballos, 2011). A pesar de la urgencia de emprender estas prácticas y, de la extensiva transformación del bosque seco, que se ha presentado desde finales del siglo pasado (Janzen, 1988), en la literatura se encuentran hasta cinco veces más estudios sobre la regeneración natural de los bosques húmedos tropicales, que de los bosques secos (Meli, 2003). Por lo tanto, se evidencia el desconocimiento general que existe sobre la regeneración de los bosques secos tropicales (Stoner & Sánchez-Azofeifa, 2009), particularmente, los del Neotrópico, que resultan ser lo más amenazados, menos protegidos y menos estudiados (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). En consecuencia, se reducen las posibilidades de que los planes de manejo y de restauración en este ecosistema sean efectivos (Vieira & Scariot, 2006).

A pesar de la poca información reportada en la literatura, investigaciones realizadas hasta la fecha han permitido dilucidar algunos aspectos sobre la lluvia de semillas, así como de las características de las semillas de los bosques secos. En lo que respecta a la lluvia de semillas, Vieira y Scariot (2006) señalan que esta presenta un patrón bastante predecible: las especies con frutos carnosos y que presentan diseminación de sus propágulos de tipo zoocora se dispersan durante la época de lluvias y, aquellas con frutos secos y dispersión anemócora durante la seca. A su vez, estos mismos autores resaltan que, dado que la mayoría de la especies de los bosques secos se caracterizan por tener dispersión anemócora (Gentry, 1995), la mayor parte de la dispersión está concentrada hacia la mitad y el final de la época seca. En términos de las características de las semillas, la mayoría de especies leñosas presentan semillas pequeñas (≤ 5 mm de largo y ancho) y con poca masa y contenido de agua (Khurana & Singh, 2001; Romero-Saritama & Pérez-Rúiz, 2016). A su vez, la mayoría presenta testas duras y gruesas que les permiten resistir a disturbios como los incendios y poseer dormancia de tipo físico (Vieira & Scariot, 2006). A nivel de su morfología interna, las semillas presentan diferentes tipos de embriones y predominan las que no tienen endospermo (Romero-Saritama & Pérez-Rúiz, 2016).

Sin embargo, el conocimiento que se tiene de la ecología de semillas de los bosques secos proviene en su mayoría de estudios en Centroamérica o la India (Khurana & Singh, 2001). Lo anterior, debe ser motivo de preocupación ya que existen diferencias en la resiliencia de los bosques secos de acuerdo a los núcleos florísticos donde se encuentran (Pennington, Lewis, & Ratter, 2006), como un posible resultado de diferencias en la dinámica de la regeneración natural propia de cada área geográfica. Particularmente, los estudios de los rasgos funcionales de las semillas son bastante escasos para los ecosistemas secos (Metz et al., 2010) y se realizan en semillas recolectadas directamente de las plantas en un único muestreo en el tiempo y no en el contexto de la lluvia de semillas y su dinámica temporal (por ejemplo, Romero-Saritama 2016; Romero-Saritama & Pérez-Rúiz 2016). Esto limita nuestra comprensión del rol de la lluvia de semillas en la regeneración natural - el cual es a su vez un proceso típicamente estudiado desde los rasgos vegetativos (Larson & Funk, 2016) y a la vez pobremente estudiado en los bosques secos neotropicales (Sánchez-Azofeifa, Powers, Fernandes, & Quesada, 2014) y colombianos (Camila Pizano et al., 2014)- a lo largo del año y las diferentes épocas climáticas durante el mismo. Avanzar en ese sentido permitirá entender mejor la respuesta de las comunidades ante factores ambientales (Lohbeck et al., 2015) y poder establecer comparaciones entre las diferentes áreas geográficas en las cuales se extiende el bosque seco (Violle, Navas, Vile, Kazakou, & Fortunel, 2007). El presente trabajo tuvo como objetivo describir y analizar la variación temporal, en términos de composición, estructura, diversidad y rasgos funcionales de la lluvia de semillas de un bosque seco tropical del valle del río Magdalena (Colombia). Para lo cual, durante seis meses y en la transición entre la última época seca del 2017, la última época de lluvias del 2017, y el inicio de la época seca del 2018: i) se

caracterizó la variación en riqueza, abundancia y diversidad de la lluvia de semillas; ii) se determinó la asociación entre la composición, estructura y diversidad de la lluvia de semillas con la precipitación; y iii) se describió y evaluó la variación de los rasgos funcionales de las semillas provenientes de la lluvia de semillas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se realizó en el Parque Natural “Mana Dulce” (4°21’3.27” N; 74°39’5.43”W), una Reserva de la Sociedad Civil ubicada en los Municipios de Agua de Dios y Nilo (Departamento de Cundinamarca, Colombia) a una altura promedio entre los 360 y 450 m.s.n.m. Esta reserva posee 90 ha de extensión y comprende remanentes de bosque seco derivados de la regeneración de áreas dedicadas a la ganadería extensiva, después de la suspensión de estas actividades hace aproximadamente 50 años. El área se encuentra en la categoría climática de “cálido seco”, se caracteriza por tener una precipitación anual entre 1 000 – 1 500 mm anuales, con 100 - 150 días de lluvia al año y una temperatura superior a 24 °C (IDEAM, 2005). Sin embargo, de acuerdo con los datos de la Estación Meteorológica Nilo (4°18’21,2” N; 74°38’55,201”O) del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), en el año 2017 se presentó un Fenómeno de la Niña y la precipitación superó dicho rango anual con 1 733 mm. Esta clase de fenómenos afectan considerablemente la fenología de las especies (Ordóñez-Blanco & Parrado-Rosselli, 2016), por lo tanto, se reconoce que los patrones generales identificados en este estudio deben interpretarse y compararse, con los de otras investigaciones, con precaución.

La vegetación de la zona pertenece a los bosques secos de los valles internadinos, específicamente a los bosques secos del valle del Magdalena, los cuales resultan ser uno de los menos caracterizados en el país (Pizano et al., 2014). En general, estos bosques se encuentran en estados sucesionales tempranos o intermedios y están fuertemente amenazados por el desarrollo de actividades agropecuarias, mineras y de infraestructura y la ocurrencia de incendios (Pizano et al., 2016). Inventarios realizados en la zona (Pulido & López-Camacho, sin publicar) reportan algunas especies predominantes en estos bosques como el tumbecabro (*Tabernaemontana grandiflora* Jacq.), el tachuelo (*Zanthoxylum rigidum* Humb. & Bonpl. ex Willd.), el capote (*Machaerium capote* Dugand), el guayacán (*Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos) y el guácimo (*Guazuma ulmifolia* Lam.).

Diseño experimental: Se establecieron nueve trampas de semillas de 0.5 m² (0.7 x 0.7 m) – construidas con tubos de PVC y malla polisombra negra 80% - en tres parcelas de 0.25 ha (50 x 50 m) separadas siguiendo el protocolo estándar TropiDry (Nassar, Rodríguez, Sánchez-Azofeifa, Garvin, & Quesada, 2008), para un total de 27 trampas en el área de estudio. Se usó este número de trampas, con el objetivo de tener material suficiente para la medición de rasgos funcionales, de acuerdo a los mínimos recomendados por Pérez-Harguindeguy et al., (2013) Las trampas se ubicaron de manera sistemática, tal y como se muestra en la figura 1. Se optó por

un diseño sistemático sobre uno aleatorio ya que, al emplear este último, existe una alta probabilidad de cometer un error en registrar todas las especies provenientes de la lluvia de semillas, debido a la distribución agregada que suele presentar la dispersión en los bosques tropicales (Condit et al., 2000). En cuanto al tipo de trampas empleadas en este estudio, estas han sido recomendadas frente a otros diseños, porque presentan bajas tasas de remoción de las semillas por predadores o por el viento, a la vez que son bastante duraderas (Stevenson & Vargas, 2008). Adicionalmente, el esfuerzo de muestreo del presente trabajo –medido en número de trampas/ha- es superior al mínimo empleado en bosques tropicales de tierras bajas (ver Stevenson & Vargas 2008).

Métodos de recolección de datos: Se realizaron muestreos quincenales entre septiembre del 2017 y febrero del 2018, periodo que corresponde al final de la época seca larga del 2017 (septiembre-noviembre), la última época de lluvias del 2017 (diciembre) y el inicio de la primera época seca del 2018 (enero-febrero). La frecuencia de los muestreos se seleccionó con el propósito de 1) reducir el número de semillas perdidas por depredación o descomposición de los frutos; y 2) que estos procesos pudieran afectar el resultado de la medición de los rasgos funcionales. En cada muestreo se recolectó el contenido de cada trampa y se almacenó en bolsas de papel. A partir de cada muestra se separaron las semillas de las hojas y el resto material vegetal, se clasificaron en morfotipos, se contaron y se guardaron en bolsas plásticas de cierre hermético. Posteriormente, se identificaron hasta el nivel taxonómico que fuese posible, empleando como referencia la caracterización de la vegetación realizada por Pulido & López-Camacho (Datos sin publicar). Para cada muestra se registró: el número de morfoespecies, la abundancia de cada morfotipo y la abundancia total de semillas. Con estos datos, se calculó el Índice de Alfa de Fisher usando el programa PAST (v. 3.20) (Hammer, Harper, & Ryan, 2001).

De cada una de las morfoespecies identificadas, se depositaron ejemplares para la Carpoteca del Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana (HPUJ). Seguidamente, se procedió a la medición de los rasgos funcionales regenerativos. Se utilizaron ocho rasgos regenerativos entre cuantitativos y cualitativos, incluidos cuatro rasgos morfológicos externos, dos morfológicos internos y dos ecológicos (Tabla 1).

La clasificación de la forma de las semillas se llevó a cabo según Murley (1951). Para la textura de la testa se emplearon las superficies de testa identificadas por Murley (1951). Adicionalmente, se registró la presencia de apéndices y se clasificaron de acuerdo al tipo en: ganchos, pelos, alas, espinas, arilos o sarcostesta (Bojňanský & Fargašová, 2007). Seguidamente, las semillas se imbibieron para realizar cortes longitudinales y determinar el tipo de embrión y la proporción embrión/endospermo según Martin (1946). Es importante mencionar que cuando un morfotipo poseía menos de tres individuos, estos rasgos no se evaluaron para no comprometer los ejemplares que serían depositados en la Carpoteca del HPUJ. Posteriormente, se estimó la masa de las semillas siguiendo la metodología

propuesta por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). De cada muestra se tomaron al azar 20 semillas por morfotipo (o el total de semillas recolectadas en las trampas si este número era inferior a 20) y se secaron en el horno del HPUJ a 80 °C, luego se pesaron en una balanza analítica. El número de semillas empleado es el doble del recomendado en los protocolos de medición de rasgos funcionales (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), por lo que se considera adecuado para estimar la masa de las semillas registradas en el presente estudio. Finalmente, se clasificaron las semillas según su síndrome de dispersión, en autocoria, zoocoria y anemocoria (Jara-Guerrero, De la Cruz, & Méndez, 2011), y el hábito de crecimiento al que pertenecen, de acuerdo a Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Los datos de abundancia de semillas, riqueza de especies y el índice Alfa de Fisher se emplearon para construir histogramas fenológicos para la comunidad. Para determinar si los datos se comportaban normalmente se realizó el test de Shapiro-Wilk y, debido a que todas las variables de respuesta mostraron una desviación significativa de la normalidad (Shapiro-Wilk, $P < 0.05$), se empleó la prueba de Kruskal-Wallis (P: valor de significancia) para comparar las variables respuesta (abundancia, riqueza y Alfa de Fisher) entre cada mes, siendo esta última la variable explicativa y el factor de diseño. Posteriormente, se realizó un análisis de comparación múltiple mediante la prueba post hoc de Dunn ($\alpha < 0.05$). Dado que en el trópico la temperatura es una variable que no presenta diferencias significativas a lo largo del año (Ochoa-Gaona, Hernández, & de Jong, 2008), no se incluyó en los análisis. Por el contrario, la disponibilidad de agua a través de la precipitación es la variable que tiene mayor peso en los estudios fenológicos en el bosque tropical, como resultado de su variación a lo largo del año (Vilchez, Chazdon, & Redondo, 2004). Por lo tanto, para establecer la asociación entre la abundancia, la riqueza y la diversidad con la precipitación total mensual (mm), - del mes en el que se realizó el muestreo y la de uno y dos meses antes del mismo, siguiendo las recomendaciones de Sáenz, Gutiérrez, & Sanchez-Mateos, (2003) -, se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman, usando los datos de la Estación Meteorológica Nilo del IDEAM (2017) y los datos de enero y febrero del 2018 provistos por el personal del Parque Natural Mana Dulce (C. Mendoza, com. pers).

Para los rasgos funcionales cualitativos se construyeron diagramas de distribución de frecuencias generales y se evaluaron las diferencias entre atributos mediante una prueba de Chi-Cuadrado. La masa de las semillas no presentó una distribución normal (Shapiro-Wilk, $P < 0.05$), por lo tanto, se empleó la prueba de Kruskal-Wallis para evaluar los cambios de la variable respuesta entre cada mes. Posteriormente, se realizó un análisis de comparación múltiple mediante la prueba post hoc de Dunn ($\alpha < 0,05$). Todos los análisis se realizaron en R (v. 3.5.0) (R Core Team, 2017a), usando el paquete `dunn.test` (Dinno, 2017). Las figuras se elaboraron empleando los paquetes de R `ggplot2` (Wickham, 2009), `beanplot` (Kampstra, 2008) y `cowplot` (Wilke, 2017).

RESULTADOS

Variación temporal de la composición, estructura y diversidad de la lluvia de semillas: Se registró un total de 10 615 semillas correspondientes a 52 morfotipos, de los cuales se logró la identificación de ocho a nivel de especie y ocho a género (Tabla Suplementaria 1). La abundancia de semillas recolectadas varió significativamente entre los meses del estudio (Kruskal-Wallis, $P < 0.00001$); siendo mayor entre septiembre y noviembre que entre diciembre y febrero (Tabla 2). Los meses con mayor abundancia de semillas coinciden con los últimos meses la época seca registrada durante el estudio, mientras que los meses de menor abundancia corresponden a la época de lluvias breve del año (diciembre) y al final de la primera época seca del 2018 (enero-febrero) (Fig. 2A y Fig. B). La riqueza de especies provenientes de la lluvia de semillas también cambió significativamente entre los meses del estudio (Kruskal-Wallis, $P < 0.00001$), siendo septiembre el mes con mayor riqueza y el que coincide con el inicio de la época seca (Fig. 2c). Sin embargo, en lo que respecta al índice del valor Alfa de Fisher, no se presentaron diferencias significativas entre los meses de muestreo (Kruskal-Wallis, $P = 0.4$; Fig. 2d).

Asociación entre la composición, estructura y diversidad de la lluvia de semillas y la precipitación total mensual: Se registraron correlaciones significativas entre la abundancia y riqueza de semillas presentes en la lluvia de semillas y la precipitación total mensual; de tal modo que ambas variables estuvieron correlacionadas negativamente con la precipitación total del mes en que se realizó el muestreo y mes previo a este (Tabla 3). No obstante, sólo la abundancia presentó una correlación significativa y negativa con la precipitación de dos meses. En el caso del Alfa de Fisher, este no se correlacionó significativamente con ninguna de las medidas de precipitación (Tabla 3).

Variación en los rasgos funcionales regenerativos: Seis de los siete rasgos funcionales cualitativos mostraron diferencias significativas según la prueba de Chi-Cuadrado (Tabla 4). En cuanto a la forma, se encontraron nueve tipos siendo las semillas ovaladas las más frecuentes con 15 morfotipos que presentaba dicha forma (28.85%) (Fig. 3A). En lo que respecta a textura de la testa, se identificaron ocho tipos siendo las semillas de testa lisas las mejor representadas con 14 morfotipos (26.92%) (Fig. 3B). Por otra parte, 27 morfotipos (51.92%) no presentaron ninguna clase de apéndice (Fig. 3C). De los morfotipos con apéndice, 16 (30.76%) presentaron alas y 6 morfotipos (11.53%) pelos (Fig. 3C).

En términos de su morfología interna, se encontró que la mayoría de las especies presentaron una alta proporción de embrión/endospermo ($>3/4$, 10 morfotipos, 19.23%) (Fig. 3D) y embriones de gran tamaño de tipo espatulado (8 morfotipos, 15.38%) e invertido (4 morfotipos, 7.69%) (Fig. 3E). En cuanto al síndrome de dispersión, predominaron las especies de dispersión autocórica (25 morfotipos, 48.08%) y anemocórica (22 morfotipos, 42.31%) (Fig. 3F). Finalmente, en cuanto al

hábito de crecimiento, se registraron 13 morfotipos correspondientes a árboles y tres a lianas (Fig. 3G).

En lo que respecta a la masa, se registraron valores entre 0.01 mg y 558 mg (Primer Cuartil: 6.7, Mediana: 18.7, Tercer Cuartil: 38.6, $n = 2\ 243$). Así mismo, se encontraron diferencias significativas en la masa de las semillas entre los meses de muestreo (Kruskal-Wallis, $P < 0.00001$). Específicamente, la masa disminuyó significativamente en el mes de septiembre con relación al periodo de tiempo comprendido entre noviembre y febrero (Tabla 5, Fig. 4). Mientras que aumentó significativamente entre los meses de diciembre a febrero, con relación al periodo comprendido entre septiembre y noviembre (Tabla 5, Fig. 4). El mayor valor promedio de masa de las semillas se registró en el mes de diciembre (Fig. 4).

DISCUSIÓN

La mayor abundancia y riqueza de semillas estuvo concentrada en la época seca comprendida entre septiembre y noviembre. Estos resultados - aún cuando se encuentran influenciados por un año con condiciones climáticas atípicas (ver Materiales y Métodos, Área de Estudio) - se encuentran soportados por la correlación registrada entre dichas variables y la precipitación. Incluso, la dinámica temporal registrada coincide con lo reportado por Morellato, Camargo, & Gressler (2013) en su revisión sobre la fenología de los bosques secos del Neotrópico. Para dar una explicación a esta dinámica, Garwood (1983) propone que la dispersión de semillas al final de la época seca o, inicios de la época de lluvias en los bosques secos, es una estrategia que permite maximizar la cantidad de agua que puede aprovechar la semilla durante su primera época de lluvias y así, incrementar su crecimiento y probabilidad de supervivencia. En consecuencia, las especies del bosque seco han evolucionado de tal forma que sus semillas pueden germinar rápidamente al llegar la época de lluvias (Garwood, 1983a; Marod, Kutintara, Tanaka, & Nakashizuka, 2002; Romero-Saritama & Pérez-Ruiz, 2016).

Entre los rasgos de las semillas que evidencian dicho proceso evolutivo, se encuentra la ausencia de endospermo y el tamaño del embrión (Romero-Saritama & Pérez-Ruiz, 2016). En lo que respecta al endospermo, se considera que su presencia limita la germinación puesto que actúa como una barrera física para el crecimiento del embrión (Baskin & Baskin, 2005). Por otro lado, el tamaño del embrión está correlacionado positivamente con la velocidad de germinación, de tal forma que las especies con embriones más grandes y desarrollados germinan más rápidamente que aquellas con embriones más pequeños (Vandelook, Janssens, & Probert, 2012). En el caso del presente estudio, se evidenció que la gran mayoría de las especies presentan una alta proporción embrión/endospermo ($>3/4$). Considerando la relación mencionada previamente, entre el tamaño del embrión y la velocidad de germinación, se esperaría que las especies analizadas en la presente investigación, presentaran un comportamiento similar, puesto que el embrión ocupa una porción importante de la semilla. Resultados similares han sido

reportados por Romero-Saritama & Pérez-Ruíz (2016) para un bosque seco ecuatoriano.

Además de una rápida germinación en la época de lluvias, las especies deben producir semillas tolerantes a la poca disponibilidad de agua, que caracteriza a la época seca en estos ecosistemas (Pizano & Garcia, 2014). Tal es el caso de las semillas que se registraron en septiembre o noviembre en el presente estudio, que deben esperar hasta diciembre para estar expuestas a condiciones de precipitación más favorables. Para hacerle frente a estas condiciones adversas, las semillas del bosque seco presentan formas redondas u ovaladas y textura lisas que les permiten integrarse fácilmente en el suelo y persistir en él hasta la llegada de las lluvias (Khurana & Singh, 2001). Del mismo modo, en este ecosistema las semillas tienden a presentar valores de masa reducidos (Khurana & Singh, 2001), los cuales está relacionado con semillas con una mayor tolerancia a la deshidratación, es decir, semillas de tipo ortodoxo. Considerando que la mayoría de las semillas evaluadas en la presente investigación presentaron valores reducidos de masa, es posible afirmar que estas tienen altas probabilidades de ser ortodoxas. Lo anterior, es probable teniendo en cuenta que la mayoría de las especies de los bosques secos colombianos presentan dicho comportamiento frente a la pérdida de agua (Galindo-Rodriguez & Roa-Fuentes, 2017a). Además, en la presente investigación se evidenció que las semillas con menores valores de masa y con mayor potencial de resistir a la desecación, fueron aquellas dispersadas durante la época seca. Esto indica que, si bien la tendencia de las semillas de las especies del bosque seco es a presentar poca masa, esta variable se reduce significativamente en la época seca como un posible mecanismo de tolerancia a las condiciones de baja precipitación que caracteriza esta época. No obstante, la determinación de la respuesta de las semillas frente a la desecación requiere de técnicas más específicas (Dickie & Stuppy, 2003) a las empleadas en este estudio. Por lo tanto, es necesario llevar a cabo más investigaciones para poder llegar a una conclusión robusta sobre el comportamiento de las especies de este bosque seco en particular.

Es necesario señalar que una de las principales limitaciones del presente estudio fue la determinación taxonómica de las semillas. En el caso colombiano y del trópico en general, la mayoría de las referencias disponibles corresponden a descripciones morfológicas de semillas presentes en los bosques húmedos tropicales (Cornejo & Janovec, 2010; Stevenson, Quiñones, & Castellanos, 2000) o montanos (Ríos, Giraldo, & Correa, 2004; Vargas & Pérez-Martínez, 2014); o asociadas a grupos de animales dispersores (Linares & Moreno-Mosquera, 2010; Lobova, Geiselman, & Mori, 2009). En ese mismo sentido, se requiere incrementar los esfuerzos actuales de generar tratamientos taxonómicos para las semillas de especies de los bosques secos tropicales, lo cual incrementará y facilitará el desarrollo de estudios posteriores.

A pesar de que esta investigación contribuye al conocimiento de la fenología reproductiva de las especies del bosque seco, bajo condiciones de un Fenómeno

de la Niña –el cual puede implicar a una disminución en la intensidad de las fases reproductivas de las plantas con respecto a años de condiciones climáticas regulares (Hamann, 2004)-, los estudios fenológicos requieren llevarse a cabo durante varios años -particularmente cuando se estudian especies arbóreas (Ochoa-Gaona et al., 2008)- y el presente estudio sólo corresponde al muestreo realizado durante seis meses. Así mismo, es necesario señalar que muchas especies del bosque seco presentan patrones de reproducción supraanuales (Luna-Nieves, Meave, Morellato, & Ibarra-Manríquez, 2017), por lo que es probable que el ciclo reproductivo de muchas especies no haya coincidido con el muestreo de este estudio. Por estas dos razones, se requiere extender la investigación por un periodo de tiempo mayor a un año, para registrar los cambios que se presentan en la lluvia de semillas y así evaluar su dinámica fenológica.

Es importante resaltar que investigaciones, como la que se llevó a cabo en este estudio, contribuyen con información base para el desarrollo de proyectos de conservación y restauración del bosque seco. En el caso de la conservación, Morellato et al., (2016) reportan que este tipo de estudios facilitan el establecimiento de calendarios de recolecta de semillas para conservación *ex situ*; proveen información sobre la producción de semillas de especies amenazadas que resulta útil para la conservación de las mismas; y permite evaluar la disponibilidad de recursos para la fauna a lo largo del tiempo. En lo que respecta a la restauración, la literatura reconoce la importancia de esta clase de estudios como parte de la caracterización de los sistemas de referencia, la obtención de material vegetal nativo y el monitoreo de las estrategias de restauración (Buisson, Alvarado, Le Stradic, & Morellato, 2017). Siendo así, y considerando no sólo el estado crítico en el que se encuentra el bosque seco tropical si no también la falta de estudios fenológicos en el mismo, es urgente emprender esfuerzos por caracterizar y evaluar la dinámica fenológica de este ecosistema. En particular, es prioritario para los bosques secos del valle del Magdalena, ya que son los menos representados en las áreas protegidas del Colombia y los menos estudiados del país (García et al., 2014; Pizano et al., 2014)

En conclusión, los resultados de esta investigación mostraron que la lluvia de semillas de este bosque seco tropical, del Valle del Magdalena, presenta una dinámica condicionada por la estacionalidad de la precipitación y se caracteriza por variaciones significativas en la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas durante los seis meses del año evaluados en este estudio. No obstante, los rasgos cualitativos de las semillas y el comportamiento temporal de la masa responden a una estrategia de rápida germinación al inicio de la época de lluvias y tolerancia a las altas temperaturas de la época seca. Finalmente, aunque los hallazgos de la presente investigación concuerdan ampliamente con la literatura, es necesario extender el periodo de tiempo de los muestreos. De esta manera, se logrará generar información más robusta sobre la dinámica temporal de la lluvia de semillas y su respuesta a los cambios en las variables climáticas, la cual es valiosa para

emprender los esfuerzos de conservación y restauración que se requieren con urgencia en un ecosistema tan amenazado como lo es el bosque seco.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio contó con el apoyo de la Pontificia Universidad Javeriana. Agradecemos a Lilia L. Roa-Fuentes, Pontificia Universidad Javeriana, por establecer los contactos con el personal del Parque Natural Mana Dulce y por financiar los materiales para las trampas de semillas; a René López-Camacho y a Nancy Pulido, Universidad Distrital “Francisco José de Caldas” por permitirnos trabajar en sus parcelas y compartir la información de los inventarios realizados en ellas y a Ángela Amarillo-Suárez, Pontificia Universidad Javeriana por facilitarnos el uso de los equipos del laboratorio de la Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Los autores agradecen a Cesar Lugo y Alejandra Cruz por su apoyo en campo y a William Sánchez, David Santamaría-Castiblanco y Carlos Camero por su asistencia en la fase de laboratorio. Finalmente, agradecemos a Manuela Calderón, Jardín Botánico de Bogotá “José Celestino Mutis” y a Jorge Jácome, Pontificia Universidad Javeriana, por sus comentarios y sugerencias a la versión preliminar del presente manuscrito.

RESUMEN

Los estudios sobre la lluvia de semillas son importantes para comprender la regeneración natural de los ecosistemas y formular planes de conservación y restauración. Dichos planes son de vital importancia en el bosque seco tropical, uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo y que requiere de prácticas de restauración para revertir su degradación actual. No obstante, el conocimiento sobre las dinámicas de regeneración de este ecosistema es insuficiente y está centrado en regiones biogeográficas particulares, especialmente en torno a la lluvia de semillas y los rasgos funcionales de las mismas. El objetivo de este estudio fue identificar los patrones que definen variación temporal, en términos de composición, estructura, diversidad y rasgos funcionales, de la lluvia de semillas de un bosque seco tropical del valle del río Magdalena (Colombia). En tres parcelas de 0.25 ha, se instalaron 27 trampas de semillas, las cuales se monitorearon cada 15 días, entre septiembre de 2017 y febrero de 2018, para recolectar su contenido. Las semillas de cada muestra se separaron, contaron e identificaron. Posteriormente, se elaboraron histogramas fenológicos y diagramas de distribución de frecuencias para los rasgos funcionales; y se evaluó la correlación entre la composición, estructura, diversidad y rasgos funcionales de lluvia de semillas y la precipitación. Se evaluaron nueve rasgos regenerativos, incluyendo morfológicos externos, internos y ecológicos. La riqueza y abundancia de semillas, a diferencia de la diversidad, presentaron una dinámica condicionada por la estacionalidad de la precipitación, alcanzando ambas sus picos más altos en la época seca. Específicamente, se registró que la abundancia está relacionada con la precipitación total mensual del mes específico en el que se realizó el muestreo, con la del mes anterior y con la de

los dos meses previos al muestreo, mientras que la riqueza solo se correlacionó con la precipitación del mes en el que se realizó la recolecta de las semillas y con la del mes anterior. Con respecto a los rasgos funcionales de las semillas, la forma ovalada, testa lisa, embriones de gran tamaño y de tipo espatulado se registraron en la mayoría de las semillas. Además, se evidenció que la masa de las semillas varió a lo largo del tiempo, alcanzando sus valores mínimos en la época seca y máximos en la época de lluvias. Esta respuesta, se puede interpretar como una estrategia de rápida germinación al inicio de la época de lluvias y de tolerancia a las altas temperaturas de la época seca. Los resultados de este estudio amplían el conocimiento actual sobre la fenología del bosque seco tropical, el cual es necesario para planificar estrategias de conservación y restauración de este ecosistema.

Palabras clave: fenología, regeneración natural, rasgos funcionales de semillas, ecología de semillas.

REFERENCIAS

- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2005). Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research*, 15(4), 357–360. <https://doi.org/10.1079/SSR2005224>
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., & Willems, J. H. (1998). Seed Size, Shape and Vertical Distribution in the Soil: Indicators of Seed Longevity. *Functional Ecology*, 12(5), 834–842. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00252.x>
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Ozinga, W. A., & Thompson, K. (2003). Seed traits: essential for understanding seed longevity. *Aspects of Applied Biology*, 69, 1–9.
- Bojňanský, V., & Fargašová, A. (2007). *Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5362-7>
- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Buisson, E., Alvarado, S. T., Le Stradic, S., & Morellato, L. P. C. (2017). Plant phenological research enhances ecological restoration. *Restoration Ecology*, 25(2), 164–171. <https://doi.org/10.1111/rec.12471>
- Cardoso, F. C. G., Marques, R., Botosso, P. C., & Marques, M. C. M. (2012). Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant and Soil*, 354(1–2), 269–281. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., ... Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288(1982), 1414–1418. <https://doi.org/10.1126/science.288.5470.1414>
- Cornejo, F., & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian Plants*. Princeton: Princeton University Press.
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2005). Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: Some ecological implications. *Functional Ecology*, 19(5), 874–885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01034.x>
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2006). Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: A probabilistic model based on two seed traits and 104 species. *Annals of Botany*, 97(4), 667–674. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl022>
- Dickie, J. B., & Stuppy, W. H. (2003). Seed and Fruit Structure: significance in seed conservation operations. In R. D. Smith, J. B. Dickie, S. H. Linington, H. W. Pritchard, & R. J. Probert

- (Eds.), *Seed Conservation: turning science into practice* (pp. 253–279). UK: The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dinno, A. (2017). Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.5.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Forests: Ecology and Conservation*. Washington: Island Press.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers*, 98(1), 2–23. <https://doi.org/10.1080/00045600701733911>
- Fajardo, L., González, V., Nassar, J. M., Lacabana, P., Portillo Q, C. A., Carrasquel, F., & Rodríguez, J. P. (2005). Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica*, 37(4), 531–546. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00071.x>
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3), 501–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>
- Galindo-Rodriguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. (2017a). Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404(August), 289–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.042>
- Galindo-Rodriguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. (2017b). Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404(August), 289–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.042>
- García, H., Corzo, G., & Etter, A. (2014). Distribución de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 228–251). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Garwood, N. C. (1983a). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181. <https://doi.org/10.2307/1942493>
- Garwood, N. C. (1983b). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181. <https://doi.org/10.2307/1942493>
- Garwood, N. C. (1989). Tropical soil seed banks: a review. In M. Leck, V. Parker, & R. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 149–209). San Diego: Academic Press, Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-440405-2.50014-2>
- Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and Conservation* (pp. 146–194). New York: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.007>
- Gerhardt, K., & Hytteborn, H. (1992). Natural Dynamics and Regeneration Methods in Tropical Dry Forests: An Introduction. *Journal of Vegetation Science*, (3), 361–364. <https://doi.org/10.2307/3235761>
- González-Rivas, B., Tigabu, M., Castro-Marín, G., & Odén, P. C. (2009). Soil seed bank assembly following secondary succession on abandoned agricultural fields in Nicaragua. *Journal of Forestry Research*, 20(4), 349–354. <https://doi.org/10.1007/s11676-009-0059-2>
- González, A., & Parrado-Roselli, Á. (2010). Diferencias en la producción de frutos del roble *Quercus humboldtii* Bonpl. en dos bosques andinos de la Cordillera Oriental colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 141–162.
- González, M. A., Salgado-Negret, B., Baptiste, M. P., Cortés Gómez, Á., Ruíz Osorio, C., Ruíz Agudelo, C. A., ... García, H. (2016). Ecología Funcional: una herramienta para la generación de conocimiento científico frente a la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos. In B. Salgado-Negret (Ed.), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. (pp. 213–234). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Griscom, H. P., & Ashton, M. S. (2011). Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1564–1579. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.027>

- Grubb, P. J. (1977). The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2006). *The Ecology of Plants* (Second Edi). Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Hamann, A. (2004). Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: Climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92(1), 24–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V., & Samuels, I. A. (2000). Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology*, 8(4), 339–349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80049.x>
- IDEAM. (2005). *Atlas climatológico de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Janzen, D. H. (1988). Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 105. <https://doi.org/10.2307/2399468>
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., & Méndez, M. (2011). Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *Biotropica*, 43, 722–730.
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F. A. O., Fidelis, A., Poschlod, P., & Commander, L. E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 637–645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Justiniano, M. J., & Fredericksen, T. S. (2000). Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica*, 32(2), 276–281. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., ... Wirth, C. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Khurana, E. ., & Singh, J. S. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : a review. *Environmental Conservation*, 28(1), 39–52. <https://doi.org/doi:10.1017/S0376892901000042>
- Larson, J. E., & Funk, J. L. (2016). Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104(5), 1284–1298. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12613>
- Laughlin, D. C. (2014). Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 17(7), 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Le Stradic, S., Buisson, E., Fernandes, G. W., & Morellato, L. P. C. (2018). Reproductive phenology of two co-occurring Neotropical mountain grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 29(1), 15–24. <https://doi.org/10.1111/jvs.12596>
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 3–21). Washington: Island Press.
- Linares, É., & Moreno-Mosquera, E. (2010). Morfología de los frutíolos de Cecropia (Cecropiaceae) del Pacífico colombiano y su valor taxonómico en la descripción de dietas de murciélagos. *Caldasia*, 32(2), 275–287.
- Lobova, T. A., Geiselman, C. K., & Mori, S. A. (2009). *Seed Dispersal by Bats in the Neotropics*. New York: New York Botanical Garden Press.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS ONE*, 10(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., ... Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to

- germination or demise. *Biological Reviews*, 90(1), 31–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>
- Luna-Nieves, A. L., Meave, J. A., Morellato, L. P. C., & Ibarra-Manríquez, G. (2017). Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management*, 393, 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.014>
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H., & Nakashizuka, T. (2002). The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology*, 161(1), 41–57. <https://doi.org/10.1023/A:1020372401313>
- Martin, A. C. (1946). The Comparative Internal Morphology of Seeds. *American Midland Naturalist*, 36(3), 513–660. <https://doi.org/10.2307/2421457>
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Peña-Domene, M., & Howe, H. F. (2009). Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25(5), 541–550. <https://doi.org/10.1017/S0266467409990113>
- Meli, P. (2003). Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28(10), 581–589, 622–624.
- Metz, J., Liancourt, P., Kigel, J., Harel, D., Sternberg, M., & Tielbörger, K. (2010). Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: A long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology*, 98(3), 697–704. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01652.x>
- Morellato, P., Camargo, M. G. G., Neves, F. D. N., Luize, B. G., Mantovani, A., & Hudson, I. L. (2010). Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis. In I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 99–121). Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2>
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., ... Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., & Gressler, E. (2013). A Review of Plant Phenology in South and Central America. In M. D. Schwartz (Ed.), *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 91–113). Dordrecht: Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2002). Recruitment Limitation: Concepts, Methods and Case-Studies from a Tropical Forest. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (pp. 35–53). Wallingford, Oxfordshire: CAB International. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0035>
- Murley, M. R. (1951). Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *American Midland Naturalist*, 36(3), 513–660.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 9–34). New York: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.002>
- Nassar, J. M., Rodríguez, J. P., Sánchez-Azofeifa, G. A., Garvin, T., & Quesada, M. (2008). *Manual of methods. Human, Ecological, and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests*. Altos de Pipe: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 278–285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Norden, N. (2014). Del porqué la regeneración es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal*, 17(2), 247–261. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a08>
- Ochoa-Gaona, S., Hernández, I. P., & de Jong, B. H. J. (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 657–673.
- Olivares, E., & Medina, E. (1992). Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry

- forests. *Journal of Vegetation Science*, 3, 383–392. <https://doi.org/10.2307/3235764>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., ... Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Ordóñez-Blanco, J. C., & Parrado-Rosselli, Á. (2016). Relación fenología-clima de cuatro especies de orquídeas en un bosque altoandino de Colombia. *Lankesteriana*, 16(3), 1–15. <https://doi.org/10.15517/lank.v17i1.27897>
- Pennington, R., Lewis, G., & Ratter, J. (2006). An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In R. T. Pennington, G. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant diversity, biogeography, and conservation* (pp. 1–25). Boca Raton, EEUU.: CRC Press, Taylor and Francis Group. <https://doi.org/10.1201/9781420004496>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pierce, S., Bottinelli, A., Bassani, I., Ceriani, R. M., & Cerabolini, B. E. L. (2014). How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecology*, 215(11), 1351–1359. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0392-1>
- Pizano, C., & Garcia, H. (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) (Vol. 53). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.” <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Pizano, C., González-M., R., González, M. F., Castro-Lima, F., López, R., Rodríguez, N., ... Toro, J. L. (2014). Las plantas de los bosques secos de Colombia. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 48–93). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Pizano, C., González-M., R., López, R., Jurado, R. D., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., ... García, H. (2016). El bosque seco tropical en Colombia: distribución y estado de conservación. In M. F. Gómez, L. A. Moreno, G. Andrade, & C. Rueda (Eds.), *Biodiversidad 2015: Estado y Tendencias de la Biodiversidad Continental de Colombia* (p. 202). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- R Core Team. (2017a). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- R Core Team. (2017b). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ríos, M., Giraldo, P., & Correa, D. (2004). *Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún*. Santiago de Cali: Fundación EcoAndina y Wildlife Conservation Society.
- Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Rodríguez-Clark, K. M., Zager, I., Portillo-Quintero, C. A., Carrasquel, F., & Zambrano, S. (2009). Tropical dry forests in Venezuela: assessing status, threats and future prospects. *Environmental Conservation*, 35(04), 311–318. <https://doi.org/doi:10.1017/S0376892908005237>
- Romero-Saritama, J. M. (2016). Caracterización morfofisiológica de semillas de especies leñosas distribuidas en dos zonas secas presentes en el Sur del Ecuador. *Ecosistemas*, 25(2), 93–100. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.12>
- Romero-Saritama, J. M., & Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 859–873. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20090>
- Romero-Saritama, J. M., & Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 859–873. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20090>

- Sáenz, C., Gutiérrez, M., & Sanchez-Mateos, V. A. (2003). Fenología, agrobiología y producción del Olivar en Almodóvar del campo (Castilla-La Mancha). *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, 60(1), 73–81.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., & Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 45–57). Washington: Island Press. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Powers, J., Fernandes, G., & Quesada, M. (2014). *Tropical Dry Forests in the Americas. Ecology, Conservation, and Management*. (G. A. Sánchez-Azofeifa, J. Powers, G. Fernandes, & M. Quesada, Eds.). New York: CRC Press.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485.
- Simões, C. G., & Marques, M. C. M. (2007). The role of sprouts in the restoration of atlantic rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology*, 15(1), 53–59. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00189.x>
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., & Castellanos, M. C. (2000). *Guía de frutos de los bosques del Río Duda, La Macarena, Colombia*. Netherlands Committee for IUCN, Tropical Rain Forest Programme.
- Stevenson, P. R., & Vargas, I. N. (2008). Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24(01), 95–105. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004646>
- Stoner, K. E., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2009). Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 903–906. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.019>
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin III, F. S., Cornelissen, J. H. C., Diaz, S., Garnier, E., ... Navas, M.-L. (2008). Scaling environmental change through the framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Vandelook, F., Janssens, S. B., & Probert, R. J. (2012). Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytologist*, 195(2), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04172.x>
- Vargas, O., & Pérez-Martínez, L. V. (2014). *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica*. Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias.
- Vieira, D. L. M., & Scariot, A. (2006). Principles of Natural Regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11–20. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>
- Vilchez, B., Chazdon, R., & Redondo, Á. (2004). Fenología reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical. *Kurú: Revista Forestal*, 1(2), 1–10.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., & Fortunel, C. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag. Retrieved from <http://ggplot2.org>
- Wijdeven, S. M. J., & Kuzee, M. E. (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 8(4), 414–424. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80056.x>
- Wilke, C. O. (2017). cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for “ggplot2.” Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=cowplot>
- Zimmerman, J. K., Pascare, J. B., & Mitchell Aide, T. (2000). Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8(4), 350–360. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80050.x>

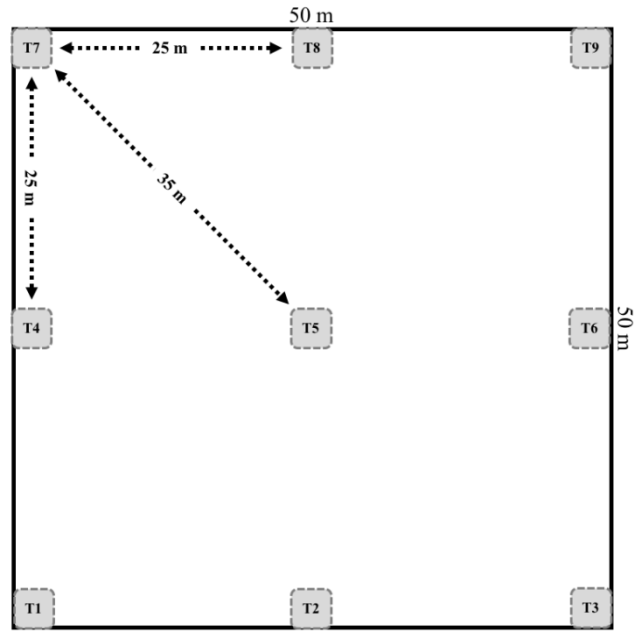


Fig. 1. Distribución y numeración de las trampas de semillas en cada parcela. La línea negra sólida representa el perímetro de la parcela, los cuadros grises representan cada trampa (siendo TX el número de cada trampa de 1-9) y las flechas punteadas la distancia entre trampas.

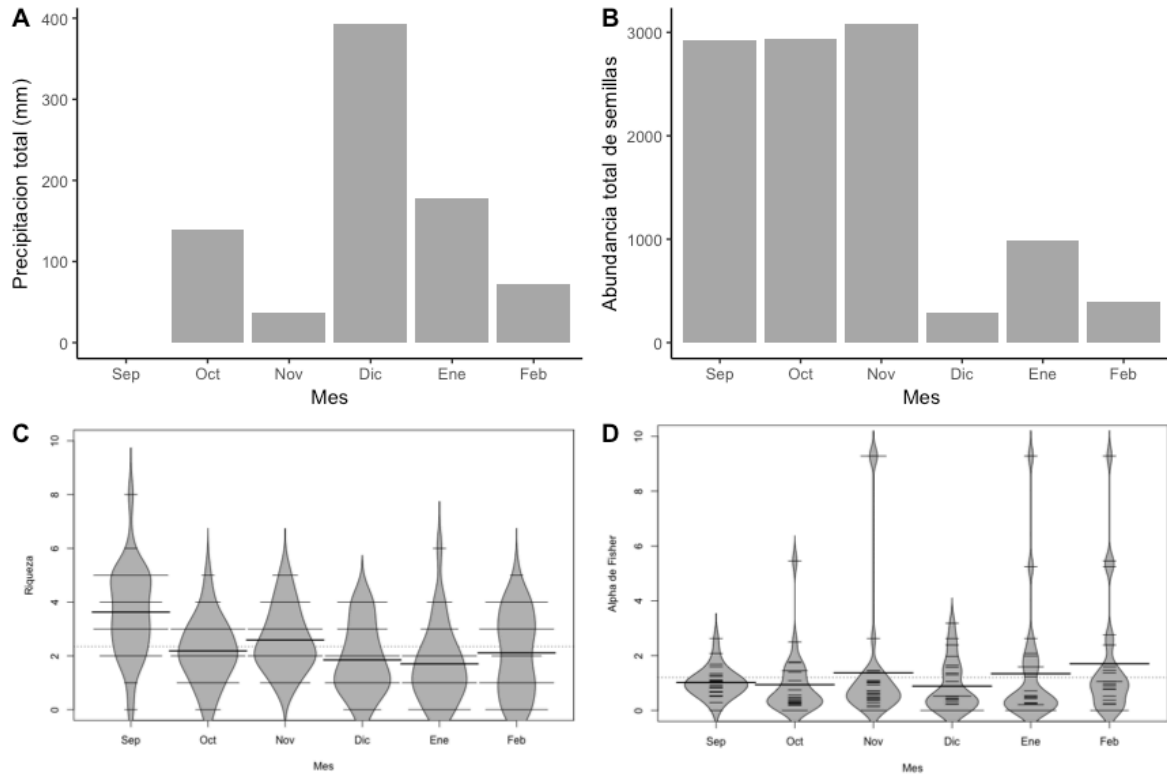


Fig. 2. Comportamiento de la (A) Precipitación total (mm), (B) la abundancia total de semillas, (C) la riqueza de especies y (D) el índice Alfa de Fisher a lo largo de los meses de muestreo. Es importante mencionar que en la figura 2A, la precipitación del mes de septiembre fue de 0 mm, de acuerdo con lo reportado en la Estación Meteorológica “Nilo” del IDEAM. En el caso de C y D, las líneas más gruesas representan el valor promedio de riqueza de semillas para cada uno de los meses; las líneas delgadas representan cada dato, haciéndose más largas conforme un valor puntual se repite; y la línea punteada representa el valor promedio de riqueza de cada trampa durante todo el periodo de tiempo del estudio.

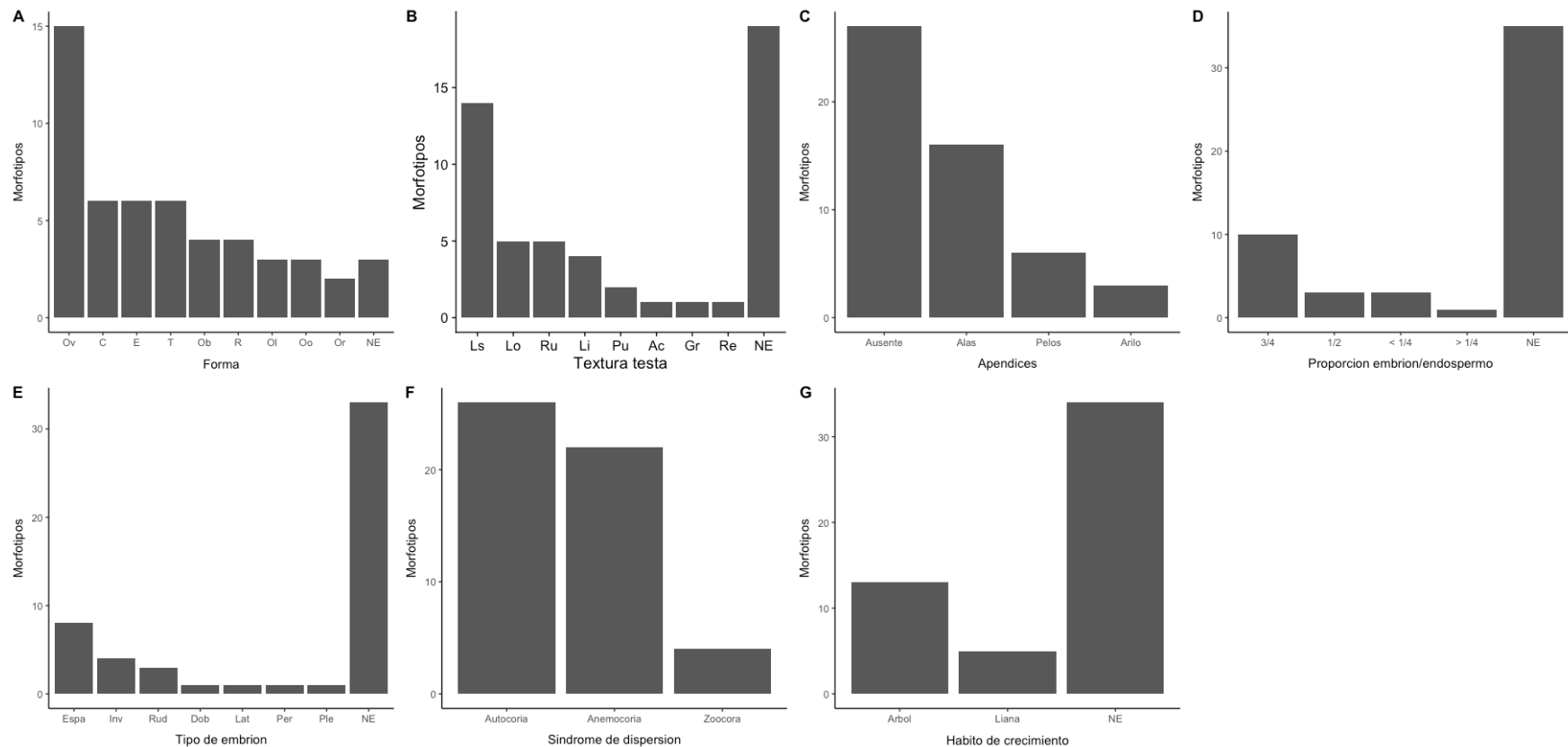


Fig. 3. Número de morfotipos en los que se presenta cada atributo de los rasgos funcionales cualitativos estudiados. **A.** Forma. Ov = Ovalada, C = Cordiforme, E = Elipsoide, T = Terete, Ob = Obovoide, R = Reniforme, OI = Oblonga, Oo = Ovovoide, Or = Orbicular, NE = No evaluado **B.** Textura de la testa. Ls = Lisa, Lo = Lineolada, Ru = Rugosa, Li = Lineada, Pu = Punticulada, Ac = Acostillada, Gr = Granulada y Re = Reticulada. **C.** Apéndices. **D.** Proporción embrión/endospermo. **E.** Tipo de embrión. Espa = Espatulado, Inv = Invertido, Rud= Rudimentario, Dob = Doblado, Lat = Lateral, Per = Periferico, Ple = Plegado. **F.** Síndrome de dispersión **G.** Hábito de crecimiento.

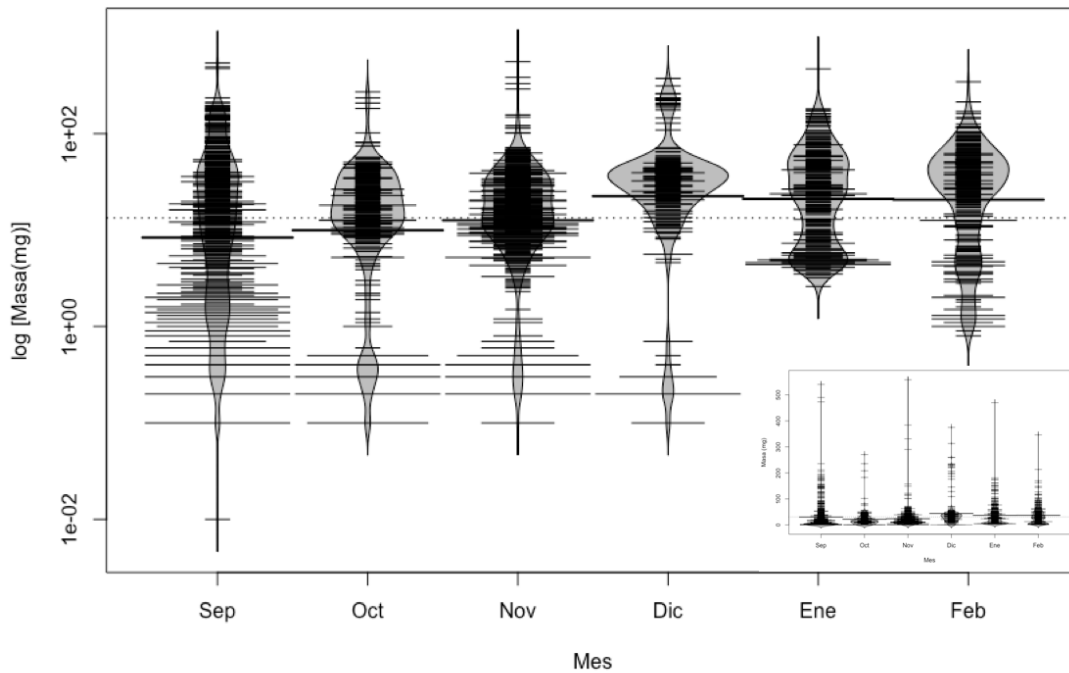


Fig. 4. Cambios en la masa de las semillas registrados durante los meses de muestreo. Los valores de masa se transformaron con un logaritmo en base 10 (Log_{10}) para facilitar la visualización de las diferencias entre los meses (comparar con la figura de la esquina inferior derecha). Las líneas más gruesas representan el valor promedio de la masa de las semillas para cada uno de los meses; las líneas delgadas representan cada dato, haciéndose más largas conforme un valor puntual se repite; y la línea punteada representa el valor promedio de masa de cada trampa para todo el estudio. Note diciembre, enero y febrero presentan en promedio mayores valores de masa que septiembre, octubre y noviembre.

TABLA 1

Rasgos funcionales regenerativos seleccionados para el estudio y su importancia funcional. 1. Bekker *et al.* (1998) 2. Bekker *et al.* (2003) 3. Finch-Savage y Leubner-Metzger (2006) 4. Daws, Garwood & Pritchard (2006) 5. Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) 6. Long *et al.* (2014) 7. Jiménez-Alfaro *et al.* (2016)

Rasgo	Unidades	Importancia funcional
<i>I. Rasgos morfológicos externos</i>		
Forma	Categórica	Distribución vertical en el suelo ^{2,5} , longevidad ^{2,5} , persistencia en el suelo ^{5,6}
Masa	mg	Distribución vertical en el suelo ¹ , longevidad ² , distancia de dispersión ⁹ , persistencia en el suelo ^{6,7} , supervivencia plántulas ⁵ , tolerancia a la desecación ⁴
Textura testa	Categórica	Capacidad de colonización ⁷ , modo de dispersión ⁷ e interacciones con otros organismos ⁷
Apéndices	Categórica	Potencial de dispersión ⁵ , persistencia en el suelo ⁷
<i>II. Rasgos morfológicos internos</i>		
Tipo de embrión	Categórica	Mecanismos de dormancia ³
Proporción embrión/endospermo	Categórica	Mecanismos de dormancia ³ , persistencia en el suelo ⁷ .
<i>III. Rasgos ecológicos</i>		
Síndrome de dispersión	Categórica	Potencial de dispersión ⁵
Hábito de la especie	Categórica	Producción fotosintética máxima ⁵ , defensa frente a condiciones ambientales adversas ⁵

TABLA 2

Resultados de la comparación de la abundancia y riqueza de semillas entre cada mes (con la prueba de Dunn). El asterisco (*) indica aquellos valores de α estadísticamente significativos (< 0.05). Con relación a la abundancia de semillas, no se registraron diferencias significativas entre los meses de septiembre, octubre y noviembre; sin embargo, sí difieren significativamente de los meses de diciembre, enero y febrero (Septiembre = Octubre = Noviembre \neq Diciembre = Enero = Febrero). Con respecto a la riqueza de semillas, únicamente se registraron diferencias significativas entre septiembre y los otros meses y, entre noviembre con relación a diciembre y enero

Abundancia de semillas					
	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
Septiembre					
Octubre	0.0581				
Noviembre	0.2941	0.1517			
Diciembre	$< 0.00001^*$	0.0096^*	0.0002^*		
Enero	$< 0.00001^*$	0.0176^*	0.0009^*	0.3443	
Febrero	$< 0.00001^*$	0.0061^*	0.0004^*	0.4343	0.4070
Riqueza de semillas					
	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
Septiembre					
Octubre	0.00010^*				
Noviembre	0.0193^*	0.1567			
Diciembre	$< 0.00001^*$	0.1687	0.0246^*		
Enero	$< 0.00001^*$	0.0722	0.0068^*	0.3084	
Febrero	0.0005^*	0.4104	0.1085	0.2318	0.1087

TABLA 3

Resultados de la correlación por rangos de Spearman (r_s) entre la abundancia y riqueza de semillas y el índice Alfa de Fisher con la precipitación total mensual (mm) del mes específico del muestreo y de uno y dos meses previos al mismo. Las correlaciones significativas ($P < 0.05$) se encuentran indicadas con un asterisco (*). Se evidencia que la abundancia de semillas está relacionada significativamente con la precipitación total del mes inmediato, y de uno y dos meses anteriores. Así mismo, la riqueza de semillas estuvo relacionada estadísticamente con la precipitación total del mes inmediato y el mes anterior. No obstante, el índice Alfa de Fisher no estuvo relacionado significativamente con ninguna de estas variables

Variable	Mes	P	Precipitación total mensual (mm)			
			Un mes antes	P	Dos meses antes	P
Abundancia	-0.3657714*	<0.00001*	-0.2495724*	0.001361*	-0.2757597*	0.0003826*
Riqueza	-0.3644508*	<0.00001*	-0.2030337*	0.009563*	-0.06015668	0.447
Alfa de Fisher	-0.1491146	0.07244	-0.00207398	0.9802	0.07682359	0.3567

TABLA 4

Resultados del análisis de Chi cuadrado para las frecuencias en rasgos morfológicos cualitativos. Los valores indicados con un asterisco (*) corresponden a aquellos estadísticamente significativos ($P < 0.05$).

Rasgo	χ^2	g.l.	P
Forma	24.49	9	0.00359*
Textura de la testa	32.12	7	0.00003*
Apéndices	27.231	3	0.000005*
Proporción embrión/endospermo	11	3	0.01173*
Tipo de embrión	15.263	6	0.01831*
Síndrome de dispersión	15.176	2	0.0005064*
Hábito de crecimiento	3.5556	1	0.05935

TABLA 5

Matriz de comparación estadística de la masa entre cada mes por medio del test de Dunn. Los valores indicados con un asterisco (*) corresponden a aquellos estadísticamente significativos ($P < 0.05$)

	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
Septiembre					
Octubre	0.2263				
Noviembre	0.0113*	0.1393			
Diciembre	< 0.00001*	< 0.00001*	< 0.00001*		
Enero	< 0.00001*	< 0.00001*	< 0.00001*	0.1584	
Febrero	< 0.00001*	< 0.00001*	< 0.00001*	0.0971	0.0100

TABLA SUPLEMENTARIA 1

Composición de especies presentes en la lluvia de semillas y su abundancia a lo largo de la presente investigación. Las celdas resaltadas en gris indican que en el mes en cuestión se registró al menos una semilla de la especie, mientras que “-“ representa que no se recolectó ninguna semilla. La familia y la nomenclatura de las especies sigue lo presentado en ThePlantList (<http://www.theplantlist.org/>)

Familia	Morfoespecie	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	14	-	-	-	-	-
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	9	1	1	-	-	-
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	19	18	8	6	228	33
Leguminosae	<i>Acacia</i> cf. <i>macrantha</i> Willd.	8	-	-	-	-	-
Leguminosae	<i>Bahuinia</i> sp.	8	2	-	13	10	6
Leguminosae	<i>Machaerium capote</i> Dugand	3	11	52	18	27	16
Leguminosae	<i>Pithecellobium</i> sp.	15	6	7	-	1	-
Leguminosae	<i>Pterocarpus</i> sp.	-	1	5	-	-	-
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis</i> sp.	1	5	2	56	53	6
Malpighiaceae	<i>Hiraea</i> sp.	4	-	1	-	-	-
Myrtaceae	<i>Myrcianthes</i> sp.	936	327	1232	110	178	6
Polygonaceae	<i>Triplaris americana</i> L.	-	-	276	50	440	80
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i> sp.	40	27	101	5	1	11
Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria</i> L.	-	463	-	-	2	-
Sapindaceae	<i>Serjania</i> sp.	2	5	6	9	30	96
Verbenaceae	<i>Petrea volubilis</i> L.	37	4	2	-	-	5
	Morfo 1	13	3	-	1	-	-
	Morfo 10	1	1	-	-	-	1
	Morfo 11	4	-	-	-	-	-
	Morfo 12	3	-	-	-	-	-
	Morfo 14	13	-	-	-	-	-
	Morfo 15	4	-	-	-	2	76
	Morfo 16	3	-	-	-	-	-
	Morfo 18	1	-	-	-	-	-
	Morfo 20	1311	2304	1307	12	-	-
	Morfo 21	57	-	5	-	-	2
	Morfo 22	3	-	-	-	-	-
	Morfo 23	1	1	-	1	-	-
	Morfo 24	2	11	26	2	-	-
	Morfo 25	1	-	1	-	-	6
	Morfo 26	21	130	40	-	-	-
	Morfo 27	-	1	1	-	-	-
	Morfo 28	-	-	1	-	-	-
	Morfo 29	-	-	1	-	-	-
	Morfo 30	-	-	2	-	-	-
	Morfo 31	-	-	1	-	-	-
	Morfo 32	1	-	1	-	-	-
	Morfo 33	-	-	-	5	-	1
	Morfo 34	-	-	-	1	1	-
	Morfo 35	-	-	-	-	1	-
	Morfo 36	5	-	-	-	-	-
	Morfo 38	1	-	-	-	-	-

Morfo 39	-	-	-	1	-	-
Morfo 40	-	-	-	-	1	-
Morfo 41	-	-	-	-	1	15
Morfo 42	-	-	-	-	2	2
Morfo 43	-	-	-	-	-	16
Morfo 44	-	-	-	-	1	-
Morfo 45	-	-	-	-	1	-
Morfo 46	-	-	-	-	-	16
Morfo 5	4	-	3	-	3	-

Anexo 1. Guía de Autor de la Revista de Biología Tropical

<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/about/submissions>

Lista de comprobación para la preparación de envíos

Como parte del proceso de envío, los autores/as están obligados a comprobar que su envío cumpla todos los elementos que se muestran a continuación. Se devolverán a los autores/as aquellos envíos que no cumplan estas directrices.

- **Instrucciones generales:**

- Siga la estructura estándar de un artículo científico (no mezcle resultados con discusión).
- Aplique el corrector automático de ortografía al manuscrito y haga revisar el inglés por una persona capacitada. En la primera página anote al pie el total de palabras del manuscrito.
- El texto, figuras y cuadros deben incluirse en un solo documento en formato DOCX, DOC o RTF.
- Las ilustraciones deben tener calidad profesional.
- Envíe el documento a revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt e incluya una carta formal indicando:
a- que el manuscrito es original y todos los coautores están de acuerdo con su publicación;
b- la importancia de su estudio para la biología tropical y conservación; c- que cumple con todos los requisitos éticos; d- que acepta pagar en caso de que haber páginas adicionales; e- Incluya los nombres, afiliaciones y correos electrónicos de tres posibles revisores.

- **Características del manuscrito:**

- Es original y trata fundamentalmente de la biología o conservación de organismos tropicales.
- Estudio profundo de campo (preferiblemente de más de un año de duración), o un estudio profundo de laboratorio.
- Costos de página: No hay costos por página cuando el documento no excede las diez páginas impresas. Las páginas adicionales deberán cancelar \$50/página. Un documento típico incluye unas 5 000 palabras, dos figuras y dos cuadros pequeños.

- **Parte introductoria:**

- El título lleva mayúsculas únicamente en los nombres propios, es corto, e incluye entre paréntesis orden y familia (artículos botánicos: solo familia).
- La autoridad taxonómica (autor y año) solo aparecen una vez en el cuerpo del manuscrito, la primera vez que se menciona (nunca en el título). Los géneros de los binomios únicamente se escriben completos la primera vez que se usan en el *Abstract*, texto principal, resumen y palabras claves.
- Las direcciones para correspondencia son breves pero completas; si hay varias, van numeradas. Incluya el correo electrónico válido de todos los coautores. No incluya números de teléfono o fax.
- El *Abstract* (350-450 palabras) y el Resumen deben describir el problema estudiado, tamaño de muestra, tiempo de muestra, procedimiento, los resultados sobresalientes y lo que concluyen los autores. Es un solo párrafo.

- ❑ Las palabras clave: 5-7 palabras en inglés (Key words), separadas, deben ser más generales que las palabras del título y resúmenes.
- ❑ La introducción resume el conocimiento actualizado y termina con el objetivo del estudio.
- **Parte de Materiales y Métodos:**
 - ❑ Presenta únicamente la información necesaria para que el trabajo sea repetible. Si la metodología ha sido publicada, se explica brevemente y se cita la publicación original.
 - ❑ No incluya un mapa de la ubicación si es un solo lugar de estudio; en su lugar, brinde las coordenadas geográficas. Se sugiere un mapa cuando los estudios incluyen varios sitios de muestreo.
 - ❑ Cuando aplique: se han depositado especímenes de referencia en al menos una institución (incluya los números de catálogo).
 - ❑ Cuando puedan afectar los resultados, las especificaciones de los equipos deben incluir el modelo, número y compañía. De los productos químicos sólo la compañía.
 - ❑ Las fórmulas matemáticas incluyen una descripción de cada componente.
 - ❑ Las abreviaturas se explican la primera vez que son usadas.
 - ❑ Use el sistema internacional de medidas y sus abreviaturas (www.bipm.fr/en/si) con la excepción de que los decimales se indican con punto. Los miles y millones con un espacio, eg. 12 523 235.15
 - ❑ Cuando no van seguidos de unidades, los números enteros del cero al diez se escriben con palabra (uno, dos, etc. y no 1, 2 etc.).
- **Resultados**
 - ❑ Se hicieron las pruebas estadísticas correspondientes y aparecen citadas únicamente junto a cada resultado, en paréntesis. Ejemplo: Altura y velocidad se correlacionan (Spearman, $p < 0.05$).
- **Figuras y cuadros**
 - ❑ Se han evitado las figuras aisladas, agrupando fotografías y dibujos/gráficos relacionados. (Ver Guía de Figuras en nuestro sitio web. La simbología y la escala aparecen en la figura (nunca en el pie). Los rotulados se encuentran al menos a 5mm del borde de la imagen. Rótulos: Helvetica 10 puntos.
 - ❑ Se han evitado los cuadros muy extensos o muy pequeños (un buen tamaño es una página) y en ellos no se han usado líneas verticales u horizontales. Toda la simbología aparece al pie. No se usa negrita dentro del cuadro, ni palabras escritas totalmente en mayúscula.
- **Discusión**
 - ❑ Esta sección compara sus resultados y solo sus resultados con otros datos publicados previamente. No incluya ni cuadros ni figuras aquí.
- **Agradecimientos**
 - ❑ Se incluye por nombre solo quienes dieron una ayuda importante, y no aparecen títulos como Lic., Dr., Sr., Prof., Srta., etc, solo nombres.
- **Resumen y palabras clave**
 - ❑ El Resumen en español inicia con el título del trabajo en español. El Resumen tiene la misma información y secciones que el *Abstract*.

❑ Las palabras clave son las mismas que en inglés.

- **Referencias**

❑ Presente la lista de referencias en formato APA 6ta Edición. Le recomendamos programas gratuitos: [zotero.org](https://www.zotero.org), [mendeley.com](https://www.mendeley.com). Solo los trabajos citados aparecen en la sección Referencias y viceversa. En Referencias no aparecen trabajos que aún no han sido aceptados para publicación; menciónelos únicamente en el texto y como en este ejemplo (J. Pérez, en prep.).

MUESTRA DE FORMATO

Por favor siga el formato de este ejemplo de documento en español cuando prepare su borrador. Los aspectos importantes aparecen en las cajas amarillas, pero ud. también puede revisar las normas en la guía de autores de nuestra página.

Morfología y citoquímica de cultivos celulares de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) y susceptibilidad a *Leishmania panamensis* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae)

El título va en negrita, con la excepción de los nombres científicos. Para estudios de plantas se coloca la **Familia** y para los de animales (**Orden: Familia**).

Los nombres de los autores se escriben completos, y los apellidos van al final del nombre en todos los casos. Las direcciones son numeradas. Incluya el correo electrónico de todos los coautores. No incluya teléfonos ni faxes.

Alfonso Arturo Miranda H.¹, Ladys Sarmiento^{1,3}, Maria Leonor Caldas M.¹, Cristina Zapata² & Felio Jesús Bello G.³

1. Grupo de Microscopía y Análisis de Imágenes, Instituto Nacional de Salud, Av. Calle 26 N° 51-60 Bogotá, Colombia; amiranda@gmail.com
2. Laboratorio de Entomología, Biología Celular y Genética, Departamento de Ciencias Básicas Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia; angzapl@yahoo.com.mx
3. Instituto de Ciencias Básicas, Facultad de Medicina, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia; fbello@urosario.edu.co, lsarmiento@ins.gov.co

Las direcciones terminan con un “;” que es inmediatamente seguido por la dirección de correo electrónico de todos los autores separados por comas (**no** incluya las palabras “correo electrónico” o “e-mail”).

“Abstract” se escribe en negrita, seguido por el título en inglés, un **párrafo introductorio**, objetivo, resumen de los métodos, resultados y las conclusiones principales; todo en un mismo párrafo de 300-500 palabras.

Abstract: Morphology and cytochemistry of *Aedes aegyptis* cell culture (Diptera: Culicidae) and susceptibility to *Leishmania panamensis* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae). The first cell line of *Aedes aegypti* was developed by Grace in 1966; later on, other cellular lines of this species were generated and since then they have been used for the study of pathogenic organisms like viruses, bacteria and parasites, showing their importance in biomedical applications. The present work describes, for the first time, some cytochemical characteristics of *A. aegypti*'s cell culture, infected with the (MHOM/CO/87CL412) strain of *Leishmania panamensis*. A morphological study of the culture's cells was also made. The maintenance of the cell culture, parasites and the infection in vitro were carried out in the Laboratory of Entomology, Cellular and Genetic Biology of the Universidad de La Salle. The cell cultures infected with the parasite were maintained in a medium Grace/L15 mixture, supplemented with a 10 % fetal bovine serum (FBS) pH 6.8 and a temperature of 26 °C, during three, six and nine post-infection days. Later on, these cell cultures were processed using High Resolution Light Microscopy (HRLM) and Transmission Electron Microscopy (TEM) according to protocols standardized by the Group of Microscopy and Image Analyses of the Instituto Nacional de Salud. Semi-fine slices of 1µm colored with toluidine blue were used for the morphological analysis of the culture and ultra fine cuts of 60 to 90 nm stained with uranyl acetate and lead citrate for the ultrastructural study. In addition, a PAS and peroxidase staining was carried out in cells fixed with methanol. The morphometric study was made with software ImageJ (NIH). In the semi-fine slices, small cells were observed with fibroblastic appearance with $10.84 \pm 2.54 \mu\text{m}$ of length and $5.31 \pm 1.26 \mu\text{m}$ of wide; other cells presented epithelial appearance with great peripheral nucleus, voluminous and vacuolated cytoplasm, with $23.04 \pm 4.00 \mu\text{m}$ of 3.70 length and $13.96 \pm 3.70 \mu\text{m}$ of wide. These last ones predominated over those of fibroblastic appearance. The 7.08 % of the cells presented abundant PAS positive cytoplasmatic grains indicating presence of polysaccharides. The test of peroxidase gave a negative result. The greatest percentage of infection (18.90 %) of a total of 101 cells, appeared day 6. Some cells analyzed by TEM presented a cytoplasm with a vacuolated aspect; some contained parasites, other fibrillar material and others were empty. The results indicate that the *A. aegypti*'s cell culture can support the internalization and transformation of the parasite, demonstrating the capability that these cell cultures have to be infected by *L. panamensis* and to maintain the infection for one week approximately.

Key words: periodic acid-Schiff, cell cultures, *Aedes aegypti*, *Leishmania panamensis*, transmission electron microscopy.

Incluya 5-7 **key words** en minúscula v separadas por coma.

Número total de palabras: 5 361.

Se incluye el número total de palabras del documento al final de la primera página. Artículos más de 5 000 palabras deben pagar una tarifa.

Desde comienzos del siglo XX los entomólogos han tratado de mantener *in vitro* células de insecto como una herramienta en diferentes campos de estudio (Lynn, 2002). Pero solo hasta 1962 Grace obtuvo la primera línea celular de insecto correspondiente a la polilla *Antheraea eucalypti*. Actualmente, existen más de 500 líneas celulares establecidas a partir de diversos tejidos de insectos, siendo mayor el número de éstas en dípteros y lepidópteros (Lynn, 2001).

La primera línea celular de *Aedes aegypti* fue establecida por Grace en 1966; posteriormente, se generaron otras líneas celulares de esta misma especie (Bhat & Singh, 1969; Varma & Pudney, 1969). Desde entonces, diferentes cultivos celulares de mosquitos se han utilizado como sustratos para el aislamiento e identificación de arbovirus. Sin embargo, existe en la actualidad una amplia gama de aplicaciones biotecnológicas (Singh, 1972; Sudeep et al., 2005), así como también biomédicas, principalmente en investigaciones con algunas bacterias y parásitos (Syafuddin et al., 1992; Dobson et al., 2002). En esta última línea de acción, es importante resaltar el estudio realizado por Fampa et al. (2003), en el cual se muestra la interacción de ciertas especies de tripanosomátidos monoxenos con líneas celulares de *A. albopictus*, *Anopheles gambiae* y *Lutzomyia longipalpis*. De igual manera, se han realizado infecciones con *Trypanosoma brucei* en cultivos celulares del mosquito *A. gambiae*, en donde al parecer, no se disminuye la infectividad del parásito al utilizar estas células como sustrato (Kaminsky et al., 1987).

Citas entre paréntesis, estrictamente en orden cronológico y separadas por punto y coma. Se usa coma entre apellidos y años. Mas de dos autores se cita la primera vez con todos los apellidos y en las menciones siguientes se utiliza et al. Si son más de seis autores se utiliza et al. desde la primera mención. Cite autores con varias publicaciones por año como (Sarmiento et al., 2006 a, b)

Con lo descrito en los anteriores antecedentes, se pretende resaltar la importancia que tienen los cultivos celulares de mosquitos, en el mantenimiento y estudio del ciclo biológico de tripanosomátidos, importantes en salud pública. Existen algunos trabajos en donde se reporta la infección de *Leishmania* en diferentes líneas celulares de macrófagos y células dendríticas (Berens & Marr, 1979; Zuluaga & Robledo, 2004; Sarmiento et al., 2006 a, b), pero son pocas las investigaciones relacionadas con la interacción y maduración del parásito en cultivos celulares de insectos. Recientemente, se ha podido demostrar que los cultivos celulares de *L. longipalpis* y *L. spinicrassa* son susceptibles a la infección con *L. chagasi* y *L. braziliensis* respectivamente (Miranda et al., 2005; Bello, García & Rojas, 2005; Zapata et al., 2005).

En el presente trabajo se describe, por primera vez, algunas características citoquímicas de los cultivos celulares de *A. aegypti*, infectados con *L. panamensis*; también se realizó un estudio morfológico de las células en cultivos y se reporta el porcentaje de infección de *L. panamensis* en estos sustratos celulares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Si su trabajo incluye coordenadas geográficas se escriben exactamente de la siguiente forma abreviada: 10°44'13" - 11°00'37" N y 85°34'48" - 85°58'51" W; note que "oeste" se abrevia con W, no con O, por normativa internacional.

Los subtítulos de las secciones se escriben en negrita con dos puntos, seguidos por un espacio y el texto se inicia en mayúscula.

Cultivos celulares e infección: El mantenimiento de los cultivos celulares, parásitos y la infección *in vitro*, fueron realizados en el Laboratorio de Entomología, Biología Celular y Genética de la Universidad de La Salle. Los cultivos celulares de *A. aegypti* fueron sembrados en seis placas de petri de 35 x 10 mm e infectados con la cepa (MHOM/CO/87CL412) de *L. panamensis*, suministrada por el laboratorio de parasitología del Instituto Nacional de Salud (INS). Los cultivos celulares, infectados con el parásito, fueron mantenidos en una mezcla de medios Grace/L15 suplementados con Suero Fetal Bovino (SFB) al 10 %, a un pH 6.8 y una temperatura de 26 °C. En los días tres, seis y nueve post-infección se retiraron dos placas de petri, se lavaron con solución salina y se les realizó el proceso de fijación. De igual forma se mantuvieron cultivos celulares del mosquito s en sitios ubicados entre 1 500 - 2 000 m.

Se usa espacio para los miles y se deja un espacio entre los números y las unidades: 1 500-2 000 m.

Procesamiento de muestras para microscopía electrónica: Se recibieron cultivos celulares con y sin infección. Las muestras fueron procesadas según protocolos estandarizados en el Grupo de Microscopía y Análisis de Imágenes del Instituto Nacional de Salud de la siguiente forma: se fijaron con Glutaraldehído al 3 % en buffer fosfato 0.1 M pH 7.2, luego, fueron lavadas tres veces con buffer fosfato 0.1 M pH 7.2. Posteriormente, a los cultivos se le realizó una post-fijación con Tetróxido de Osmio 0.2 %, fueron lavados con el mismo buffer fosfato mencionado anteriormente. Se realizó una deshidratación con etanol al 50, 70, 80, 95 % y finalmente dos cambios de resina.

Se utiliza punto para decimales.

La infiltración fue realizada con cambios en mezclas de alcohol y resina epóxica Epón-Araldita en proporciones de 2:1 durante una hora, 1:1 durante una hora y dos cambios de resina pura durante 24 horas. Para la inclusión de las muestras se utilizó la mezcla de resina Epón-Araldita y se polimerizó a 68 °C por 48 horas.

Los datos de temperatura se presentan de esta forma: 68 °C (con espacio luego del número), siguiendo el Sistema Métrico Decimal.

Posterior al procesamiento de las muestras, se obtuvieron cortes semifinos de 1 µm los cuales, fueron coloreados con azul de toluidina para su estudio morfológico. La observación de las muestras fueron realizadas en un microscopio de luz Zeiss Axiophot.

Finalmente, se realizaron cortes ultrafinos de 60 a 90 nm, coloreados con acetato de uranilo y citrato de plomo. Para el estudio ultraestructural, se utilizó un microscopio electrónico de transmisión Zeiss EM 109.

Para cifras numéricas, del uno al diez escriba las palabras (excepto si llevan unidades).

Morfometría celular: La captura de imágenes de las células en los días tres, seis y nueve post-infección y de las células no infectadas, se realizó por medio de una cámara Sony Hyper HAD CCD-IRIS/RGB adaptada a un microscopio de luz Zeiss Axiophot. Las

imágenes
acces

Los análisis estadísticos se incluyen al final de la sección, sin ningún título específico.

software de
1997; 2006).

Se reportan el número y el porcentaje de células de largo y ancho de las células derivadas de los cultivos de *A. aegypti*, sin infección.

Los datos fueron analizados en el software Statistix 1.0 para Windows. Se les aplicó la prueba de Anova de una vía y el test de Tukey. Los resultados de la morfología celular, porcentaje de células con gránulos PAS positivo y porcentaje de células con vacuolas PAS positivo, fueron analizados en Microsoft Excel 2002, en donde se obtuvo promedio, desviación estándar y error estándar.

RESULTADOS

Los títulos de sección van centrados y en mayúscula y sin negrita (MATERIALES Y MÉTODOS, RESULTADOS, DISCUSIÓN, etc.). La introducción no lleva título.

Morfología: En los cultivos celulares correspondientes a células no infectadas, se observaron dos grupos de células morfológicamente diferentes: uno constituido por células de apariencia fibroblastoide de dimensión promedio (Media = 10.84, DE = 2.54, N = 50) de largo, y (Media = 5.31, DE = 1.26 μm) de ancho, cuyo citoplasma presentaba algunas vacuolas, como se observa en la figura 1. El otro grupo estuvo conformado por células de apariencia epitelioide, de unas dimensiones entre 23.04; 4.00 μm de largo y 12.96; 3.70 μm de ancho, con un núcleo prominente y citoplasma ocupado por numerosas vacuolas (Fig. 1). Estas últimas predominaron sobre las de apariencia fibroblastoide.

Referencias estadísticas tales como ES, DE, N van en mayúscula (Media = 10.84, DE = 2.54, N = 50).
No hay espacios en las fórmulas matemáticas, van espacios después o antes de los símbolos igual, mayor, menor ($=$, $<$, \geq); r^2 y P se escribe en mayúscula ($P < 0.001$).

El Cuadro 1 nos muestra el promedio del tamaño celular (longitud y amplitud) de las

dos morfologías celulares encontradas.

Citoquímica: Con relación a la reacción de PAS, se evidenció un 7.08 % de células con gránulos PAS positivo infectadas con *L. panamensis* (Cuadro 2). La figura 2A muestra una célula de *A. aegypti*, con gránulos color magenta en su citoplasma, característico de la coloración de PAS positivo, evidenciando posiblemente la presencia de carbohidratos, principalmente glucógeno y mucinas. Además, se observó un 50.93 % de células infectadas con vacuolas que contenían un material que fue positivo a la coloración de PAS, en un ámbito de reacción de débil a fuerte (Fig. 2B). La técnica de la DAB fue negativa para la detección de peroxidasas.

En el Cuadro 2 se observa el porcentaje de células con gránulos PAS positivo, así, como el porcentaje de células con vacuolas que contenían un material que fue positivo a la coloración de PAS, infectadas con el parásito.

Infección celular: La observación de los cultivos celulares de *A. aegypti* infectados con *L. panamensis*, evidenció la presencia de formas amastigotas al interior de vacuolas parasitóforas durante los días tercero, sexto y noveno post-infección (Fig. 3). En la figura 4 se observó que en el día seis (18.90 %), se presentó el mayor porcentaje de infección con relación a los días tres (14.06 %) y nueve (15.59 %), pero no se encontraron diferencias significativas según la prueba de Anova (Tukey, $P = 0.5$).

La palabra figura se abrevia "Fig." pero dentro del texto va completa y en minúscula. Cuadros y figuras: van en orden ascendente por número y letra, cuando corresponda. Para citar varias figuras: Fig. 1A, Fig. 2 y Fig. 3, no importa si la palabra Fig. se repite varias veces (pues serán vínculos en la versión electrónica).

En el cuadro 3 se observan los datos obtenidos del proceso de infección de la línea celular de *A. aegypti* con *L. panamensis*. Sólo el porcentaje de promastigotes por células presentó diferencias significativas (Tukey, $P < 0.05$) en el tercer día con relación a los días sexto y noveno según la prueba de Anova.

Los resultados estadísticos se presentan brevemente entre paréntesis, con el nombre y valores de P separados por comas (grados de libertad son opcionales).

Microscopia electrónica de transmisión: Ultraestructuralmente se identificó en las células del cultivo, con y sin infección, la presencia de organelos característicos tales como: núcleo, mitocondrias, vacuolas y lisosomas. Las células de cultivos celulares sin infectar, presentaron un núcleo voluminoso, con poca cromatina condensada que ocupaba la mitad del citoplasma, el cual tenía un aspecto de panal; además se observó la presencia de vacuolas con y sin material fibrilar (Fig. 5A). En las células infectadas, que fueron estimadas con la fórmula $b = Nb/N\Delta t$, $d = Nd/N\Delta t$, en donde Nb y Nd es el número de nacimientos y muertes respectivamente, se evidenció la presencia de formas promastigotas en el interior del

Las fórmulas matemáticas deben venir en el mismo programa de Word y sus componentes se describen en el texto. No use espacios en las fórmulas matemáticas

y sin material fibrilar. El núcleo se observaciones éste se identificó muy ructural y de citoquímica, se puede con contenido enzimático asociado

DISCUSIÓN

No hay subtítulos; esta sección debe coincidir con los resultados

celulares derivados del

mosquito *A. aegypti* se debe, posiblemente, a los diversos tipos de tejidos disponibles, a partir de huevos embrionados utilizados durante la formación de los cultivos primarios (Charpentier et al., 1995; Rey et al., 2000). Sin embargo, predominaron las formas de apariencia epitelioides, como lo registró Ardila et al. (2005), diferente a lo observado en las líneas celulares Mos. 20 y 29, derivadas de tejidos larvarios de *A. aegypti* que presentaron una morfología en su mayoría fibroblastoide (Varma & Pudney, 1969; Ardila et al., 2005).

.....

Es importante resaltar que *A. aegypti* no es vector de *Leishmania*, pero sí de otras infecciones que afectan a los animales y al hombre; entre estas tenemos: dengue, fiebre amarilla y filariasis (Brito et al., 1999; Harrington et al., 2005). No obstante, líneas celulares derivadas de mosquitos han sido utilizadas como posibles modelos *in vitro* para el establecimiento y aislamiento de algunos patógenos, que no están necesariamente relacionados con sus hospederos naturales. Son ilustrativos al respecto, los ejemplos siguientes: en 1973 Mazzola et al. (1976, 1979), realizaron la infección de células de *A. albopictus* con *Anaplasma marginale*, en donde se observaron eritrocitos infectados con el parásito, fagocitados por las células de *A. albopictus*, así como formas libres del parásito, en el citoplasma de éstas. En el 2006 Horta et al., reportaron el aislamiento y establecimiento de *Rickettsia felis* en la línea celular C6/36 de *A. albopictus*. Estudios realizados por Dedet y Gaudin (1977), reportan la capacidad de internalización y transformación del parásito *L. donovani* en cultivos celulares derivados del mosquito *A. albopictus*, logrando así su infección.

En el presente trabajo se demostró que las formas promastigotas de *L. panamensis* tienen la capacidad de transformarse en amastigotes en células derivadas de tejidos embrionarios del mosquito *A. aegypti*; lo anterior, fue también observado con las especies *L. chagasi* y *L. braziliensis* en la misma línea celular de mosquito (Muñoz et al., 2005). La adhesión e internalización del parásito en estos cultivos celulares, son debidos probablemente, a la posible actividad endocítica o fagocítica de algunas células del mismo cultivo. Lo cual coincide con los hallazgos registrados en células de origen embrionario de *Drosophila*, que permitieron detectar ciertos receptores parecidos al de los macrófagos en mamíferos que actúan en la fagocitosis (Echalier, 1997).

...

AGRADECIMIENTOS

Los agradecimientos son breves y se citan solo las personas que aportaron significativamente al trabajo. **No** se usan títulos (Dr., Sr., Sra., Don, Doña, etc.).

A Manuel Guillermo Forero por sus conocimientos y capacitaciones para el manejo del software ImageJ. A Cesar Augusto Díaz, por el apoyo brindado para el procesamiento de los resultados. A Andrés Ramírez, por el manejo y mantenimiento de los cultivos celulares y los parásitos.

A Colciencias y al Instituto Nacional de Salud por la financiación del joven

investigador Alfonso Arturo Miranda H. A la Universidad de La Salle, a la Universidad del Rosario y Colciencias por la financiación del presente trabajo.

“RESUMEN” va en mayúscula, y tiene la misma estructura y contenido que el **abstract**.

RESUMEN

La primera línea celular de *Aedes aegypti* fue establecida por Grace en 1966 y desde entonces se han utilizado para el estudio de virus, bacterias y parásitos. En el presente trabajo se describen, por primera vez, algunas características citoquímicas de los cultivos celulares de *A. aegypti*, infectados con la cepa (MHOM/CO/87CL412) de *Leishmania panamensis*. También se realizó un estudio morfológico de las células del cultivo. Se observaron 30 células pequeñas con apariencia fibroblastoide de 10.84 ± 2.54 y 5.31 ± 1.26 μm de largo y ancho, respectivamente; otras 30 presentaron apariencia epitelioide con 23.04 ± 4.00 μm y 13.96 ± 3.70 μm de largo y ancho; éstas últimas predominaron sobre las de apariencia fibroblastoide. De 113 células, un 7.08 %, presentaron abundantes gránulos citoplasmáticos positivos con la coloración de PAS, indicando presencia de polisacáridos. La prueba de peroxidasa dio un resultado negativo. El mayor porcentaje de infección (18.90 %), de un total de 101 células, se presentó el sexto día. Ultraestructuralmente, las células presentaron un citoplasma con aspecto vacuolado; algunas contenían parásitos, otras material fibrilar y otras estaban vacías. Los resultados indican que los cultivos celulares de *A. aegypti* pueden ser infectados por *L. panamensis* y mantener dicho proceso por aproximadamente una semana.

Las “**palabras clave**” se ubican tras el Resumen; se escriben en español, en minúscula y con negrita, separadas por coma.

Palabras clave: ácido periódico Schiff, cultivos celulares, *Aedes aegypti*, *Leishmania panamensis*, microscopia electrónica de transmisión.

REFERENCIAS

Presente la lista de referencias en formato APA, 6ta edición (ver ejemplos abajo).

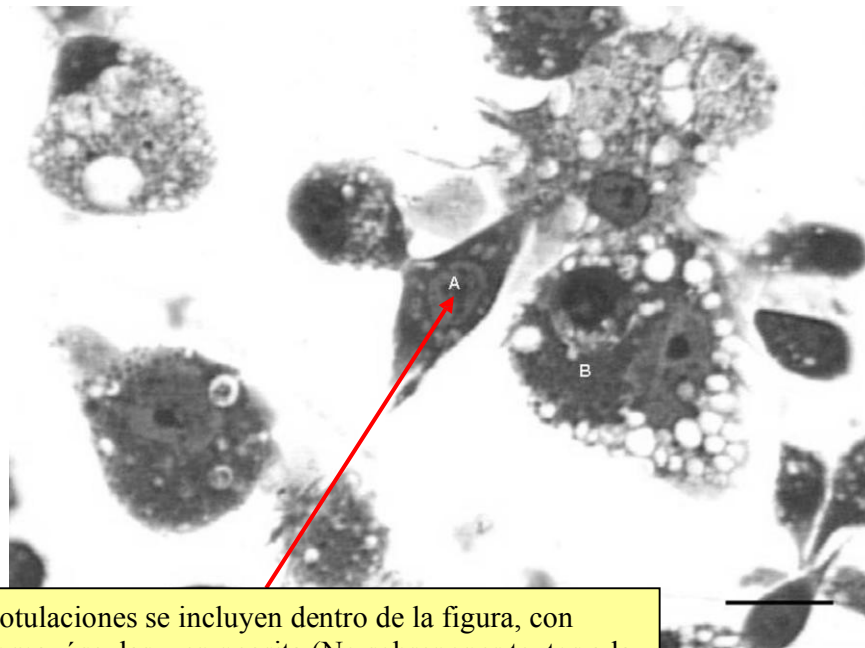
Lo ideal es que en una revista científica solo se citen otras revistas científicas. Citar tesis, libros, sitios web oficiales y congresos se tolera, pero no se recomienda citarlos porque no tienen el control de calidad de las revistas arbitradas por pares. En cuanto a publicaciones que están impresas y en línea, es mejor solo poner la impresa. El DOI se utiliza solo cuando las revistas son exclusivamente electrónicas.

Grace, T. D. C. (1962). Establishment of four strains of cells from insect tissue grown in vitro. *Nature*, 195, 788-789.

Dedet, J. P., & Gaudin, O. G. (1977). *Leishmania donovani* multiplication in a cell line of *Aedes albopictus*. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 70, 535-536.

Muñoz, C. C., Barreto, A., & Bello, F. (2005). Análisis de la susceptibilidad de una línea celular de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) a la infección con *Leishmania* (L) *chagasi* y *Leishmania* (V) *braziliensis*. *Revista Ciencias de la Salud*, 3, 119-128.

Pimenta, P. F., Saraiva, E. M., Rowton, E., Modi, G. B., Garraway, L. A., Beverley, S. M., Turco, S. J., & Sacks, D. L. (1994). Evidence that the vectorial competence of phlebotomine sand flies for different species of *Leishmania* is controlled by structural polymorphisms in the surface lipophosphoglycan. *Proceedings of the National Academy of Sciences United States*, 91(2), 9155-9159.



Las rotulaciones se incluyen dentro de la figura, con letras mayúsculas y en negrita (No sobreponer textos a la figura ya colocada en el documento word).

Fig. 1. **A.** Célula con apariencia fibroblastoide en un cultivo celular de *A. aegypti*. **B.** Célula con apariencia epitelioide en un cultivo celular de *A. aegypti*. Tinción con Azul de toluidina (bar: 10µm).

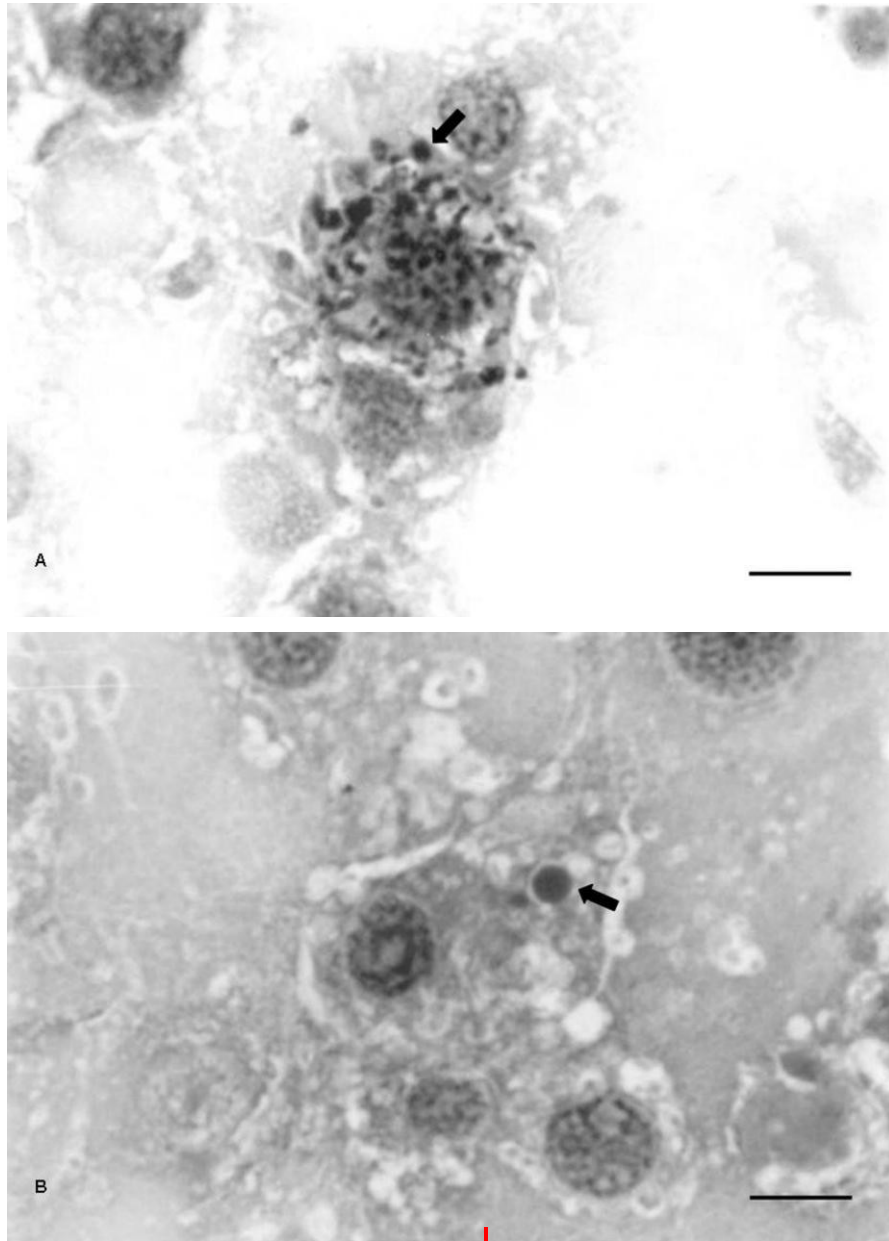


Fig. 2. (A) Célula de cultivo celular de *A. aegypti* con gránulos PAS positivo, infectada con *L. panamensis* (flecha). **(B)** Célula de cultivo celular de *A. aegypti*, con vacuola PAS positivo, infectada con *L. panamensis* (flecha) (bar: 10 μ m).

Las fotografías se pueden insertar al final del documento Word o si son muy grandes pueden enviarse en archivos separados; en ambos casos deben estar en formato JPG, ai, psd o TIFF, a una resolución mínima de 300 dpi (alta resolución que se confirma ampliando la figura a pantalla completa y que aún así se vea nítida, no pixelada). Las figuras normales se reducirán a un ancho de 6-12 cm por lo que las rotulaciones deben ser fáciles de leer, incluso después de esta reducción. Los gráficos deben presentarse en blanco y negro y/o con tonos de grises.

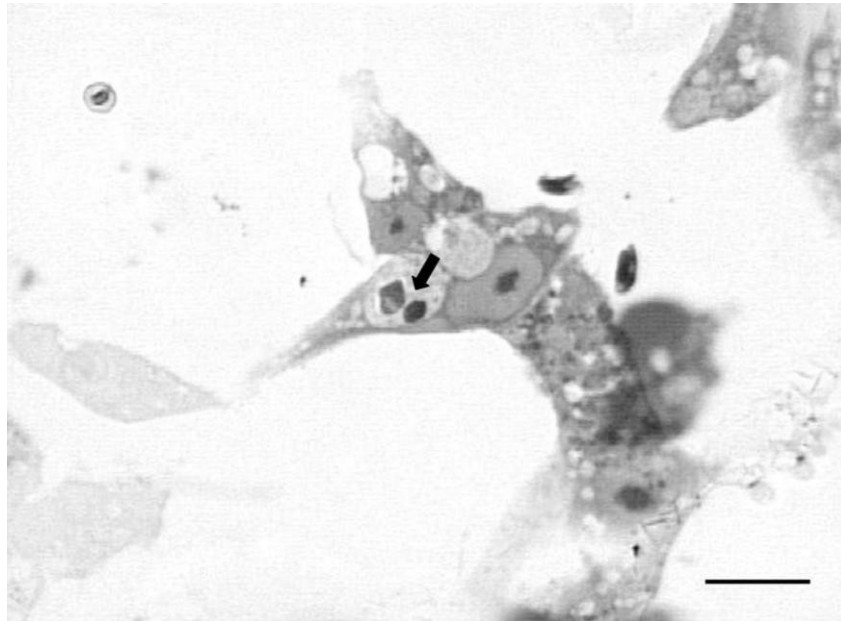


Fig. 3. Células de *A. aegypti* con dos amastigotes de *L. panamensis*, día 3 post-infección (flecha) (bar: 10 μ m).

Los gráficos van preferiblemente en blanco y negro. Hay una guía gratuita de gráficos y figuras disponible en el sitio web de la revista.

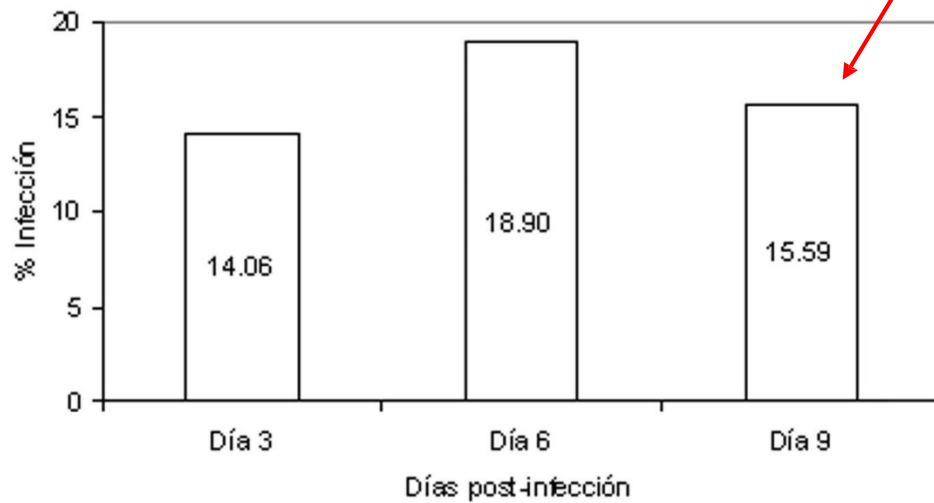


Fig. 4. Porcentaje de infección de células de *A. aegypti* infectadas con *L. panamensis*, los días tres, seis y nueve post-infección.

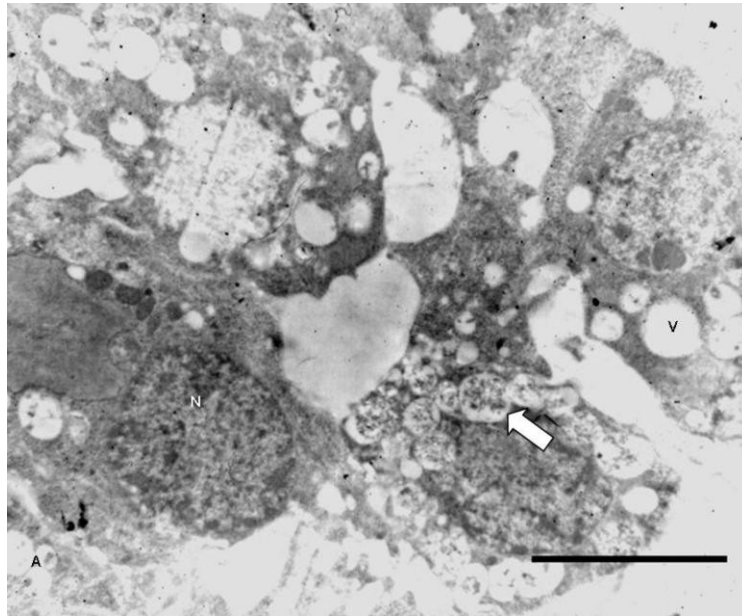


Fig. 5. Células del cultivo celular de *A. aegypti*. **A.** Células sin infectar, presentando vacuolas vacías (V) y con material fibrilar (flecha blanca). **B.** Célula infectada con promastigotes (P) de *L. panamensis*, día 3 post-infección. Núcleo celular (N). Lisosomas (flecha negra) (bar: 6µm).

Los pies de figura también son breves. En caso de tener varias partes, estas van señaladas en negrita y mayúscula, e.g. “**A.**”

La palabra “CUADRO” va sin negrita y en mayúsculas. Los títulos de los cuadros son breves y sólo los nombres científicos van en cursiva.

CUADRO 1

Promedio del tamaño celular en cultivos celulares de *A. aegypti*

Células	Parámetros	N*	Promedio (μm)*	E.E*
Apariencia fibroblastoide	Largo	30	10.84 \pm 2.54	\pm 0.46
	Ancho	30	5.31 \pm 1.26	\pm 0.23
Apariencia epitelioides	Largo	30	23.04 \pm 4.00	\pm 0.73
	Ancho	30	13.96 \pm 3.70	\pm 0.67

*N = Tamaño de población, Promedio \pm desviación estándar, E.E. = Error estándar.

Las explicaciones y los símbolos utilizados en los cuadros aparecen en la parte inferior de los mismos. Se usa negrita sólo para aclaración.

En los cuadros no se usa negritas o mayúsculas. Las cifras usan espacios para miles y punto para decimales.

Anexo 2. Marco Teórico

A continuación, se presentan los conceptos en los cuales se enmarca la presente investigación. Estos se encuentran integrados en la figura Anexa 1.

Regeneración natural y fenología

La regeneración natural es definida por Grubb (1977) como el proceso en el que los organismos vegetales maduros son reemplazados por otros nuevos. Su importancia se ve reflejada en diferentes procesos ecológicos como la coexistencia de especies en una misma comunidad vegetal (Norden, 2014) y en el mantenimiento de la diversidad biológica (Muller-Landau, Wright, Calderón, Hubbell, & Foster, 2002).

Garwood (1989) reconoce seis mecanismos que permiten que ocurra la regeneración natural: la lluvia de semillas, los bancos de semillas, los bancos de plántulas, la regeneración avanzada, el rebrote y el crecimiento interno del dosel. La lluvia de semillas – el mecanismo de la regeneración natural abordado en la presente investigación - corresponde al flujo reciente de semillas proveniente de los individuos reproductivos en una comunidad vegetal (Garwood, 1989). Este término no debe confundirse con el concepto de “dispersión”, ya que este aborda únicamente el desplazamiento de las semillas, de una especie o individuo en particular, lejos de sus parentales, más no de toda la comunidad vegetal (Nathan & Muller-Landau, 2000). A su vez, debe diferenciarse de la “sombra de semillas”, la cual hace referencia a la distribución espacial de las semillas dispersadas por un único individuo (Nathan & Muller-Landau, 2000).

Considerando que la regeneración natural de los ecosistemas es un proceso limitado por la disponibilidad de semillas (Holl, Loik, Lin, & Samuels, 2000; Wijdeven & Kuzee, 2000; Zimmerman, Pascare, & Mitchell Aide, 2000) y que esta es el resultado de la presencia, ganancia y pérdida de semillas viables (González-Rivas et al. 2009), la lluvia de semillas es el proceso que promueve la ganancia de las mismas. Sin embargo, es importante resaltar que la lluvia de semillas, también tiene un rol clave en la presencia de semillas en un ecosistema. Esto se debe a que éstas ingresan al ecosistema por medio de la lluvia de semillas y pueden persistir en el suelo en forma de bancos de semillas; posteriormente germinarán y una vez se establezcan las plántulas, se generarán nuevos individuos adultos en la comunidad vegetal (Nathan & Muller-Landau, 2000).

Sin embargo, la lluvia de semillas es un proceso que no permanece inalterable en el tiempo, sino que es controlado por distintos factores biofísicos y responde acorde a la variación de los mismos (Gurevitch, Scheiner, & Fox, 2006). Precisamente, la disciplina que estudia la temporalidad de las actividades vegetativas (por ejemplo, la formación y pérdida de las hojas), y las reproductivas (la aparición de botones florales, apertura de las flores, fructificación y germinación de las semillas) y, su relación con las variables ambientales es conocida como “fenología” (Gurevitch et al., 2006; L.P.C. Morellato et al., 2013). Para explicar la temporalidad de los eventos fenológicos - incluyendo la lluvia de semillas – se han empleado las variables del clima y del suelo, siendo las primeras las más exploradas y estudiadas (L.P.C. Morellato et al., 2013) y las segundas reconocidas recientemente como importantes para tener una mejor comprensión de los procesos fenológicos (ver Borchert

1994; González & Parrado-Roselli 2010; Cardoso et al. 2012; Le Stradic et al. 2018). No obstante, es necesario señalar que los estudios fenológicos deben llevarse a cabo durante varios años y que, un solo periodo de tiempo no es suficiente para entender la fenología de las especies arbóreas (Ochoa-Gaona et al., 2008). El presente trabajo de grado corresponde únicamente al primer periodo de tiempo de una investigación a largo plazo.

Ecología funcional de la regeneración

Desde mediados de la década del 2000, existe un creciente interés en comprender la dinámica y el funcionamiento de los ecosistemas, razón por la cual, la ecología de comunidades ha experimentado una transición desde una ecología basada en el estudio de las especies que comparten un mismo hábitat, hacia una fundamentada en rasgos funcionales (Kattge et al., 2011). La ventaja de esta última, radica en que, los rasgos funcionales – *“cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible a nivel individual, desde la célula a todo el organismo, sin referencia al ambiente o cualquier otro nivel de organización”* (Violle et al., 2007) – son un modelo mecanístico para estudiar tanto la respuesta de las comunidades frente a los cambios ambientales, como el impacto de estos cambios en los procesos del ecosistema (Suding et al., 2008). Además, los rasgos funcionales permiten establecer comparaciones directas entre diferentes sistemas, sin importar cuan disímiles sean (Violle et al., 2007).

Típicamente, los rasgos funcionales han sido implementados para entender distintas características de las comunidades y los ecosistemas. Algunos ejemplos son: el estudio de la resistencia de las comunidades a diferentes perturbaciones, la vulnerabilidad de las especies al cambio climático, el grado de invasividad de los ecosistemas, entre otras aplicaciones (González et al., 2016). Por supuesto, el estudio de la regeneración natural no es la excepción, ya que el uso de rasgos funcionales ha permitido tener una mejor comprensión del desempeño de las especies en el proceso de la regeneración y establecer comparaciones entre diferentes sistemas (Larson & Funk, 2016). Sin embargo, Larson y Funk (2016) señalan que los rasgos funcionales que han sido el eje central del estudio de la regeneración han sido principalmente los vegetativos y no los reproductivos. Según estas autoras se presenta una contradicción, ya que estos últimos son los que dirigen el proceso de la regeneración natural. El único rasgo regenerativo que se incluye con frecuencia es la masa de las semillas que, si bien está relacionada con varios aspectos del crecimiento y las estrategias reproductivas de las plantas, tiene un poder explicativo limitado (Larson & Funk, 2016).

En este contexto, surge la necesidad de estudiar la regeneración natural desde los rasgos funcionales regenerativos, en particular, aquellas características que tienen implicaciones demostradas en los procesos de regeneración como por ejemplo, el grado de reproducción clonal, la producción de semillas, la dispersión, la germinación y la transición semilla-plántula (Larson & Funk, 2016). En el caso puntual de los rasgos de las semillas, se ha evidenciado que no están correlacionados con los rasgos foliares o con los de toda la planta (Pierce, Bottinelli, Bassani, Ceriani, & Cerabolini, 2014), por lo que su inclusión en el análisis funcional de las comunidades vegetales es altamente significativo (Laughlin, 2014). Incluso, recientemente se ha sugerido que los rasgos de las semillas pueden ser de gran utilidad para los estudios del ensamblaje de comunidades vegetales, la ecología de la restauración y el cambio climático (Jiménez-Alfaro et al., 2016). Jiménez-Alfaro *et al.* (2016)

reconocen 32 rasgos funcionales comprendidos en tres grandes categorías: i) morfológicos (como la masa, la forma y el tamaño de las semillas); ii) biofísicos (como el contenido de agua, la tolerancia a la desecación y el contenido de aceites); y iii) germinativos (como el porcentaje, tasa y sincronía de germinación).

El bosque seco tropical: generalidades y estado de conservación en Colombia

El bosque seco tropical es una de las zonas de vida identificadas por Holdridge (1967), que se caracteriza por presentar comunidades arbóreas en climas con temperaturas medias anuales superiores a los 17 °C y precipitación que varía entre 250 y 2000 mm anuales, con una estacionalidad marcada de 2 a 6 meses al año, en la cual la evapotranspiración supera a la precipitación (Dirzo et al., 2011; Olivares & Medina, 1992). De acuerdo a Gerhardt & Hytteborn (1992), este ecosistema está presente en Centroamérica, Sudamérica, África, India, Australia y el Sudeste Asiático. En particular, los bosques secos neotropicales – los bosques secos del continente americano - pueden encontrarse desde el noroccidente de México hasta el norte de Argentina y el suroeste de Brasil (Linares-Palomino, Oliveira-Filho, & Pennington, 2011). En Colombia, estos bosques se encuentran en la región Caribe, los valles interandinos de los ríos Cauca y Magdalena, y los afloramientos rocosos de la Orinoquía (Linares-Palomino et al., 2011).

La estacionalidad climática previamente mencionada es una de las características más distintivas de este ecosistema, ya que esta impone el conjunto de presiones que han moldeado diferentes adaptaciones de la biota (ver Dirzo *et al.* 2011 para revisiones sobre los distintos grupos biológicos). En el caso de la flora del bosque seco, la estacionalidad ha promovido: i) la aparición de especies caducifolias para prevenir la muerte por deshidratación durante la época de sequía; ii) la modificación de hojas en espinas para reducir la pérdida de agua por deshidratación; iii) el desarrollo de tallos fotosintéticos en especies caducifolias como alternativa fisiológica durante la estación seca; iv) el despliegue de estructuras suculentas para el almacenamiento de agua; y v) el tipo de fotosíntesis mediante la ruta CAM en algunas especies (Pizano *et al.* 2014).

Originalmente este ecosistema era el segundo con mayor extensión en la región tropical (Murphy & Lugo, 1995). Sin embargo, debido a que los bosques secos tropicales están localizados en áreas óptimas para el desarrollo de la agricultura (Fajardo et al., 2005) y grandes proyectos turísticos (G. Arturo Sánchez-Azofeifa & Portillo-Quintero, 2011), su degradación y transformación se ha venido acrecentando con el paso del tiempo al punto de reducir su extensión drásticamente, razón por la cual actualmente es uno de los ecosistemas más amenazados (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). En el caso colombiano, Etter et al. (2008) estimaron que la extensión total del bosque seco era de 8'882.854 ha. Actualmente, este ecosistema no posee más de 720 mil hectáreas (8% del ecosistema original, García et al. 2014). Esta reducción se debe a dos factores: i) su ubicación en las tierras bajas de la región Caribe y los valles interandinos, lo que coincide históricamente con las áreas seleccionadas para la expansión de la frontera agrícola; y ii) su configuración actual en parches cada vez más pequeños y aislados, lo que ha reducido sus posibilidades de conservación a modo de áreas protegidas (García et al., 2014).

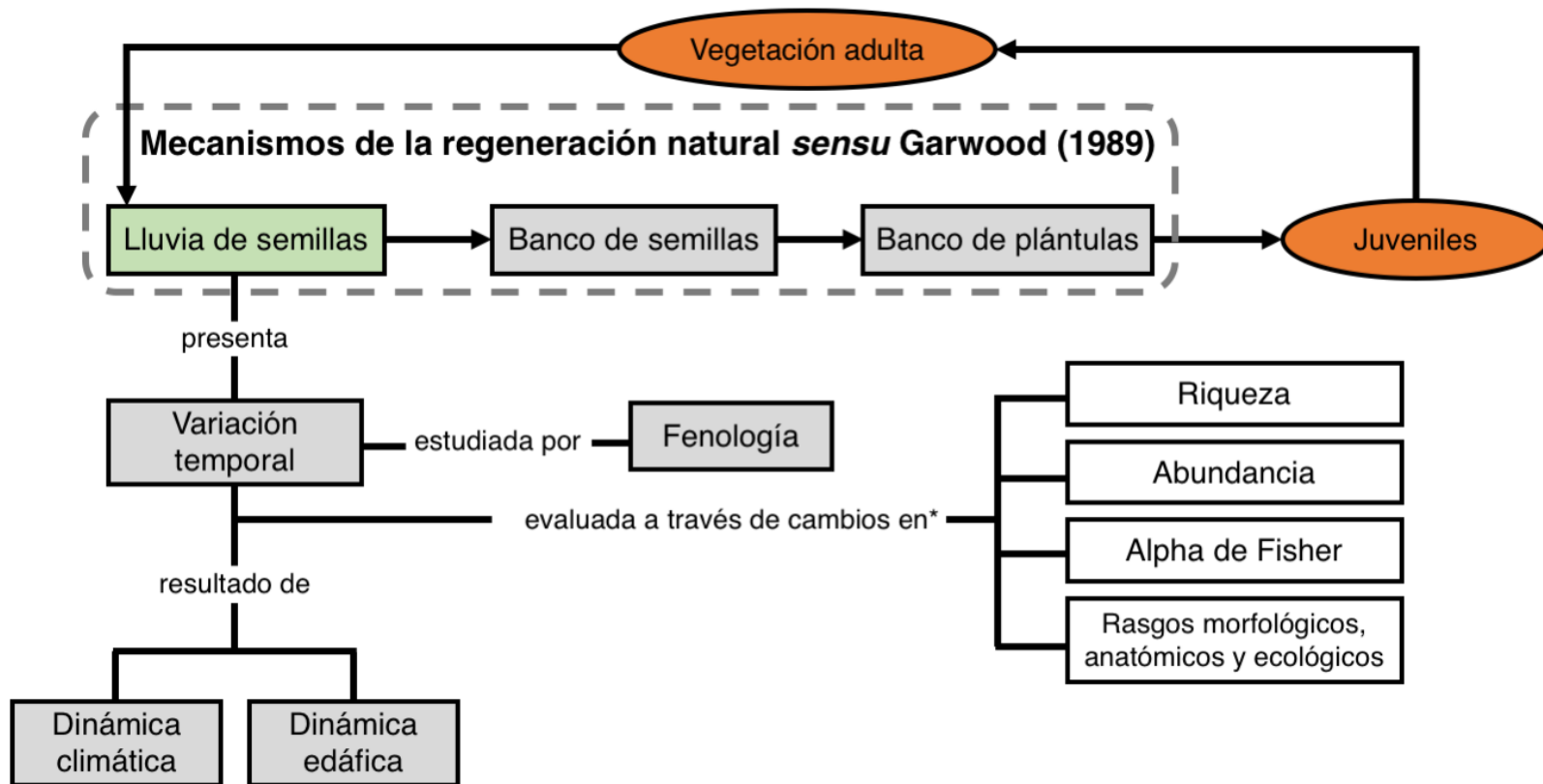


Fig. Anexa 1. Representación de relaciones entre conceptos claves de la presente investigación. Las cuadrados con relleno (verde para la lluvia de semillas y gris para los otros) simbolizan conceptos o - en el caso de aquellos dentro del recuadro punteado - mecanismos de la regeneración natural, los óvalos anaranjados etapas del ciclo de vida de las plantas, las cajas sin relleno las mediciones que se tomaron en la investigación para evaluar la dinámica temporal de la lluvia de semillas, las flechas los flujos o transiciones entre los mecanismos de regeneración natural y/o estados de vida de las plantas, las líneas sólidas las relaciones entre conceptos distintos a los flujos (indicadas por las expresiones lógicas entre los mismos). Note que la lluvia de semillas, tal y como se menciona en el documento, permite el flujo de semillas desde la vegetación adulta hacia otros mecanismos de la regeneración natural como los bancos de semillas del suelo. Posteriormente, dichas semillas germinarán y una vez que se establezcan las plántulas, estas que crecerán hasta volverse juveniles y, con el tiempo, plantas adultas que contribuirán a la lluvia de semillas. Esta última presenta una variación temporal, resultado de los cambios en el tiempo de las variables climáticas y edáficas (sintetizado en la figura como “dinámica”), y puede ser evaluada a través de la composición, estructura, diversidad y rasgos funcionales de la lluvia de semillas. Esta variación en la lluvia de semillas es estudiada por la fenología. *Nota: Aquí se incluyen únicamente las variables medidas en la presente investigación, pero es posible incluir otras variables para evaluar la dinámica de la lluvia de semillas (ver Muller-Landau et al. 2002; Jiménez-Alfaro et al. 2016).

Antecedentes

Vieira y Scariot (2006) señalan que la lluvia de semillas presenta un patrón estacional predecible: la dispersión de los frutos carnosos ocurre durante la época de lluvias y la de los anemócoros en la época seca. Dado que la mayoría de las especies del bosque seco presentan dispersión anemócora (Gentry, 1995; Justiniano & Fredericksen, 2000, no obstante, ver Galindo-Rodriguez & Roa-Fuentes, 2017), el pico de dispersión ocurre hacia la mitad y el final de la época seca (Vieira & Scariot, 2006). Este patrón fue comprobado posteriormente, en la revisión realizada por Morellato et al., (2013) sobre la fenología de las principales formaciones vegetales de América del Sur. Sus connotaciones ecológicas son importantes puesto que, al ocurrir al final de la época seca, las especies minimizan el tiempo de exposición de las semillas a condiciones de altas temperaturas y baja humedad, a la vez que maximizan la cantidad de lluvia que reciben (Garwood, 1983b). De esta manera se aumentan las probabilidades de supervivencia de las plántulas (Vieira & Scariot, 2006). No obstante, es necesario mencionar que el número de estudios fenológicos en los bosques secos neotropicales es bastante reducido. De hecho, Morellato et al., (2013) reportan únicamente 27 estudios fenológicos a escala de comunidad en este ecosistema, mientras que en bosques húmedos reportan un total de 86 estudios. Siendo así, y dado que la mayoría de los estudios sobre la vegetación del bosque seco en Colombia han sido solamente de naturaleza florística (Camila Pizano et al., 2014), es posible afirmar que la fenología de los bosque secos colombianos se encuentra prácticamente inexplorada.

Por otro lado, Khurana & Singh, (2001) y Vieira & Scariot (2006) compilan la información publicada con respecto a las características de las semillas de las especies de los bosques secos tropicales. En primer lugar, encuentran que la mayoría de semillas de especies leñosas en los bosques secos presentan semillas pequeñas (≤ 5 mm de largo y ancho), masa y contenido de agua reducidos (Khurana & Singh, 2001; Romero-Saritama & Pérez-Ruiz, 2016). Su tamaño pequeño indica que las semillas tienen alta probabilidad de persistir en el suelo, ya que son capaces de integrarse fácilmente a este y formar bancos de semillas persistentes (Khurana & Singh, 2001). Adicionalmente, implica que las semillas poseen menor área de contacto con el ambiente, de manera que la probabilidad de morir por deshidratación durante la época seca se reduce (Romero-Saritama & Pérez-Ruiz, 2016). En lo que respecta a la masa, semillas con menor masa tienden a ser más tolerantes a la desecación que aquellas con valores mayores (Daws, Garwood, & Pritchard, 2005).

Por otra parte, se ha reportado que la mayoría de las semillas de las plantas del bosque seco presentan testas duras, lisas y gruesas que les permiten resistir a incendios y presentar dormancia de tipo físico (Vieira & Scariot, 2006). Incluso, se ha registrado que este tipo de dormancia es el más prevalente en los bosques secos con 67% de las especies, mientras que un 23% poseen dormancia fisiológica (Khurana & Singh, 2001). Adicionalmente, se ha reportado que las especies de árboles del bosque seco producen semillas tanto ortodoxas como recalcitrantes (Khurana & Singh, 2001). En el caso colombiano, se conoce que la mayoría de las especies presenta semillas ortodoxas (Galindo-Rodriguez & Roa-Fuentes, 2017b).

A nivel anatómico, predominan las semillas sin endospermo, con embriones de distintas morfologías (Romero-Saritama & Pérez-Ruiz, 2016). Ya que el endospermo en algunas

especies puede actuar como una barrera para el crecimiento del embrión, su ausencia acelera la germinación durante los periodos de lluvias (Romero-Saritama & Pérez-Ruíz, 2016). Con respecto a los tipos de embriones según su función (fotosintéticos o de almacenamiento), no existen evidencias para afirmar que alguno de ellos se presente en la mayoría de especies del bosque seco tropical (Romero-Saritama & Pérez-Ruíz, 2016).

De los estudios mencionados previamente se evidencia que existen algunas tendencias y patrones ya identificados en lo que respecta a la lluvia de semillas en el bosque seco tropical. Sin embargo, el estudio de la ecología de semillas de este ecosistema se ha centrado en pocas áreas geográficas, como Centroamérica e India (Khurana & Singh, 2001). Lo anterior debe ser motivo de preocupación, ya que existen diferencias en la resiliencia de los bosques secos de acuerdo a los núcleos florísticos donde se encuentran (Pennington et al., 2006), lo cual en parte es el resultado de la regeneración natural propia de cada área geográfica. Además, los estudios de los rasgos funcionales de las semillas son escasos para los ecosistemas secos (Metz et al., 2010) y por lo general, se realizan en semillas colectadas directamente de las plantas en un único muestreo en el tiempo y no en el contexto de la lluvia de semillas y su dinámica temporal (por ejemplo, Romero-Saritama 2016; Romero-Saritama & Pérez-Ruíz 2016). Esto limita la comprensión sobre el papel de la lluvia de semillas en la regeneración natural, durante las diferentes épocas climáticas del año.

Referencias

- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2005). Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research*, 15(4), 357–360. <https://doi.org/10.1079/SSR2005224>
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., & Willems, J. H. (1998). Seed Size, Shape and Vertical Distribution in the Soil: Indicators of Seed Longevity. *Functional Ecology*, 12(5), 834–842. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00252.x>
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Ozinga, W. A., & Thompson, K. (2003). Seed traits: essential for understanding seed longevity. *Aspects of Applied Biology*, 69, 1–9.
- Bojňanský, V., & Fargašová, A. (2007). *Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5362-7>
- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Buisson, E., Alvarado, S. T., Le Stradic, S., & Morellato, L. P. C. (2017). Plant phenological research enhances ecological restoration. *Restoration Ecology*, 25(2), 164–171. <https://doi.org/10.1111/rec.12471>
- Cardoso, F. C. G., Marques, R., Botosso, P. C., & Marques, M. C. M. (2012). Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant and Soil*, 354(1–2), 269–281. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., ... Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288(1982), 1414–1418. <https://doi.org/10.1126/science.288.5470.1414>
- Cornejo, F., & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian Plants*. Princeton: Princeton University Press.
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2005). Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: Some ecological implications. *Functional Ecology*, 19(5), 874–885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01034.x>
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2006). Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: A probabilistic model based on two seed traits and 104 species. *Annals of Botany*, 97(4), 667–674. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl022>
- Dickie, J. B., & Stuppy, W. H. (2003). Seed and Fruit Structure: significance in seed conservation operations. In R. D. Smith, J. B. Dickie, S. H. Linington, H. W. Pritchard, & R. J. Probert (Eds.), *Seed*

- Conservation: turning science into practice* (pp. 253–279). UK: The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dinno, A. (2017). Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.5.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Forests: Ecology and Conservation*. Washington: Island Press.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers*, 98(1), 2–23. <https://doi.org/10.1080/00045600701733911>
- Fajardo, L., González, V., Nassar, J. M., Lacabana, P., Portillo Q, C. A., Carrasquel, F., & Rodríguez, J. P. (2005). Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica*, 37(4), 531–546. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00071.x>
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3), 501–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>
- Galindo-Rodríguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. (2017a). Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404(August), 289–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.042>
- Galindo-Rodríguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. (2017b). Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404(August), 289–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.042>
- García, H., Corzo, G., & Etter, A. (2014). Distribución de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 228–251). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Garwood, N. C. (1983a). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181. <https://doi.org/10.2307/1942493>
- Garwood, N. C. (1983b). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181. <https://doi.org/10.2307/1942493>
- Garwood, N. C. (1989). Tropical soil seed banks: a review. In M. Leck, V. Parker, & R. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 149–209). San Diego: Academic Press, Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-440405-2.50014-2>
- Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and Conservation* (pp. 146–194). New York: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.007>
- Gerhardt, K., & Hytteborn, H. (1992). Natural Dynamics and Regeneration Methods in Tropical Dry Forests: An Introduction. *Journal of Vegetation Science*, (3), 361–364. <https://doi.org/10.2307/3235761>
- González-Rivas, B., Tigabu, M., Castro-Marín, G., & Odén, P. C. (2009). Soil seed bank assembly following secondary succession on abandoned agricultural fields in Nicaragua. *Journal of Forestry Research*, 20(4), 349–354. <https://doi.org/10.1007/s11676-009-0059-2>
- González, A., & Parrado-Roselli, Á. (2010). Diferencias en la producción de frutos del roble *Quercus humboldtii* Bonpl. en dos bosques andinos de la Cordillera Oriental colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 141–162.
- González, M. A., Salgado-Negret, B., Baptiste, M. P., Cortés Gómez, Á., Ruíz Osorio, C., Ruíz Agudelo, C. A., ... García, H. (2016). Ecología Funcional: una herramienta para la generación de conocimiento científico frente a la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos. In B. Salgado-Negret (Ed.), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. (pp. 213–234). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Griscom, H. P., & Ashton, M. S. (2011). Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1564–1579. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.027>
- Grubb, P. J. (1977). The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2006). *The Ecology of Plants* (Second Edi). Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Hamann, A. (2004). Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: Climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92(1), 24–31.

- <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V., & Samuels, I. A. (2000). Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology*, 8(4), 339–349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80049.x>
- IDEAM. (2005). *Atlas climatológico de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Janzen, D. H. (1988). Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 105. <https://doi.org/10.2307/2399468>
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., & Méndez, M. (2011). Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *Biotropica*, 43, 722–730.
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F. A. O., Fidelis, A., Poschod, P., & Commander, L. E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 637–645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Justiniano, M. J., & Fredericksen, T. S. (2000). Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica*, 32(2), 276–281. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x>
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., ... Wirth, C. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Khurana, E. ., & Singh, J. S. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : a review. *Environmental Conservation*, 28(1), 39–52. <https://doi.org/doi:10.1017/S0376892901000042>
- Larson, J. E., & Funk, J. L. (2016). Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104(5), 1284–1298. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12613>
- Laughlin, D. C. (2014). Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 17(7), 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Le Stradic, S., Buisson, E., Fernandes, G. W., & Morellato, L. P. C. (2018). Reproductive phenology of two co-occurring Neotropical mountain grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 29(1), 15–24. <https://doi.org/10.1111/jvs.12596>
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 3–21). Washington: Island Press.
- Linares, É., & Moreno-Mosquera, E. (2010). Morfología de los frutiolos de Cecropia (Cecropiaceae) del Pacífico colombiano y su valor taxonómico en la descripción de dietas de murciélagos. *Caldasia*, 32(2), 275–287.
- Lobova, T. A., Geiselman, C. K., & Mori, S. A. (2009). *Seed Dispersal by Bats in the Neotropics*. New York: New York Botanical Garden Press.
- Lohbeck, M., Lebríja-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS ONE*, 10(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., ... Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews*, 90(1), 31–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>
- Luna-Nieves, A. L., Meave, J. A., Morellato, L. P. C., & Ibarra-Manríquez, G. (2017). Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management*, 393, 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.014>
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H., & Nakashizuka, T. (2002). The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology*, 161(1), 41–57. <https://doi.org/10.1023/A:1020372401313>
- Martin, A. C. (1946). The Comparative Internal Morphology of Seeds. *American Midland Naturalist*, 36(3), 513–660. <https://doi.org/10.2307/2421457>
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Peña-Domene, M., & Howe, H. F. (2009). Seed rain in a

- tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25(5), 541–550.
<https://doi.org/10.1017/S0266467409990113>
- Meli, P. (2003). Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28(10), 581–589, 622–624.
- Metz, J., Liancourt, P., Kigel, J., Harel, D., Sternberg, M., & Tielbörger, K. (2010). Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: A long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology*, 98(3), 697–704. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01652.x>
- Morelato, P., Camargo, M. G. G., Neves, F. D. N., Luize, B. G., Mantovani, A., & Hudson, I. L. (2010). Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis. In I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 99–121). Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2>
- Morelato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., ... Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Morelato, L. P. C., Camargo, M. G. G., & Gressler, E. (2013). A Review of Plant Phenology in South and Central America. In M. D. Schwartz (Ed.), *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 91–113). Dordrecht: Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2002). Recruitment Limitation : Concepts, Methods and Case-Studies from a Tropical Forest. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (pp. 35–53). Wallingford, Oxfordshire: CAB International. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0035>
- Murley, M. R. (1951). Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *American Midland Naturalist*, 36(3), 513–660.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 9–34). New York: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.002>
- Nassar, J. M., Rodríguez, J. P., Sánchez-Azofeifa, G. A., Garvin, T., & Quesada, M. (2008). *Manual of methods. Human, Ecological, and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests*. Altos de Pipe: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 278–285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Norden, N. (2014). Del porqué la regeneración es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal*, 17(2), 247–261. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a08>
- Ochoa-Gaona, S., Hernández, I. P., & de Jong, B. H. J. (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 657–673.
- Olivares, E., & Medina, E. (1992). Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science*, 3, 383–392. <https://doi.org/10.2307/3235764>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., ... Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Ordóñez-Blanco, J. C., & Parrado-Rosselli, Á. (2016). Relación fenología-clima de cuatro especies de orquídeas en un bosque altoandino de Colombia. *Lankesteriana*, 16(3), 1–15. <https://doi.org/10.15517/lank.v17i1.27897>
- Pennington, R., Lewis, G., & Ratter, J. (2006). An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In R. T. Pennington, G. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant diversity, biogeography, and conservation* (pp. 1–25). Boca Raton, EEUU.: CRC Press, Taylor and Francis Group. <https://doi.org/10.1201/9781420004496>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pierce, S., Bottinelli, A., Bassani, I., Ceriani, R. M., & Cerabolini, B. E. L. (2014). How well do seed

- production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecology*, 215(11), 1351–1359. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0392-1>
- Pizano, C., & García, H. (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) (Vol. 53). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.” <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Pizano, C., González-M., R., González, M. F., Castro-Lima, F., López, R., Rodríguez, N., ... Toro, J. L. (2014). Las plantas de los bosques secos de Colombia. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 48–93). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Pizano, C., González-M., R., López, R., Jurado, R. D., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., ... García, H. (2016). El bosque seco tropical en Colombia: distribución y estado de conservación. In M. F. Gómez, L. A. Moreno, G. Andrade, & C. Rueda (Eds.), *Biodiversidad 2015: Estado y Tendencias de la Biodiversidad Continental de Colombia* (p. 202). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- R Core Team. (2017a). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- R Core Team. (2017b). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ríos, M., Giraldo, P., & Correa, D. (2004). *Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún*. Santiago de Cali: Fundación EcoAndina y Wildlife Conservation Society.
- Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Rodríguez-Clark, K. M., Zager, I., Portillo-Quintero, C. A., Carrasquel, F., & Zambrano, S. (2009). Tropical dry forests in Venezuela: assessing status, threats and future prospects. *Environmental Conservation*, 35(04), 311–318. <https://doi.org/doi:10.1017/S0376892908005237>
- Romero-Saritama, J. M. (2016). Caracterización morfofisiológica de semillas de especies leñosas distribuidas en dos zonas secas presentes en el Sur del Ecuador. *Ecosistemas*, 25(2), 93–100. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.12>
- Romero-Saritama, J. M., & Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 859–873. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20090>
- Romero-Saritama, J. M., & Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 859–873. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20090>
- Sáenz, C., Gutiérrez, M., & Sanchez-Mateos, V. A. (2003). Fenología, agrobiología y producción del Olivar en Almodóvar del campo (Castilla-La Mancha). *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, 60(1), 73–81.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., & Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 45–57). Washington: Island Press. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Powers, J., Fernandes, G., & Quesada, M. (2014). *Tropical Dry Forests in the Americas, Conservation, and Management*. (G. A. Sánchez-Azofeifa, J. Powers, G. Fernandes, & M. Quesada, Eds.). New York: CRC Press.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485.
- Simões, C. G., & Marques, M. C. M. (2007). The role of sprouts in the restoration of atlantic rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology*, 15(1), 53–59. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00189.x>
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., & Castellanos, M. C. (2000). *Guía de frutos de los bosques del Río Duda, La Macarena, Colombia*. Netherlands Committee for IUCN, Tropical Rain Forest Programme.
- Stevenson, P. R., & Vargas, I. N. (2008). Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24(01), 95–105. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004646>
- Stoner, K. E., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2009). Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 903–906. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.019>
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin III, F. S., Cornelissen, J. H. C., Diaz, S., Garnier, E., ... Navas, M.-L. (2008). Scaling environmental change through the framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>

- Vandelook, F., Janssens, S. B., & Probert, R. J. (2012). Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytologist*, *195*(2), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04172.x>
- Vargas, O., & Pérez-Martínez, L. V. (2014). *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica*. Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias.
- Vieira, D. L. M., & Scariot, A. (2006). Principles of Natural Regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, *14*(1), 11–20. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>
- Vilchez, B., Chazdon, R., & Redondo, Á. (2004). Fenología reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical. *Kurú: Revista Forestal*, *1*(2), 1–10.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., & Fortunel, C. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag. Retrieved from <http://ggplot2.org>
- Wijdeven, S. M. J., & Kuzee, M. E. (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, *8*(4), 414–424. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80056.x>
- Wilke, C. O. (2017). cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for “ggplot2.” Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=cowplot>
- Zimmerman, J. K., Pascare, J. B., & Mitchell Aide, T. (2000). Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, *8*(4), 350–360. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80050.x>

Anexo 3. Marco Metodológico

A continuación, se presenta la metodología que se empleó en el presente Trabajo de Grado, la cual está sintetizada en la figura Anexa 2.

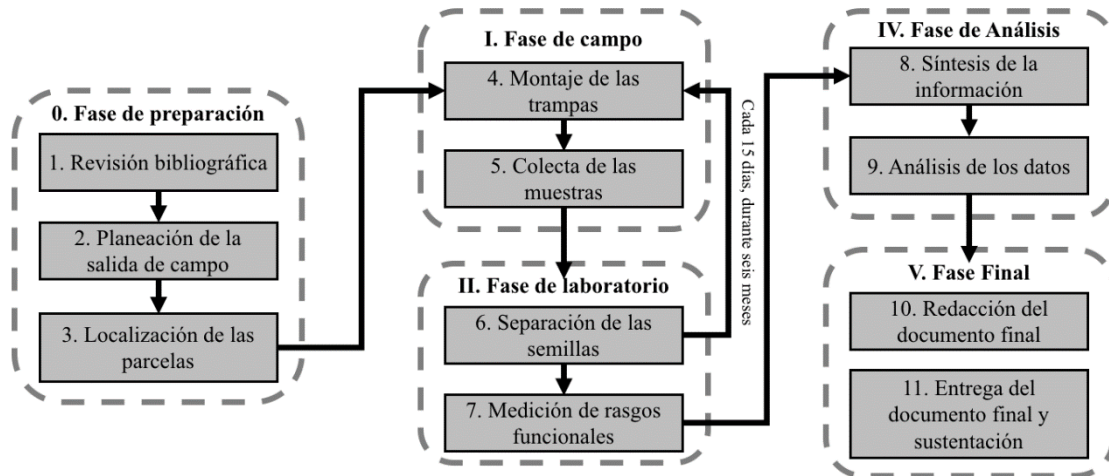


Fig. Anexa 2. Diagrama de flujo de la metodología empleada en el presente Trabajo de Grado. Los cuadros de relleno gris representan cada actividad, los cuadros con borde punteado representan fases o conjuntos de actividades y las flechas negras representan la secuencia de pasos. La fase de preparación comprende todas las actividades destinadas a la búsqueda de referencias para el planteamiento del trabajo de grado, la elaboración de un plan para el desarrollo de las salidas de campo y demás fases del trabajo de grado y la solicitud de información geográficas para la localización de las parcelas al interior del Parque Natural Mana Dulce. La fase de campo comprende las actividades relacionadas al montaje del diseño experimental y recolecta de muestras. Posteriormente, la fase de laboratorio reúne las actividades de procesamiento del material colectado y obtención de los datos. Seguidamente, la fase de análisis incluye las actividades destinadas a la interpretación de los datos obtenidos en las fases anteriores por medio de herramientas estadísticas. Finalmente, la fase final reúne la escritura del manuscrito definitivo de la investigación, su entrega a la dirección de carrera y la sustentación oral del trabajo.

Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Natural “Mana Dulce” (4°21’3,27’’N; 74°39’5.43’’O), ubicado en la vereda Belén de Malachi del municipio de Agua de Dios y la vereda Malachi del municipio de Nilo (Departamento de Cundinamarca, Colombia) a una elevación entre los 360 y 450 m.s.n.m. (Fig. Anexa 3).

Este Parque Natural se estableció en 1967 cuando Elio Mendoza - padre de Constanza Mendoza, quien dirige la reserva actualmente - compró 90 ha de predios que hoy en día conforman Mana Dulce, con el propósito de convertirlo en un “aula verde” para la conservación de la biodiversidad y la educación ambiental. Una vez comprados los predios, Elio Mendoza suspendió las actividades de ganadería que se venían desarrollando en el área, y permitió la regeneración natural del bosque. Como resultado, Mana Dulce comprende remanentes de bosque seco tropical con más de 50 años de regeneración (C. Mendoza, com. pers.)

Como parte de sus actividades, el Parque Natural está abierto al ecoturismo desde hace 15 años aproximadamente, siendo el avistamiento de aves su actividad más lucrativa, y a las visitas académicas de las Universidades hace diez. Recientemente, gracias a la Resolución 037 del 23 de marzo del 2018, Mana Dulce es reconocida oficialmente como Reserva Natural de la Sociedad Civil (Registro RNSC 030-17) y parte de la Red de Reservas Naturales de la Sociedad Civil – RESNATUR.

Según el IDEAM (2005), el clima de los municipios de Agua de Dios y Nilo corresponde a la categoría climática de “Cálido seco”; y se caracteriza por tener una precipitación anual entre 1000 y 1500 mm anuales, con 100-150 días de lluvia al año y temperaturas mayores a 24 °C (IDEAM, 2005).

La vegetación del Parque Natural “Mana Dulce” pertenece a bosques secos de los valles internadinos - específicamente a los bosques secos del valle del Magdalena - los cuales resultan ser uno de los menos estudiados en el país (Pizano et al., 2014). En general, estos bosques se encuentran en estados sucesionales tempranos o intermedios y están fuertemente amenazados por el desarrollo de actividades agropecuarias, mineras y de infraestructura y la ocurrencia de incendios (Pizano et al., 2016). Inventarios realizados en la zona (Pulido & López-Camacho, sin publicar) reportan algunas especies predominantes en estos bosques como el tumbecabro (*Tabernaemontana grandiflora* Jacq.), el tachuelo (*Zanthoxylum rigidum* Humb. & Bonpl. ex Willd.), el capote (*Machaerium capote* Dugand), el guayacán (*Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos) y el guácimo (*Guazuma ulmifolia* Lam.).

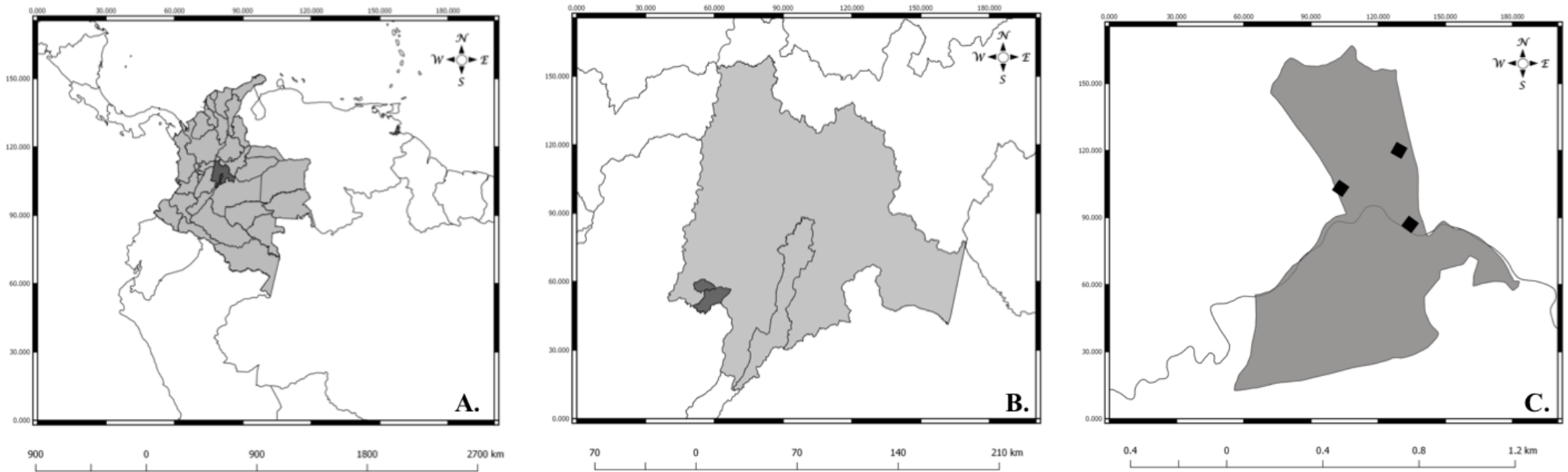


Fig. Anexa 3. Localización geográfica del área de estudio **A.** Ubicación del Departamento de Cundinamarca (gris oscuro) y de Colombia (gris claro) en América del Sur. **B.** Ubicación de los municipios de Agua de Dios y Nilo (gris oscuro) en el Departamento de Cundinamarca (gris claro). **C.** Ubicación de las parcelas (cuadros negros) en el Parque Natural “Mana Dulce” (polígono gris). Información cartográfica provista por C. Mendoza, F. Mendoza y David Barreto; mapa elaborado por D. Santamaría-Castiblanco.

Diseño experimental

Se establecieron nueve trampas de semillas de 0.5 m^2 ($0.7 \times 0.7 \text{ m}$) – construidas con tubos de PVC y malla polisombra negra 80% (Fig. Anexa 4) - en tres parcelas de 0.25 ha ($50 \times 50 \text{ m}$) separadas siguiendo el protocolo estándar TropiDry (Nassar et al., 2008), para un total de 27 trampas en el área de estudio. Las trampas se ubicaron de manera sistemática, tal y como se muestra en la figura 1. Se optó por un diseño sistemático sobre uno aleatorio ya que, al emplear este último, existe una alta probabilidad de cometer un error en registrar todas las especies provenientes de la lluvia de semillas, debido a la distribución agregada que suele presentar la dispersión en los bosques tropicales (Condit et al., 2000). En cuanto al tipo de trampas empleadas en este estudio, estas han sido recomendadas frente a otros diseños, porque presentan bajas tasas de remoción de las semillas por predadores o por el viento, a la vez que son bastante duraderas (Stevenson & Vargas, 2008). Adicionalmente, el esfuerzo de muestreo del presente trabajo es superior al mínimo empleado en bosques tropicales de tierras bajas (ver Stevenson & Vargas 2008).

Es importante mencionar que las parcelas utilizadas en el presente trabajo fueron instaladas en el año 2015 por Nancy Pulido y René López-Camacho – investigadores de la Universidad Distrital “Francisco José de Caldas” – con el propósito de hacer un seguimiento permanente a la composición y estructura de la vegetación, así como de rasgos funcionales foliares y de anatomía de la madera (López-Camacho, com. pers.).



Fig. Anexa 4. Trampas de semillas utilizadas en el presente trabajo de grado y sus dimensiones.

Métodos de recolección de datos

Se realizaron muestreos quincenales, según lo recomendado por Morelato *et al.* (2010), entre septiembre del 2017 y febrero del 2018. En cada muestreo se recolectó el contenido de cada trampa (Fig. Anexa 5) y se almacenó en bolsas de papel. A partir de cada muestra se separaron las semillas de las hojas y el resto material vegetal, se clasificaron en morfotipos, se contaron y se guardaron en bolsas plásticas de cierre hermético. Posteriormente, se identificaron hasta el nivel taxonómico que fuese posible, empleando como referencia la caracterización de la vegetación realizada por Pulido & López-Camacho (Datos sin publicar). Para cada muestra se registró: el número de morfoespecies, la abundancia de cada de morfotipo y la abundancia total de semillas. Con estos datos, se calculó el Índice de Alfa de Fisher usando el programa PAST (v. 3.20) (Hammer *et al.*, 2001).

De cada una de las morfoespecies identificadas, se depositaron ejemplares para la Carpoteca del Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana (HPUJ). Seguidamente, se procedió a la medición de los rasgos funcionales regenerativos. Se utilizaron nueve rasgos regenerativos entre cuantitativos y cualitativos, incluidos cuatro rasgos morfológicos externos, tres morfológicos internos y dos ecológicos (Ver Tabla 1, pp. 34).

La clasificación de la forma de las semillas se llevó a cabo según Murley (1941). Para la textura de la testa se emplearon las superficies de testa identificadas por Murley (1941). Adicionalmente, se registró la presencia de apéndices y se clasificaron de acuerdo al tipo en: ganchos, pelos, alas, espinas, arilos o sarcostesta (Bojňanský & Fargašová, 2007). Seguidamente, las semillas se imbibieron para realizar cortes longitudinales y determinar el tipo de embrión y la proporción embrión/endospermo según Martin (1946). Es importante mencionar que cuando un morfotipo poseía menos de tres individuos, estos rasgos no se evaluaron para no comprometer los ejemplares que serían depositados en la Carpoteca del HPUJ. Posteriormente, se estimó la masa de las semillas siguiendo la metodología propuesta por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). De cada muestra se tomaron al azar 20 semillas por morfotipo (o el total de semillas recolectadas en las trampas si este número era inferior a 20) y se secaron en el horno del HPUJ a 80 °C, luego se pesaron en una balanza analítica. El número de semillas empleado es el doble del recomendado en los protocolos de medición de rasgos funcionales (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), por lo que se considera adecuado para estimar la masa de las semillas registradas en el presente estudio. Finalmente, se clasificaron las semillas según su síndrome de dispersión, en autocoria, zoocoria y anemocoria (Jara-Guerrero *et al.*, 2011), y el hábito de crecimiento al que pertenecen, de acuerdo a Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).



Figura Anexa 5. Colecta del contenido de una de las trampas de semillas instalada en el Parque Natural Mana Dulce.

Métodos de análisis de los datos

Los datos de abundancia de semillas, riqueza de especies y el índice Alfa de Fisher se emplearon para construir histogramas fenológicos para la comunidad. Para determinar si los datos se comportaban normalmente se realizó el test de Shapiro-Wilk y, debido a que todas las variables de respuesta mostraron una desviación significativa de la normalidad (Shapiro-Wilk < 0.05), se empleó la prueba de Kruskal-Wallis (H: Chi-cuadrado; g.l.: grados de libertad; P: valor de significancia; n: tamaño de la muestra) para comparar las variables respuesta (abundancia, riqueza y Alfa de Fisher) entre cada mes, siendo esta última la variable explicativa. Posteriormente, se realizó un análisis de comparación múltiple mediante la prueba post hoc de Dunn ($p < 0.05$). Dado que en el trópico la temperatura es una variable que no presenta diferencias significativas a lo largo del año (Ochoa-Gaona et al., 2008), no se incluyó en los análisis. Por el contrario, la disponibilidad de agua a través de la precipitación es la variable que tiene mayor peso en los estudios fenológicos en el bosque tropical, como resultado de su variación a lo largo del año (Vilchez et al., 2004). Por lo tanto, para establecer la relación entre la abundancia, la riqueza y la diversidad con la precipitación total mensual (mm), - del mes en el que se realizó el muestreo y la de uno y dos meses antes del mismo, siguiendo las recomendaciones de Sáenz, Gutiérrez, & Sanchez-Mateos, (2003) -, se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman, usando los datos de la Estación Meteorológica Nilo del IDEAM (2017) y los datos de enero y febrero del 2018 provistos por el personal del Parque Natural Mana Dulce (C. Mendoza, com. pers).

Para los rasgos funcionales cualitativos se construyeron diagramas de distribución de frecuencias generales y se evaluaron las diferencias entre atributos mediante una prueba de Chi-Cuadrado. La masa de las semillas no presentó una distribución normal (Shapiro-Wilk > 0.05), por lo tanto, se empleó la prueba de Kruskal-Wallis para evaluar los cambios de la variable respuesta entre cada mes. Posteriormente, se realizó un análisis de comparación múltiple mediante la prueba post hoc de Dunn ($p < 0,05$). Todos los análisis se realizaron en R (v. 3.5.0) (R Core Team, 2017b), usando el paquete `dunn.test` (Dinno, 2017). Las figuras se elaboraron empleando los paquetes de R `ggplot2` (Wickham, 2009), `beanplot` (Kampstra, 2008) y `cowplot` (Wilke, 2017).

Referencias

- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2005). Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research*, *15*(4), 357–360. <https://doi.org/10.1079/SSR2005224>
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., & Willems, J. H. (1998). Seed Size, Shape and Vertical Distribution in the Soil: Indicators of Seed Longevity. *Functional Ecology*, *12*(5), 834–842. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00252.x>
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Ozinga, W. A., & Thompson, K. (2003). Seed traits: essential for understanding seed longevity. *Aspects of Applied Biology*, *69*, 1–9.
- Bojňanský, V., & Fargašová, A. (2007). *Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5362-7>
- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, *75*(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Buisson, E., Alvarado, S. T., Le Stradic, S., & Morellato, L. P. C. (2017). Plant phenological research enhances ecological restoration. *Restoration Ecology*, *25*(2), 164–171. <https://doi.org/10.1111/rec.12471>
- Cardoso, F. C. G., Marques, R., Botosso, P. C., & Marques, M. C. M. (2012). Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant and Soil*, *354*(1–2), 269–281. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejehewin, S., Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., ... Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, *288*(1982), 1414–1418. <https://doi.org/10.1126/science.288.5470.1414>
- Cornejo, F., & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian Plants*. Princeton: Princeton University Press.
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2005). Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: Some ecological implications. *Functional Ecology*, *19*(5), 874–885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01034.x>
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2006). Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: A probabilistic model based on two seed traits and 104 species. *Annals of Botany*, *97*(4), 667–674. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl022>
- Dickie, J. B., & Stuppy, W. H. (2003). Seed and Fruit Structure: significance in seed conservation operations. In R. D. Smith, J. B. Dickie, S. H. Linington, H. W. Pritchard, & R. J. Probert (Eds.), *Seed Conservation: turning science into practice* (pp. 253–279). UK: The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dinno, A. (2017). *Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums*. R package version 1.3.5.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Forests: Ecology and Conservation*. Washington: Island Press.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers*, *98*(1), 2–23. <https://doi.org/10.1080/00045600701733911>
- Fajardo, L., González, V., Nassar, J. M., Lacabana, P., Portillo Q, C. A., Carrasquel, F., & Rodríguez, J. P. (2005). Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica*, *37*(4), 531–546. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00071.x>
- Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, *171*(3), 501–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>

- Galindo-Rodriguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. (2017a). Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404(August), 289–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.042>
- Galindo-Rodriguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. (2017b). Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404(August), 289–293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.042>
- García, H., Corzo, G., & Etter, A. (2014). Distribución de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 228–251). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Garwood, N. C. (1983a). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181. <https://doi.org/10.2307/1942493>
- Garwood, N. C. (1983b). Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53(2), 159–181. <https://doi.org/10.2307/1942493>
- Garwood, N. C. (1989). Tropical soil seed banks: a review. In M. Leck, V. Parker, & R. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 149–209). San Diego: Academic Press, Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-440405-2.50014-2>
- Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and Conservation* (pp. 146–194). New York: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.007>
- Gerhardt, K., & Hytteborn, H. (1992). Natural Dynamics and Regeneration Methods in Tropical Dry Forests: An Introduction. *Journal of Vegetation Science*, (3), 361–364. <https://doi.org/10.2307/3235761>
- González-Rivas, B., Tigabu, M., Castro-Marín, G., & Odén, P. C. (2009). Soil seed bank assembly following secondary succession on abandoned agricultural fields in Nicaragua. *Journal of Forestry Research*, 20(4), 349–354. <https://doi.org/10.1007/s11676-009-0059-2>
- González, A., & Parrado-Roselli, Á. (2010). Diferencias en la producción de frutos del roble *Quercus humboldtii* Bonpl. en dos bosques andinos de la Cordillera Oriental colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 141–162.
- González, M. A., Salgado-Negret, B., Baptiste, M. P., Cortés Gómez, Á., Ruíz Osorio, C., Ruíz Agudelo, C. A., ... García, H. (2016). Ecología Funcional: una herramienta para la generación de conocimiento científico frente a la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos. In B. Salgado-Negret (Ed.), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. (pp. 213–234). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Griscom, H. P., & Ashton, M. S. (2011). Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1564–1579. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.027>
- Grubb, P. J. (1977). The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2006). *The Ecology of Plants* (Second Ed). Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Hamann, A. (2004). Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: Climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92(1), 24–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V., & Samuels, I. A. (2000). Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology*, 8(4), 339–349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80049.x>
- IDEAM. (2005). *Atlas climatológico de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Janzen, D. H. (1988). Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 105. <https://doi.org/10.2307/2399468>
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., & Méndez, M. (2011). Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species

- Abundance. *Biotropica*, 43, 722–730.
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F. A. O., Fidelis, A., Poschlod, P., & Commander, L. E. (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 637–645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>
- Justiniano, M. J., & Fredericksen, T. S. (2000). Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica*, 32(2), 276–281. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., ... Wirth, C. (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Khurana, E. ., & Singh, J. S. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : a review. *Environmental Conservation*, 28(1), 39–52. <https://doi.org/doi:10.1017/S0376892901000042>
- Larson, J. E., & Funk, J. L. (2016). Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104(5), 1284–1298. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12613>
- Laughlin, D. C. (2014). Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 17(7), 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Le Stradic, S., Buisson, E., Fernandes, G. W., & Morellato, L. P. C. (2018). Reproductive phenology of two co-occurring Neotropical mountain grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 29(1), 15–24. <https://doi.org/10.1111/jvs.12596>
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 3–21). Washington: Island Press.
- Linares, É., & Moreno-Mosquera, E. (2010). Morfología de los frutíolos de Cecropia (Cecropiaceae) del Pacífico colombiano y su valor taxonómico en la descripción de dietas de murciélagos. *Caldasia*, 32(2), 275–287.
- Lobova, T. A., Geiselman, C. K., & Mori, S. A. (2009). *Seed Dispersal by Bats in the Neotropics*. New York: New York Botanical Garden Press.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS ONE*, 10(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Long, R. L., Gorecki, M. J., Renton, M., Scott, J. K., Colville, L., Goggin, D. E., ... Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews*, 90(1), 31–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>
- Luna-Nieves, A. L., Meave, J. A., Morellato, L. P. C., & Ibarra-Manríquez, G. (2017). Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. *Forest Ecology and Management*, 393, 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.014>
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H., & Nakashizuka, T. (2002). The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology*, 161(1), 41–57. <https://doi.org/10.1023/A:1020372401313>
- Martin, A. C. (1946). The Comparative Internal Morphology of Seeds. *American Midland Naturalist*, 36(3), 513–660. <https://doi.org/10.2307/2421457>
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Peña-Domene, M., & Howe, H. F. (2009). Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25(5), 541–550. <https://doi.org/10.1017/S0266467409990113>
- Meli, P. (2003). Restauracion ecologica de bosques tropicales. Veinte años de investigacion academica. *Interciencia*, 28(10), 581-589,622-624.
- Metz, J., Liancourt, P., Kigel, J., Harel, D., Sternberg, M., & Tielbörger, K. (2010). Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: A long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology*, 98(3), 697–704. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01652.x>
- Morelato, P., Camargo, M. G. G., Neves, F. D. N., Luize, B. G., Mantovani, A., & Hudson, I. L. (2010). Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis. In I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 99–121). Dordrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2>

- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., ... Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, *195*, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., & Gressler, E. (2013). A Review of Plant Phenology in South and Central America. In M. D. Schwartz (Ed.), *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 91–113). Dordrecht: Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2002). Recruitment Limitation : Concepts, Methods and Case-Studies from a Tropical Forest. In D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (pp. 35–53). Wallingford, Oxfordshire: CAB International. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0035>
- Murley, M. R. (1951). Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *American Midland Naturalist*, *36*(3), 513–660.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 9–34). New York: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.002>
- Nassar, J. M., Rodríguez, J. P., Sánchez-Azofeifa, G. A., Garvin, T., & Quesada, M. (2008). *Manual of methods. Human, Ecological, and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests*. Altos de Pipe: Insitituto Venezolano de Investigaciones Cientificas.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(7), 278–285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Norden, N. (2014). Del porqué la regeneración es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal*, *17*(2), 247–261. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a08>
- Ochoa-Gaona, S., Hernández, I. P., & de Jong, B. H. J. (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, *56*(2), 657–673.
- Olivares, E., & Medina, E. (1992). Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science*, *3*, 383–392. <https://doi.org/10.2307/3235764>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., ... Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, *51*(11), 933. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Ordóñez-Blanco, J. C., & Parrado-Rosselli, Á. (2016). Relación fenología-clima de cuatro especies de orquídeas en un bosque altoandino de Colombia. *Lankesteriana*, *16*(3), 1–15. <https://doi.org/10.15517/lank.v17i1.27897>
- Pennington, R., Lewis, G., & Ratter, J. (2006). An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In R. T. Pennington, G. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant diversity, biogeography, and conservation* (pp. 1–25). Boca Raton, EEUU.: CRC Press, Taylor and Francis Group. <https://doi.org/10.1201/9781420004496>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, *61*(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pierce, S., Bottinelli, A., Bassani, I., Ceriani, R. M., & Cerabolini, B. E. L. (2014). How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? *Plant Ecology*, *215*(11), 1351–1359. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0392-1>
- Pizano, C., & Garcia, H. (2014). *El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH)* (Vol. 53). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.” <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Pizano, C., González-M., R., González, M. F., Castro-Lima, F., López, R., Rodríguez, N., ... Toro, J. L. (2014). Las plantas de los bosques secos de Colombia. In C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 48–93). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Pizano, C., González-M., R., López, R., Jurado, R. D., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., ... García, H. (2016). El bosque seco tropical en Colombia: distribución y estado de conservación. In M. F. Gómez, L. A. Moreno, G. Andrade, & C. Rueda (Eds.), *Biodiversidad 2015: Estado y Tendencias de la*

- Biodiversidad Continental de Colombia* (p. 202). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt.”
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, *143*(1), 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- R Core Team. (2017a). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- R Core Team. (2017b). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ríos, M., Giraldo, P., & Correa, D. (2004). *Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún*. Santiago de Cali: Fundación EcoAndina y Wildlife Conservation Society.
- Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Rodríguez-Clark, K. M., Zager, I., Portillo-Quintero, C. A., Carrasquel, F., & Zambrano, S. (2009). Tropical dry forests in Venezuela: assessing status, threats and future prospects. *Environmental Conservation*, *35*(04), 311–318. <https://doi.org/10.1017/S0376892908005237>
- Romero-Saritama, J. M. (2016). Caracterización morfofisiológica de semillas de especies leñosas distribuidas en dos zonas secas presentes en el Sur del Ecuador. *Ecosistemas*, *25*(2), 93–100. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.12>
- Romero-Saritama, J. M., & Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, *64*(2), 859–873. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20090>
- Romero-Saritama, J. M., & Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, *64*(2), 859–873. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20090>
- Sáenz, C., Gutiérrez, M., & Sanchez-Mateos, V. A. (2003). Fenología, agrobiología y producción del Olivar en Almodóvar del campo (Castilla-La Mancha). *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, *60*(1), 73–81.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., & Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 45–57). Washington: Island Press. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Powers, J., Fernandes, G., & Quesada, M. (2014). *Tropical Dry Forests in the Americas. Ecology, Conservation, and Management*. (G. A. Sánchez-Azofeifa, J. Powers, G. Fernandes, & M. Quesada, Eds.). New York: CRC Press.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, *37*(4), 477–485.
- Simões, C. G., & Marques, M. C. M. (2007). The role of sprouts in the restoration of atlantic rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology*, *15*(1), 53–59. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00189.x>
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., & Castellanos, M. C. (2000). *Guía de frutos de los bosques del Río Duda, La Macarena, Colombia*. Netherlands Committee for IUCN, Tropical Rain Forest Programme.
- Stevenson, P. R., & Vargas, I. N. (2008). Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, *24*(01), 95–105. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004646>
- Stoner, K. E., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2009). Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management*, *258*(6), 903–906. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.019>
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin III, F. S., Cornelissen, J. H. C., Diaz, S., Garnier, E., ... Navas, M.-L. (2008). Scaling environmental change through the framework for plants. *Global Change Biology*, *14*(5), 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Vandelook, F., Janssens, S. B., & Probert, R. J. (2012). Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytologist*, *195*(2), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04172.x>
- Vargas, O., & Pérez-Martínez, L. V. (2014). *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica*. Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias.
- Vieira, D. L. M., & Scariot, A. (2006). Principles of Natural Regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, *14*(1), 11–20. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>
- Vilchez, B., Chazdon, R., & Redondo, Á. (2004). Fenología reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical. *Kurú: Revista Forestal*, *1*(2), 1–10.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., & Fortunel, C. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>

- Wickham, H. (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag. Retrieved from <http://ggplot2.org>
- Wijdeven, S. M. J., & Kuzee, M. E. (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 8(4), 414–424. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80056.x>
- Wilke, C. O. (2017). cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for “ggplot2.” Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=cowplot>
- Zimmerman, J. K., Pascare, J. B., & Mitchell Aide, T. (2000). Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8(4), 350–360. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80050.x>