

TESIS

**VARIACIÓN DE RASGOS DE MADERA EN BOSQUE SECO
TROPICAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE SEQUÍA EN
COLOMBIA**

MAESTRÍA EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE
UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES

AUTOR

JHON EDISON NIETO VARGAS

DIRECTORES

EDGAR ANDRÉS AVELLA MUÑOZ Ph.D.

RENÉ LÓPEZ CAMACHO Ph.D.(c)

TESIS SOMETIDA A CONSIDERACIÓN DEL CONSEJO CURRICULAR DE LA
MAESTRIA EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE
COMO REQUISITO PARA OPTAR POR EL GRADO DE

MAGISTER EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE

2020

BOGOTÁ – COLOMBIA



NOTA DE ACEPTACIÓN

Director

Jurado

Jurado

Bogotá D.C. lunes, 22 de febrero de 2021

CONTENIDO

1	Resumen	1-1
2	Abstract	2-2
3	Palabras clave	3-3
3.1	Key-words.....	3-3
4	Introducción	4-4
5	Materiales y métodos	5-9
5.1	Área de estudio.....	5-9
5.2	Selección de especies	5-10
5.3	Variables de Sequía.....	5-10
5.4	Medición de rasgos anatómicos de la madera	5-11
5.5	Análisis de datos.....	5-14
6	Resultados	6-16
7	Discusión	7-23
7.1	Tolerancia a la sequía.....	7-23
7.2	Evasión de la sequía.....	7-27
7.3	Recomendaciones para el manejo	7-28
8	Agradecimiento	8-31
9	Bibliografía	9-32
10	Anexos	10-40

Lista de figuras

Figura 1. Mapa de distribución de las parcelas permanentes a través de un gradiente de sequía. P. Anual (precipitación media anual), P. Meses secos (precipitación en los meses más secos).	5-11
Figura 2. Fotografías de los montajes microscópicos de madera.	5-12
Figura 3. Esquema de medición de rasgos funcionales de la madera. Adaptado de Nieto et al., 2017.	5-15
Figura 4. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con los rasgos hidráulicos de la madera.....	6-17
Figura 5. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con la función de transporte transversal.	6-18
Figura 6. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con la función de sostenimiento mecánico.....	6-19
Figura 7. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con la función de Almacenamiento de agua..	6-20
Figura 8. Análisis de componentes principales (ACP) de la variación de los rasgos anatómicos de madera a través del gradiente de sequía (PA, precipitación media anual. PMS, precipitación en los meses más secos)..	6-21
Figura 9. Relación del gradiente de sequía con las estrategias funcionales. A y B) Estrategia de tolerancia a la sequía, C y D) Estrategias de evasión a la sequía.....	6-22

Lista de tablas y anexos

Tabla 1. Parcelas permanentes, ubicación e información climática, con base al modelo climático multitemporal nacional desarrollado por el IDEAM	5-9
Tabla 2. Rasgos funcionales anatómicos de madera, número de mediciones por individuo y unidad en la que se miden.....	5-13
Anexo 1. Total de especies por parcela, familia botánica y número total de individuos de cada una dentro de cada parcela de 1 ha.	10-40
Anexo 2. <i>Forma de medición de los rasgos funcionales de la madera adaptado de Wheeler et al., (2007) y Scholz et al., (2013).</i>	10-42
Anexo 3. Resultados de los Modelos lineales mixtos. A) diámetro de vasos; B) densidad de vasos y su relación con las variables de sequía PMS (precipitación en los meses) y PA (precipitación media anual). Puntos blancos muestran que no existen diferencias significativas entre los modelos, Longitud de los bigotes muestran varianza de los datos. Puntos hacia la izquierda o negativos muestran relación negativa del rasgo con las variables. Puntos hacia la derecha o positivos muestran relación positiva de los rasgos con las variables.	10-43
Anexo 3. Datos medios de los 11(once) rasgos funcionales de la madera dentro de cada parcela y por especies.	10-1

1 RESUMEN

En Colombia el bosque seco es un ecosistema que presenta condiciones ambientales extremas, como sequías frecuentes y severas, donde las especies leñosas han desarrollado adaptaciones que les permiten lidiar con estas condiciones. Estas adaptaciones están asociadas en un gran porcentaje, a las estrategias funcionales y los rasgos anatómicos de madera. Los rasgos de la madera cumplen funciones importantes dentro del árbol como: transporte trasversal y longitudinal de agua y nutrientes, almacenamiento de agua y sostenimiento mecánico, afectando el crecimiento y supervivencia de la planta. Estudiamos los rasgos anatómicos y las estrategias funcionales de la madera en especies de bosque seco y su variación a través de un gradiente sequía. Se describieron once (11) rasgos anatómicos de madera en sesenta (60) especies presentes en cinco (5) parcelas permanentes, la descripción microscópica se realizó en montajes histológicos por medio de microscopia óptica, siguiendo los lineamientos de IAWA Committee. La mayoría de los rasgos funcionales presentaron una correlación con el gradiente de sequía (precipitación anual y precipitación en los meses más secos), entre estos seis (6) tienen una relación positiva y significativa, longitud de vasos ($R^2= 0,086$ y $R^2= 0,322$), longitud de radios ($R^2= 0,086$ y $R^2= 0,263$), ancho de radios ($R^2= 0,095$, y $R^2= 0,074$), grosor de fibras ($R^2= 0,064$ y $R^2= 0,143$), densidad de madera ($R^2= 0,131$ y $R^2= 0,209$) y longitud de fibras ($R^2= 0,343$ y $R^2= 0,435$); y dos (2) tienen una relación negativa y significativa con el gradiente, diámetro de punteaduras ($R^2= -0,086$ y $R^2= -0,109$), y contenido de humedad ($R^2= -0,013$ y $R^2= -0,117$). Las estrategias funcionales de tolerancia y evasión también presentan una correlación (significativa) con el gradiente de sequía ($R^2= 0,211$, $R^2= 0,241$ y $R^2= 0,071$, $R^2= 0,119$ respectivamente). Los resultados muestran que los rasgos de la madera juegan un papel importante como estrategia funcional para la evasión o la tolerancia de las plantas a la sequía.

2 ABSTRACT

The dry forest in Colombia is an ecosystem that presents extreme environmental conditions, like frequent and extreme droughts, where the woody species have developed adaptations that allow them fight with these conditions. These adaptations are associated in a big percent, to the functional strategies and the wood's anatomical traits. The wood's anatomical traits fulfill important functions inside the tree like: transversal and longitudinal transport of water and nutrients, water's storage and investment in support tissues, affecting the growth and survival of the plant. We studied the anatomical traits and the functional strategies of the wood in dry forest species and their variations through of a drought gradient. Were described eleven (11) wood's anatomical traits in sixty (60) species present in five (5) permanent plots, the microscopic description was doing in histological mounts by means of optical microscopy, following the lineaments of IAWA Committee. The majority of the functional traits presented a correlate with the drought gradient (annual precipitation and precipitation in the most dry months), between these six (6) have a positive relation, vessels length ($R^2= 0,086$ y $R^2= 0,322$), rays length ($R^2= 0,086$ y $R^2= 0,263$), rays width ($R^2= 0,095$, y $R^2= 0,074$), fibers thickness ($R^2= 0,064$ y $R^2= 0,143$), wood density ($R^2= 0,131$ y $R^2= 0,209$) and fibers length ($R^2= 0,343$ y $R^2= 0,435$); and two (2) have a negative relation with the gradient, pits diameter ($R^2= -0,086$ y $R^2= -0,109$), and moisture content ($R^2= -0,013$ y $R^2= -0,117$). The tolerance and evasion functional strategies present too a correlation with the drought gradient ($R^2= 0,211$, $R^2= 0,241$ y $R^2= 0,071$, $R^2= 0,119$ respectively). The results show that the wood features play an important role as a functional strategy for evasion or tolerance of plants to drought.

3 PALABRAS CLAVE

Anatomía de maderas, densidad de madera, rasgos funcionales, estrategias funcionales, gradiente ambiental.

3.1 KEY-WORDS

Wood anatomy, wood density, functional traits, functional strategies, environmental gradients.

4 INTRODUCCIÓN

En Colombia, los bosques secos tropicales son áreas boscosas con un dosel bajo abierto, caracterizados por precipitaciones inferiores a los 2000 mm, largos periodos de sequía (3-6 meses con menos de 100 mm mensuales), altas temperaturas y altos niveles de evapotranspiración, lo que genera un déficit hídrico que determina el potencial de establecimiento y crecimiento de las especies leñosas (Murphy & Lugo, 1986; Pizano & García, 2014; Pringle et al., 2011). Estas particularidades han hecho que las especies de plantas desarrollen estrategias adaptativas importantes que repercuten en un alto grado de endemismo y especiación (Holdridge, 1967; IAvH, 1998). En Colombia este bioma se extendía por cerca de 88.828 km² representando cerca del 7% de territorio nacional, en la actualidad esta cifra es significativamente menor y lo más preocupante es que solo entre el 3 - 5% del bosque seco del país se encuentran en áreas protegidas con una cifra aproximada de 7.172 km² de bosque naturales y transformado (Arango et al., 2003; Pizano & García, 2014).

En la actualidad existe una gran alteración de los bosques secos debido a la incidencia del cambio climático (IPCC, 2014), en donde estos se encuentran sometidos a sequías más frecuentes y severas (Christensen et al., 2007), este cambio en los regímenes de sequías tienen una gran incidencia en los procesos bióticos que aquí ocurren, pues inducen cambios negativos como el aumento de las tasas de mortalidad, las invasiones biológicas y cambios en la estructura, entre otros (Allen et al., 2010; Herzog et al., 2010; Lucht et al., 2002). Algunas investigaciones han reportado cambios en la composición de especies debido a las perturbaciones en la disponibilidad de agua, luz y nutrientes, (Chaturvedi & Raghubanshi, 2014) aumento de la presión de herbívoros o patógenos (Vargas et al., 2005), y la reducción del crecimiento en las especies vegetales, debido a cambios en la estacionalidad del agua y al contenido de agua del suelo (Engelbrecht et al., 2007).

Las sequías se determinan como un déficit o reducción en la disponibilidad de agua que también coincide con el aumento en la temperatura y la evapotranspiración, (Eamus et al., 2013; O'Brien et al., 2017), que juegan un papel importante en el mantenimiento de las comunidades vegetales (Grime, 2006; Reich, 2014). El efecto del cambio de los regímenes de sequía se ha estudiado a nivel de la disponibilidad de agua en los ecosistemas, así como su efecto en la composición de especies dentro de estos (Markesteyn, Poorter, Bongers, Paz, & Sack, 2011). Para el bosque seco la falta de agua repercute aún más debido a la escasez y periodicidad de las lluvias, donde la precipitación determina el rendimiento de las especies en la comunidad biótica (Comita & Engelbrecht, 2009; Engelbrecht et al., 2006), y en donde, adicionalmente los meses de la estación seca determinan las tasas de mortalidad y supervivencia (Allen et al., 2010).

En este sentido dentro del bosque seco se presentan diferentes gradientes de disponibilidad de agua, por ende, su composición, estructura y diversidad será distinta a medida que aumenta o disminuye la cantidad de precipitación, puesto que esto determina en gran medida la capacidad de competencia de las especies, así como la tolerancia a la sequía (Lohbeck et al., 2013; Markesteyn et al., 2011; Salgado-Negret et al., 2013). En Colombia los análisis a nivel de composición y estructura a través de gradientes ambientales en los bosques secos muestran que la vegetación de este ecosistema se divide en tres grandes grupos los que se asocian de acuerdo a las condiciones del clima – suelo entre estas se encuentran: temperatura, precipitación media anual, precipitación en los meses más secos y aridez de suelo, lo que se relaciona principalmente con la sequía a la cual se someten las comunidades vegetales en este ecosistema (González-M et al., 2018).

El estudio de los rasgos anatómicos de la madera es importante debido a sus múltiples funciones ecológicas, como la creación de tejidos de soporte mecánico, el almacenamiento y transporte de agua y nutrientes, (Carlquist, 2001; Chave *et al.*, 2009;

Tyree & Ewers, 1991); el estudio de estos rasgos permite comprender y predecir la respuesta de las especies a la variación ambiental, modelar su capacidad de adaptación frente a cambios globales (Beeckman, 2016; Hietz, et al., 2017), y establecer conexiones con los servicios ecosistémicos (Casanoves, et al., 2011; Salgado-Negret, 2015).

A nivel mundial se ha estudiado esta variación de rasgos (Beeckman, 2016; Carlquist, 2001; Chave et al., 2009), en climas con estacionalidad, en los cuales han encontrado cambios para rasgos como anillos de crecimiento y porosidad (Wheeler et al., 2007), en gradientes de temperatura y altitud, así como cambios en la longitud y diámetro de vasos, fibras y punteaduras (Beeckman, 2016; Carlquist, 2001; Chave et al., 2009), también existen algunos estudios que muestran cómo las especies responden en gradientes de aridez y fertilidad de suelo cambiando sus rasgos anatómicos y la densidad de la madera (Martinez-Cabrera et al., 2009; ter Steege et al., 2006).

Autores como Preston et al. (2006), encuentran que el diámetro de vasos aumentan cuando existe mayor humedad en el suelo, pero la densidad de vasos no presenta ninguna relación con la humedad del suelo. Igualmente Wheeler, Baas, & Rodgers, (2007), mencionan que en ambientes húmedos los diámetros de vasos son grandes y su frecuencia es baja, por el contrario en ambientes secos y desérticos con periodos de muy baja disponibilidad de agua la especie presentan una alta frecuencia de vasos pequeños. Martínez-Cabrera et al. (2009), encontraron que los rasgos de grosor de fibra y área parénquima axial disminuyen cuando aumenta la precipitación media anual, por el contrario, el lumen de fibras y el área de radios son mayores cuando aumenta la precipitación media anual. Morris et al. (2015), presenta un estudio global de parénquima y encontraron que la precipitación media anual tiene una relación negativa con el porcentaje de parénquima radial y axial en las especies, lo que indica que en ecosistemas más secos el porcentaje de parénquima es más alto comparado con ecosistemas húmedos. Contrario a lo anterior Tng et al. (2018), en un estudio más específico de cuatro especies, encontraron que la fracción de parénquima y vasos

(mayor frecuencia y menor área de vasos) es mayor y la fracción de fibras disminuye en los individuos de las especies sometidos a sequía. Si bien se encuentra un gran número de estudios que muestran diferencias entre rasgos funcionales de madera a través de gradientes, son muy pocos los estudios que abordan un alto número de rasgos que abarquen gran parte de las funciones de la madera y las células que la conforman, sumado a esto son escasos los estudios que han incluido la células radiales y aún más escaso su estudio en el plano tangencial de la madera.

Estos rasgos funcionales no solo cambian individualmente, también ocurren cambios simultáneos en muchos otros rasgos debido a las compensaciones que debe hacer la planta (Freschet, Aerts, & Cornelissen, 2012; Freschet et al., 2010; Poorter et al., 2010), potencialmente esto sucede por medio del compromiso de seguridad y eficiencia hidráulica (Skelton, West, & Dawson, 2015), por lo tanto en la naturaleza se encuentra una gama de combinaciones de rasgos morfológicos de la madera que dan lugar a diferentes estrategias funcionales de las especies y comunidades para responder a los diferentes gradientes ambientales (Gleason et al., 2016). Es por ello, las combinaciones contra-intuitivas de los rasgos morfológicos anatómicos de la madera, como las mencionadas anteriormente pueden ser atenuadas por otros rasgos o comportamientos adicionales de la planta como los son alta capacidad de almacenamiento, rasgos emergentes de la conductancia y capacitancia hidráulica (Hoffmann et al., 2011; Köcher, Horna, & Leuschner, 2013; Matheny, Mirfenderesgi, & Bohrer, 2017).

En este sentido, entender la variación de los rasgos de madera, así como de las estrategias funcionales en las especies a través de gradientes de sequía es importante para proporcionar nueva información y aumentar el conocimiento de este ecosistema de importancia, así como para proporcionar información útil en escenarios de manejo y restauración para del bosque seco tropical. La presente investigación evaluó dos preguntas: 1) ¿Cómo es la variación de los rasgos funcionales de la madera a través de un gradiente de sequía? 2) ¿Cuáles son las estrategias funcionales que tienen las

especies y como varían a lo largo de un gradiente de sequía?; esperamos que estas variaciones se vean reflejadas en la dominancia de dos estrategias: 1) rasgos que favorecen la retención de agua en el xilema (evasión de la sequía) baja densidad de madera, bajo grosor de fibras, altos valores en el tamaño de los lúmenes de las fibras, y altos contenidos de humedad en el tronco, permitiendo así, ser menos vulnerables a la cavitación, estas se comportan como especies que evaden la sequía pues al almacenar suficiente agua y minerales pueden sobrevivir a largos periodos de sequía sin tener que soportar las condiciones extremas por falta de agua. 2) rasgos de xilema que minimizan el riesgo de cavitación (estrategia de tolerancia), bajos valores en el diámetro de poros, radios y punteaduras y conducen a una mayor tolerancia de las especies frente a las limitaciones de agua, estas especies con adaptaciones en sus rasgos que permiten soportar el clima inclemente y aprovechar el mínimo de agua que se encuentra.

5 MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en cinco parcelas permanentes de monitoreo de 1-ha que forman parte de la red de parcelas de bosque seco tropical de Colombia, coordinada por el Instituto Alexander von Humboldt (IAvH) en asocio con varias instituciones a nivel nacional (Pizano et al., 2016). Las parcelas se encuentran ubicadas en los bosques con mejor estado de conservación para cada una de las regiones de este ecosistema en el país (González-M et al., 2018), en las regiones biogeográficas de Valle del río Cauca, Valle del río Magdalena y Valle del río Patía (Figura 1; Pizano & García, 2014). Las parcelas representan un gradiente climático con una temperatura que oscila entre 23,3 y 27,9 °C, precipitación entre 721-1541 mm anuales, y precipitación en los tres meses más secos entre 52,37 - 227,79 mm (Tabla 1).

Tabla 1. Parcelas permanentes, ubicación e información climática, con base al modelo climático multitemporal nacional desarrollado por el IDEAM (González-M et al., 2018)

Parcela	Departamento	Índice aridez y sequía	Temperatura Media Anual (°C)	Precipitación Media Anual (mm)	Precipitación Media en los tres meses más secos (mm)
Taminango	Nariño	1,94	25,25	721,43	52,37
Vínculo	Valle del Cauca	1,64	23,34	1192,38	168,5
Cotove	Antioquia	1,43	26,92	1193,79	112,71
Cardonal Plana	Tolima	1,29	27,86	1505,91	227,79
Cardonal Loma	Tolima	1,19	27,44	1541,18	222,54

5.2 SELECCIÓN DE ESPECIES

En cada parcela se seleccionaron las especies dominantes que en su conjunto sumaban el 80% del índice de valor de importancia (IVI) (Rangel-Ch & Velázquez, 1997), entre 9 – 16 especies abarcaban el 80% del IVI para un total de 28 Familias, 41 género y 60 especies distribuidas entre las cinco (5) parcelas (Anexo 1). Estas especies dominantes son una muestra representativa de la comunidad, determinando la tasa y magnitud de los procesos de los ecosistemas de acuerdo a lo planteado en la hipótesis de razón de biomasa (Grime, 2006).

5.3 VARIABLES DE SEQUÍA

Las variables de sequía para las cinco (5) parcelas permanentes se estimaron utilizando el modelo climático nacional desarrollado por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) y el Instituto Humboldt (IAvH) de Colombia (González-M et al., 2018). Las variables climáticas relacionadas con la sequía fueron: 1) precipitación media anual (mm); 2) precipitación total en los tres meses más secos del año (mm) ver Figura 1, estas variables fueron seleccionadas puesto que son las dos más importantes para definir a la formación de bosques seco tropical (González-M et al., 2018)

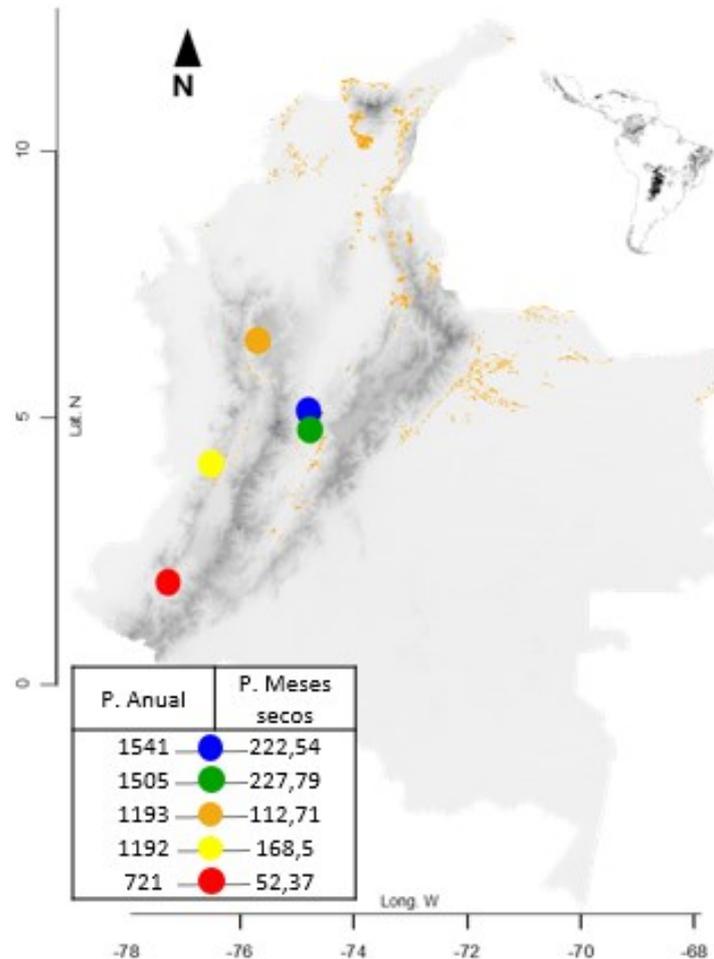


Figura 1. Mapa de distribución de las parcelas permanentes a través de un gradiente de sequía. P. Anual (precipitación media anual), P. Meses secos (precipitación en los meses más secos). Parcela Taminango en Nariño de menor precipitación anual (punto rojo), seguida del Vinculo en el valle del cauca (punto amarillo), luego se encuentra Cotove en Antioquia (punto naranja), sigue Cardonal plana en el Tolima (punto verde) y finalmente Cardonal Loma en el Tolima es la parcela con mayor precipitación media anual (punto azul).

5.4 MEDICIÓN DE RASGOS ANATÓMICOS DE LA MADERA

Para cada especie se describieron once (11) rasgos anatómicos de madera en ramas (Tabla 2). Se seleccionaron ramas secundarias expuestas a la luz y que se encuentran entre los 8 y 10 m de altura excepto para las especies de sotobosque en cuyo caso se tomaron las ramas más altas posibles, con el fin de unificar las variables morfológicas que se pueden presentar en las ramas (Pulido-Rodríguez, et al., 2020). Para tal fin, se colectaron muestras de madera de cuatro (4) a cinco (5) individuos de cada especie entre junio de 2016 y abril de 2017 para un total de 243 individuos colectados. Las

muestras de madera se seleccionaron de ramas lignificadas que variaron entre 15-23 mm de diámetro y 15-20 cm de longitud. Estas se procesaron en el laboratorio de ecología “Gloria Galeano” del IAvH. Se removió la corteza de las ramas y las muestras se almacenaron en agua con formol para evitar la proliferación de hongos (Salgado-Negret, 2015). La densidad de madera se determinó mediante el método de inmersión en agua (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

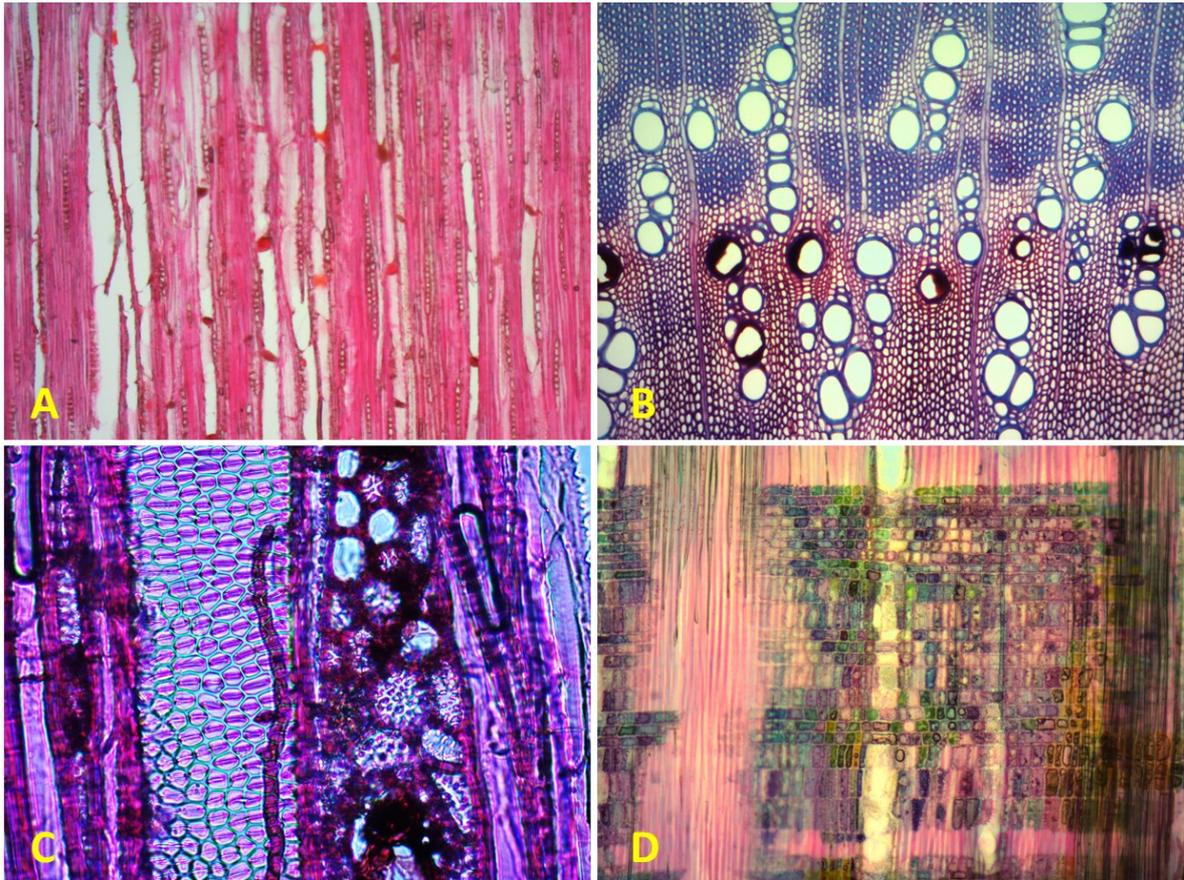


Figura 2. Fotografías de los montajes microscópicos de madera. A) *Zanthoxylum schreberi* Plano tangencial aumento 10X; B) *Capparis amplissima* Plano transversal aumento 10X; C) *Bursera simaruba* Plano tangencial de la madera aumento 40X; D) *Lippia origanoides* Plano radial aumento 10X.

Para el desfibrado se colocaron astillas de madera en tubos de ensayo y se mezclaron con una solución 1:1 de ácido acético y peróxido de hidrógeno (Fig. 3). Luego de esto los tubos de ensayo se llevaron a estufa a temperatura constante de 60°C durante cinco días, hasta obtener separación de los vasos y fibras para su posterior medición siguieron los lineamientos de Wheeler, Baas, & Gasson, (2007) y Scholz *et al.*, (2013), el total de individuos con desfibrado fue de 243. Finalmente, para la medición de los rasgos

funcionales restantes se cortaron entre 20 y 35 secciones de tejido xilemático orientados radialmente, tangencialmente y transversalmente de 15 a 40 μm de espesor usando un micrótopo de perfil alto Leica RM2255. Los cortes se decoloraron, tiñeron, deshidrataron y limpiaron siguiendo los protocolos de Gärtner & Schweingruber, (2013) y Yeung et al., (2015). Los cortes del tejido xilemático se fijaron con Eukitt a las laminillas, obteniendo finalmente montajes histológicos de madera, se obtuvo un total de 972 montajes histológicos que ahora son parte de la colección de bosque seco tropical del Instituto Alexander von Humboldt. Tanto el desfibrado como los montajes histológicos se fotografiaron con un microscopio de luz (Zeiss Axio Lab.A1) y una cámara digital (AxioCam ERC 55), y las imágenes fueron procesadas usando el software Zen 2 (Blue edition). Las descripciones y mediciones de la anatomía de madera (Fig. 3) siguieron los lineamientos de Wheeler, Baas, & Gasson, (2007) y Scholz et al., (2013), la forma de medición de cada rasgo se explica a detalle en el Anexo 2.

Tabla 2. Rasgos funcionales anatómicos de madera, número de mediciones por individuo y unidad en la que se miden (Wheeler, et al., 2007; Scholz et al., 2013).

Rasgo	Siglas	Plano de Medición	Nº Medidas/ Ind	Unidad
Densidad de vasos	DenV	Transversal	5	Nº Vasos * mm^{-2}
Longitud de vasos	LongV	Desfibrado	40	μm
Diámetro de vasos	DiamV	Transversal	100	μm
Diámetro de punteaduras	DiamP	Tangencial, radial	100	μm
Ancho de radios	AnchR	Tangencial	40	μm
Longitud de radios	LongR	Tangencial	40	μm
Longitud de fibras	LongF	Desfibrado	40	μm
Grosor de fibras	GrosF	Transversal	40	μm
Lumen de fibras	LumF	Transversal	40	μm
Densidad de madera	DenM	Muestra de rama	1	$\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$

5.5 ANÁLISIS DE DATOS

Para evaluar la variación de los rasgos funcionales a través del gradiente de sequía estos se dividieron en cuatro (4) grupos que responden a diferentes funciones que cumple la madera dentro de árbol (transporte longitudinal, sostenimiento, transporte transversal, almacenamiento). Se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos (MLM), basados en lo estudiado por Anderegg et al. (2016), quienes utilizaron modelos estadísticos de un solo rasgo con modelos lineales de efectos mixtos que incluían la identidad del estudio como un efecto aleatorio, lo cual permitió que la pendiente y la intersección explícitamente las diferencias en la sequía y las características del sitio. Báez & Homeier (2017), mencionan que los MLM permiten estimar la importancia relativa de los efectos fijos y aleatorios para entender cada uno por separado, en su estudio estos autores incluyen la identidad de las especies como un factor aleatorio, para tener en cuenta las respuestas propias de las especies debido a su filogenia, esto permitió que las intercepciones y las pendientes variaran solo en función de los tratamientos. Para nuestro estudio las variables se transformaron (normalizaron y escalaron) para cumplir con los supuestos de normalidad (Anderegg et al., 2016). Para estos modelos se tomó como efecto aleatorio el valor de las especies con el fin de marginalizar el efecto de la filogenia dentro de los resultados para todo esto se utilizaron los paquetes estadísticos lme4, lmerTest y MuMIn de R (Bates et al., 2020; Correa & Salazar, 2016; Kuznetsova, Brockhoff, & Christensen, 2017). Cada rasgo funcional se relacionó en un MLM con cada variable de sequía (precipitación media anual y precipitación en los meses más secos) para un total de 22 modelos, obteniendo su significancia y su valor de explicación (P-valor y R^2).

Para caracterizar las estrategias funcionales de las especies en el bosque seco tropical, realizamos un análisis de componentes principales (ACP) con valores de rasgos a nivel especie (es decir, cada punto es una especie) se utilizó el paquete factoextra de R (v4.0.0; www.r-project.org). Posteriormente para los valores de cada uno de los ejes del ACP, en este caso el primer componente principal que corresponde a la estrategia de tolerancia se relacionó con las variables de sequía, lo mismo ocurrió con el segundo eje que se relaciona con la evasión, lo cual se hizo por medio de modelos lineales mixtos (MLM) para un total de 4 modelos, esto se utilizó basado en Báez & Homeier, (2017), quienes también toman los ejes del PCA resultados del análisis de múltiples rasgos, y que se utilizan para calcular MLM. Estos análisis se realizaron con el fin de probar la compensación de rasgos en una comparación multi-rasgos puesto que cada rasgo presenta una relación con alguno de los dos componentes principales.

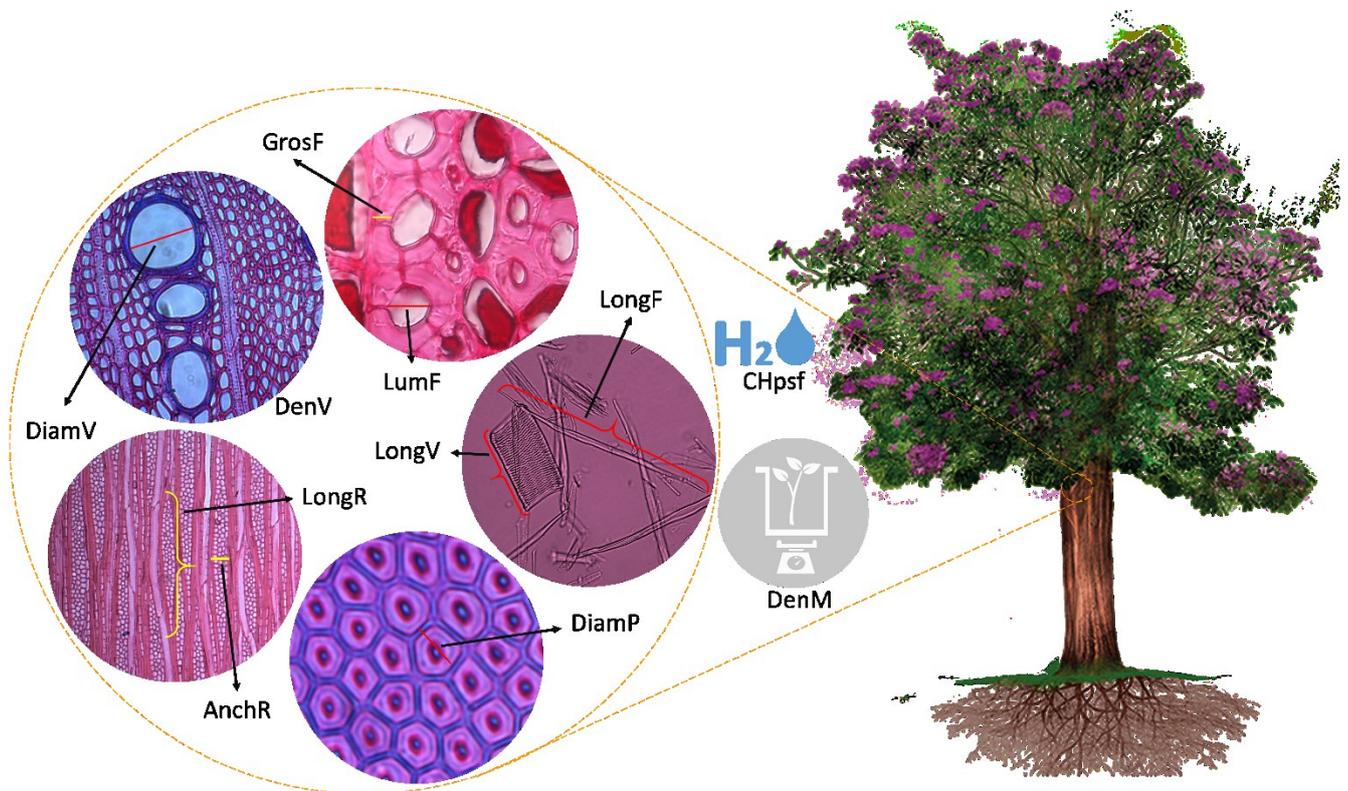


Figura 3. Esquema de medición de rasgos funcionales de la madera. Ancho de radios (*AnchR*), contenido de humedad en punto de saturación de fibras (*CHpsf*), densidad de madera (*DenM*), Densidad de vasos (*DenV*), diámetro de punteaduras (*DiamP*), diámetro de vasos (*DiamV*), grosor de fibras (*GrosF*), longitud de fibras (*LongF*), longitud de radios (*LongR*), longitud de vasos (*LongV*) y lumen de fibras (*LumF*). Adaptado de Nieto et al., 2017.

6 RESULTADOS

Con relación a la función de transporte longitudinal de los cuatro (4) rasgos funcionales analizados, dos (2) de estos presentaron una relación significativa con la precipitación anual y la precipitación en los meses más secos. Así, la longitud de vasos aumenta con la precipitación anual (Fig. 4A; $R^2= 0,322$, $p<0,05$) y la precipitación en los meses más secos (Fig. 4B; $R^2= 0,263$, $p<0,05$). Por el contrario, el diámetro de punteaduras disminuye a medida que la precipitación anual (Fig. 4C; $R^2= (-)0,086$, $p<0,05$) y la precipitación en los meses más secos (Fig. 4D; $R^2= (-)0,109$, $p<0,05$) son mayores. La relación de la precipitación anual y la precipitación en los meses más secos con el diámetro de vasos es positiva contrario a la densidad de vasos cuya relación resulta ser negativa, sin embargo, los modelos no presentan diferencias significativas (Fig. 4E, 4F, 4G y 4H). En lo que concierne a la segunda función de transporte transversal los rasgos relacionados mostraron una variación significativa con el gradiente de sequía (Fig. 5), tanto la longitud como el ancho de radios, aumentaron con la precipitación anual ($R^2= 0,086$, y $R^2= 0,086$, respectivamente, $p<0,05$) y con la precipitación en los meses más secos ($R^2= 0,095$, y $R^2= 0,074$, respectivamente, $p<0,05$). En el Anexo 3 se presentan los valores de cada rasgo para las especies encontradas en cada comunidad.

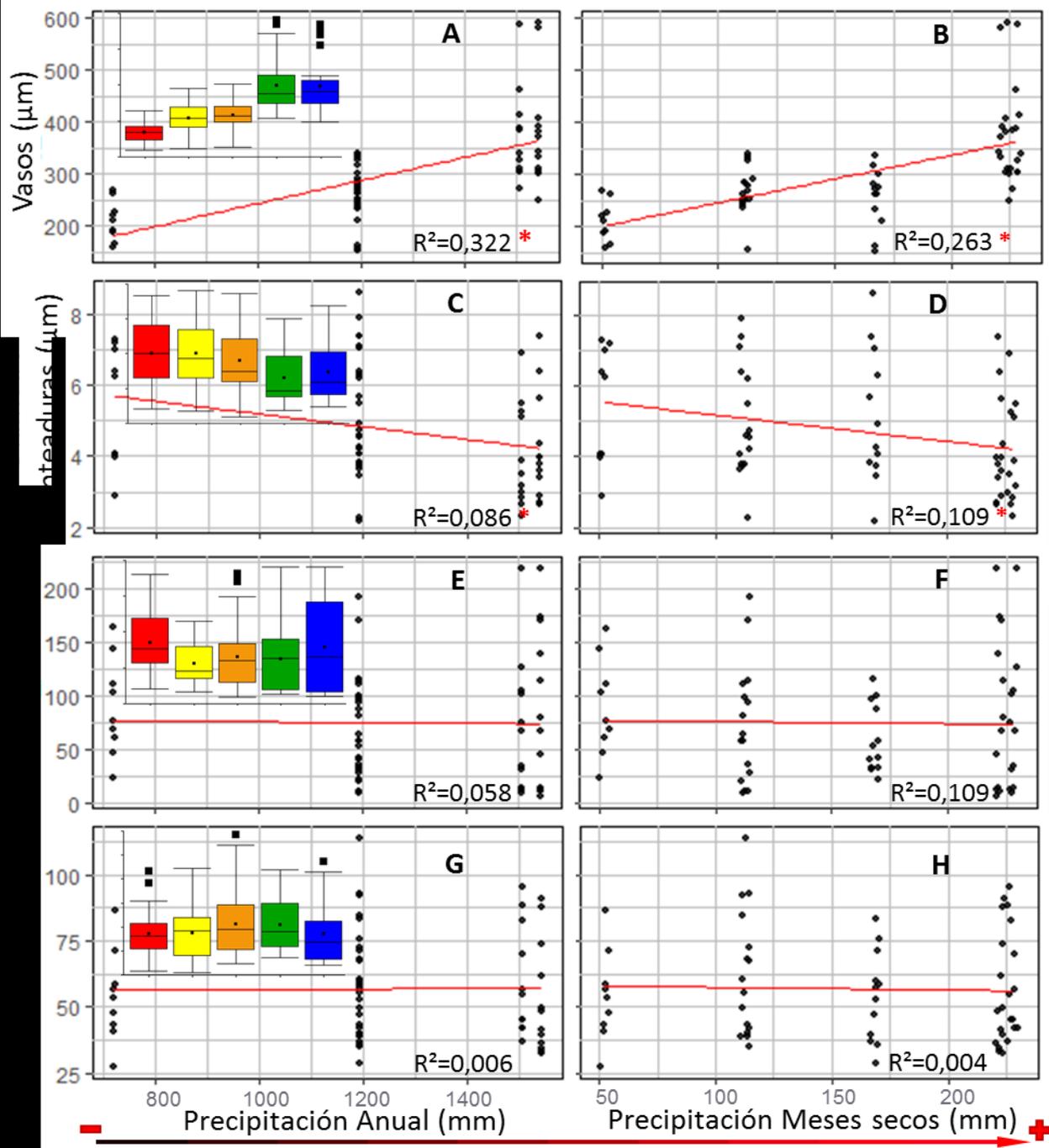


Figura 4. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con los rasgos hidráulicos de la madera. A y B) Longitud de Vasos; C y D) Diámetro de punteaduras; E y F) Densidad de vasos; G y H) Diámetro de vasos. A, C, E y G Precipitación anual, B, D, F y H Precipitación en los meses secos. Líneas rojas representación de modelos lineales mixtos (* diferencias significativas de los modelos $p < 0,05$). Diagrama de cajas y bigotes, representación gráfica de la varianza de datos (su orden obedece al gradiente de sequía).

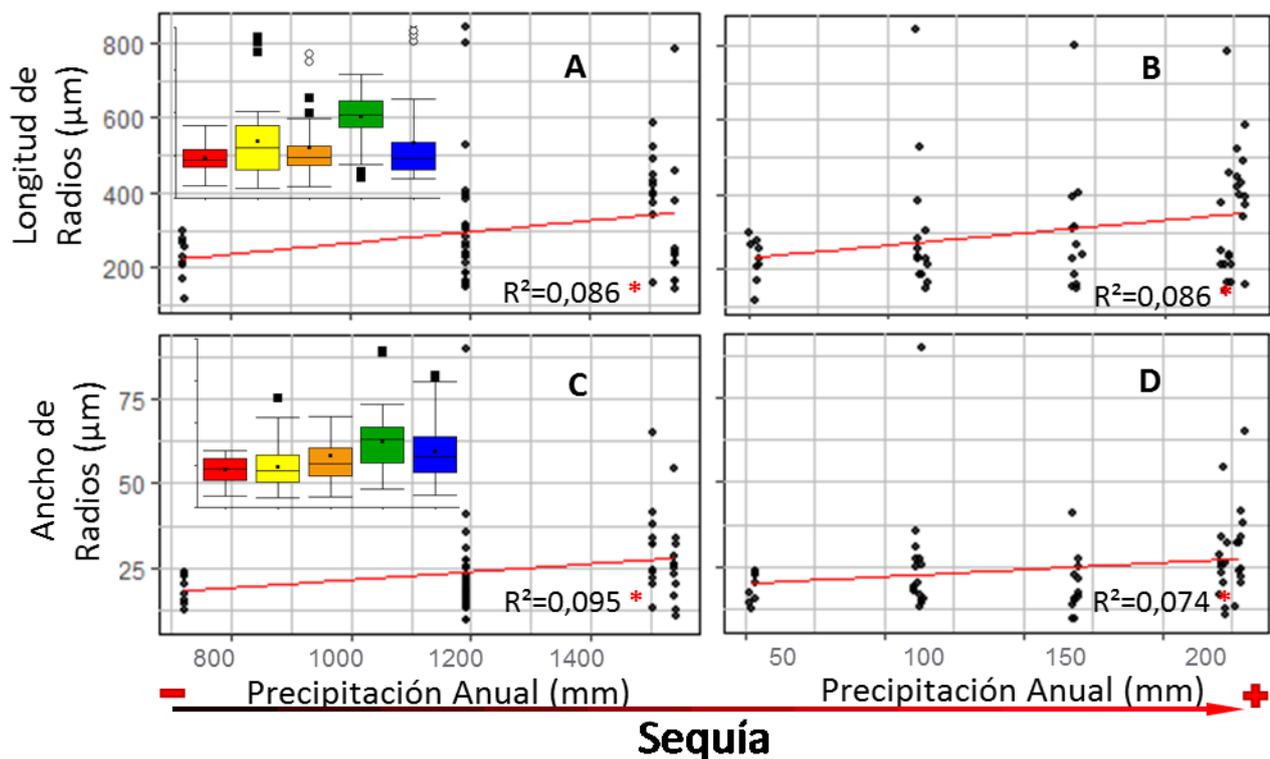


Figura 5. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con la función de transporte transversal. A y B) Longitud de radios; C y D) Ancho de radios. A y C Precipitación anual, B y D Precipitación en los meses secos. Líneas rojas representación de modelos lineales mixtos (* diferencias significativas de los modelos $p < 0,05$). Diagrama de cajas y bigotes, representación gráfica de la varianza de datos (su orden obedece al gradiente de sequía).

Por lo que se refiere a la tercera función el sostenimiento mecánico se analizaron cuatro (4) rasgos funcionales, donde tres (3) de los rasgos mostraron una variación significativa con el gradiente de sequía (Fig. 6). En este caso los rasgos de grosor de fibras, densidad de la madera y la longitud de las fibras presentan una relación positiva con la precipitación anual ($R^2 = 0,064$, $R^2 = 0,131$ y $R^2 = 0,343$ respectivamente, $p < 0,05$) y la precipitación en los meses más secos ($R^2 = 0,143$, $R^2 = 0,209$ y $R^2 = 0,435$ respectivamente, $p < 0,05$) ver Figura 5A, 5B y 5C. Contrario a esto el lumen de fibras presento una relación negativa pero no significativa (Fig. 6D), tanto con la precipitación anual ($R^2 = -0,010$, $p > 0,05$), como con la precipitación en los meses más secos ($R^2 = -0,015$, $p > 0,05$). Finalmente, la cuarta función de almacenamiento lo determina el contenido de humedad en punto de saturación de fibras, el cual presento una relación negativa con la precipitación anual ($R^2 = -0,013$, $p < 0,05$) y la precipitación en los meses más secos ($R^2 = -0,117$, $p < 0,05$) ver Figura 7.

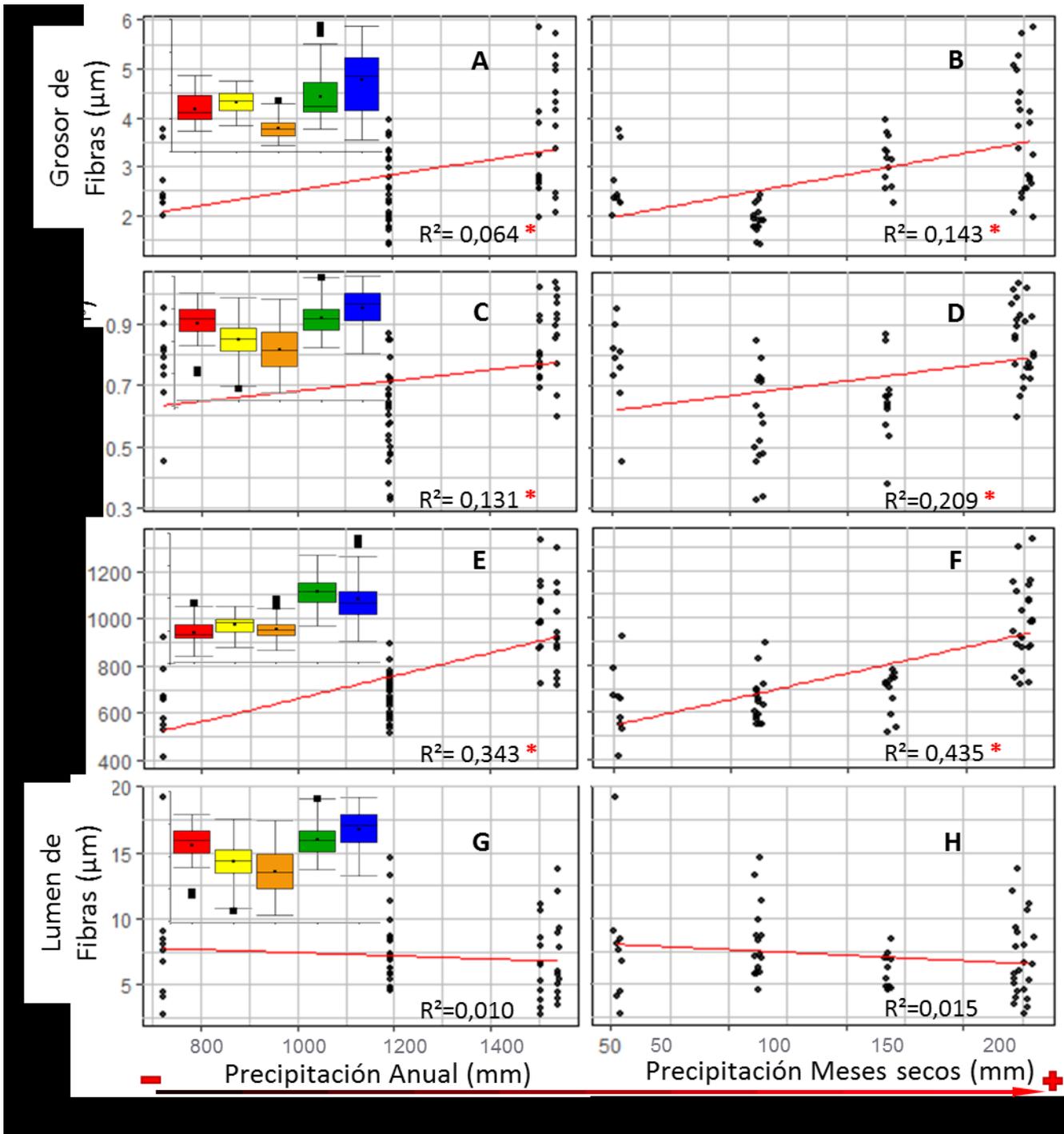


Figura 6. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con la función de sostenimiento mecánico. A y B) Grosor de fibras; C y D) Densidad de madera; E y F) Longitud de fibras; G y H) Lumen de fibras. A, C, E y G Precipitación anual, B, D, F y H Precipitación en los meses secos. Líneas rojas representación de modelos lineales mixtos (* diferencias significativas de los modelos $p < 0,05$). Diagrama de cajas y bigotes, representación gráfica de la varianza de datos (su orden obedece al gradiente de sequía).

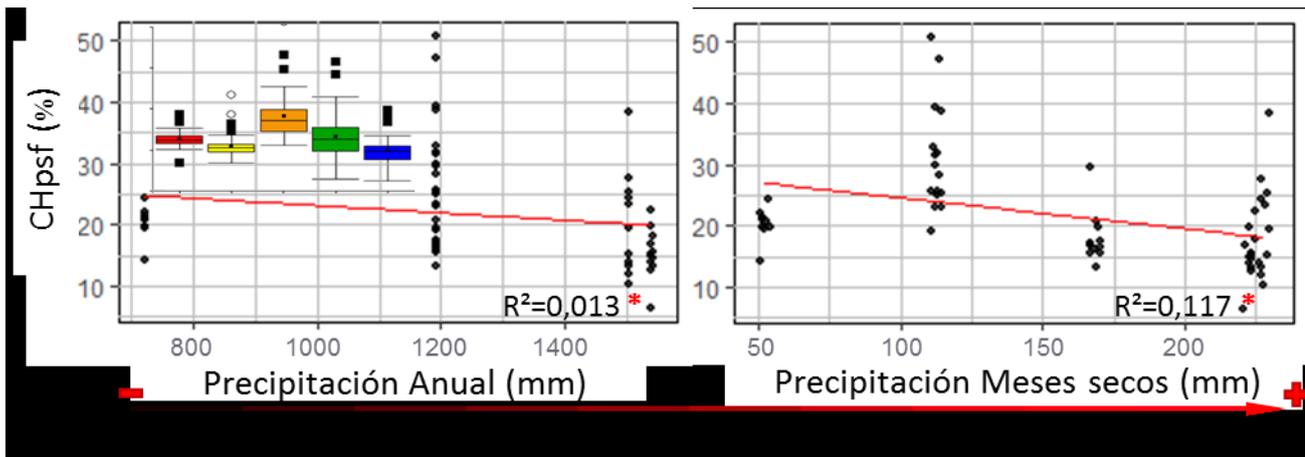


Figura 7. Relación del gradiente de sequía con los rasgos funcionales de la madera relacionados con la función de Almacenamiento de agua. CHpsf contenido de humedad en punto de saturación de fibras. Líneas rojas representación de modelos lineales mixtos (* diferencias significativas de los modelos $p < 0,05$). Diagrama de cajas y bigotes, representación gráfica de la varianza de datos (su orden obedece al gradiente de sequía).

El análisis multivariado de componentes principales permitió identificar y caracterizar dos estrategias funcionales de las especies (Fig. 8). El primer componente principal, el cual explica el 36,2% de la varianza, se relaciona con una estrategia de tolerancia a la sequía donde existe una relación positiva entre la densidad de vasos (DenV), el lumen de fibras (LumF) y diámetro de punteaduras (DiamP), y una relación negativa con el diámetro de vasos (DiamV), el grosor de fibras (GrosF) y la densidad de madera (DenM). El ACP muestra como las especies de zonas con mayor sequía tiene valores positivos del eje, en cambio las especies de zonas con menor sequía poseen valores negativos.

El segundo eje del ACP, que explica el 22,4% de la varianza, se relaciona con la estrategia funcional de evasión de la sequía, encontramos que se correlaciona positivamente con el contenido de humedad en punto de saturación de fibras (CHpsf) y negativamente con el ancho de radios (AnchR), la longitud de radios (LongR), la longitud de fibras (LongF) y la longitud de vasos (LongV) ver Figura 8.

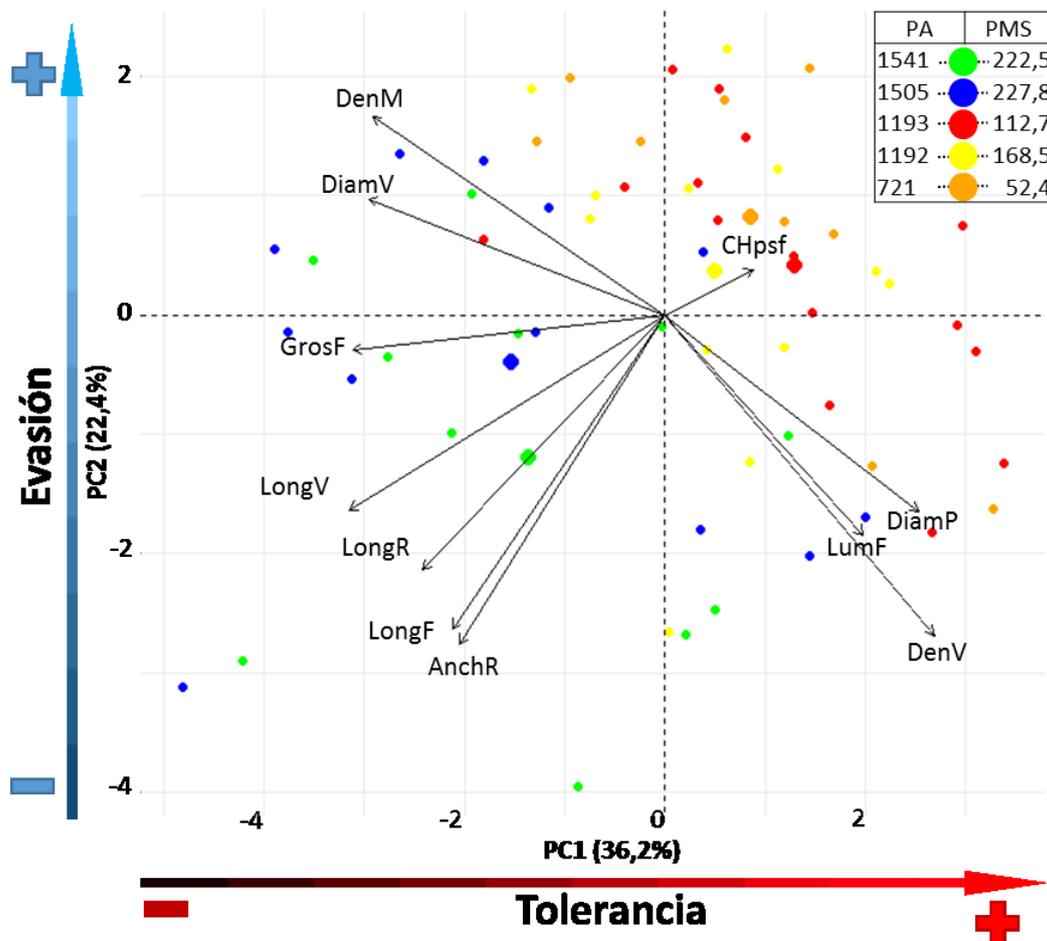


Figura 8. Análisis de componentes principales (ACP) de la variación de los rasgos anatómicos de madera a través del gradiente de sequía (PA, precipitación media anual. PMS, precipitación en los meses más secos). El color de los puntos representa el gradiente. Ancho de radios (AnchR), contenido de humedad en punto de saturación de fibras (CHpsf), densidad de madera (DenM), Densidad de vasos (DenV), diámetro de punteaduras (DiamP), diámetro de vasos (DiamV), grosor de fibras (GrosF), longitud de fibras (LongF), longitud de radios (LongR), longitud de vasos (LongV) y lumen de fibras (LumF).

Se realizó un modelo lineal mixto para los valores de los dos primeros ejes de ACP (cada eje representa una estrategia funcional) y su relación con el gradiente de sequía (Fig. 9), el primer eje que se relaciona con los rasgos de densidad de vasos (DenV), lumen de fibras (LumF), diámetro de punteaduras (DiamP), diámetro de vasos (DiamV), grosor de fibras (GrosF) y la densidad de madera (DenM), este eje corresponde a la estrategia de tolerancia de las especies y muestra una correlación negativa con la precipitación anual ($R^2= 0,211$, $p<0,05$) y con la precipitación de los meses más secos ($R^2= 0,241$, $p<0,05$). De igual forma que el primer eje este segundo eje de ACP explica la estrategia de evasión en las especies y se relaciona con los rasgos de contenido de

humedad en punto de saturación de fibras (CHpsf), ancho de radios (AnchR), longitud de radios (LongR), longitud de fibras (LongF) y longitud de vasos (LongV), esta relación es negativa con las variables de precipitación anual ($R^2= 0,071$, $p<0,05$) y de precipitación en los meses más secos ($R^2= 0,119$, $p<0,05$).

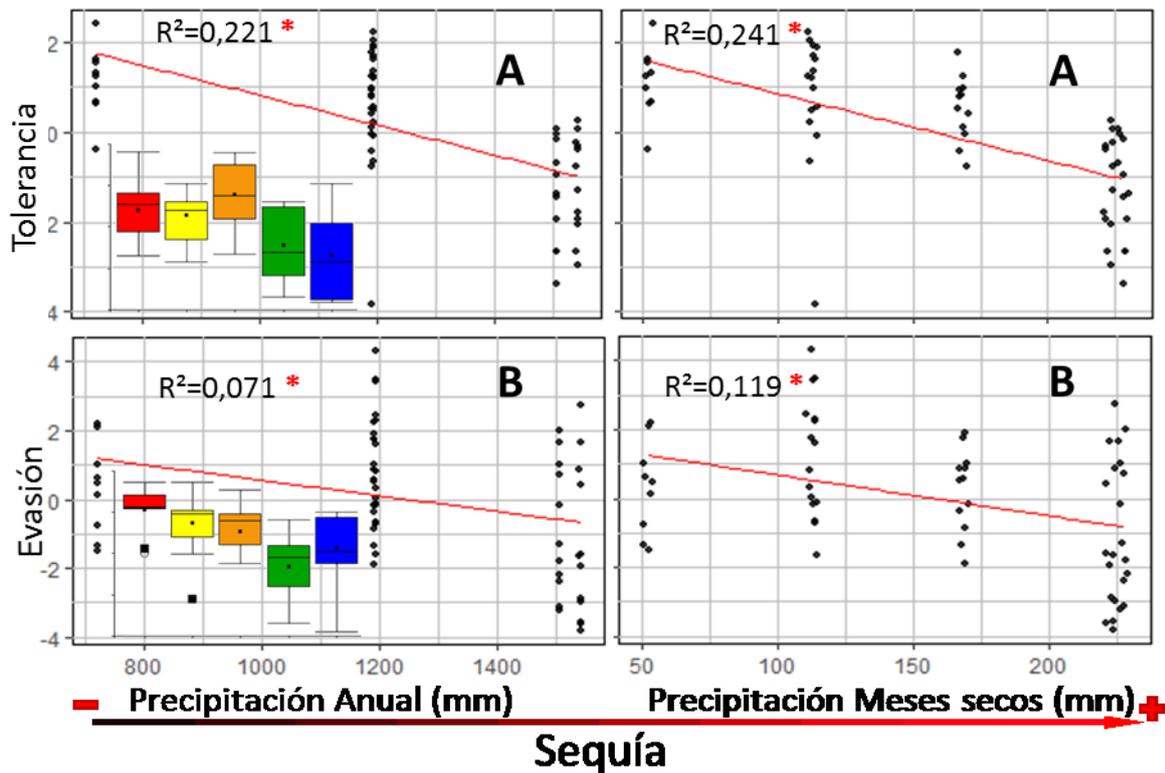


Figura 9. Relación del gradiente de sequía con las estrategias funcionales. A y B) Estrategia de tolerancia a la sequía, C y D) Estrategias de evasión a la sequía. A y C Precipitación anual, B y D Precipitación en los meses secos. Líneas rojas representación de modelos lineales mixtos (* diferencias significativas de los modelos $p<0,05$). Diagrama de cajas y bigotes, representación gráfica de la varianza de datos (su orden obedece al gradiente de sequía).

7 DISCUSIÓN

7.1 TOLERANCIA A LA SEQUÍA

La hipótesis de este estudio propone que las especies sometidas a mayor sequía tienden a presentar estrategias funcionales de evasión y/o tolerancia, capaces de conferir resistencia a la desecación, en comparación con especies de lugares de menor sequía. A través del ACP identificamos las funciones y los rasgos que responden a diferentes estrategias funcionales (Fig. 8). En primer lugar, la estrategia de tolerancia se relaciona con la función de transporte longitudinal y con el sostenimiento mecánico. Mientras que la estrategia de evasión a la sequía se relaciona con el almacenamiento de agua y el transporte transversal (Fig. 8).

Para la estrategia de tolerancia se encontró que, en las zonas con mayor sequía, se presenta más especies con esta estrategia (Fig. 9), a través de una compensación con otras funciones de la madera las cuales se describen a continuación, 1) la función de transporte transversal presenta una variación importante, donde en el extremo más seco las especies tienden a ser más seguras al conducir y por el contrario en el extremo de menor sequía son muy eficientes. Esto concuerda con Valladares & Sánchez-Gómez, (2006), quienes demostraron que las especies presentan una variación en las estrategias de tolerancia (rasgos foliares y fisiológicos) en las plántulas de especies sometidas a sequía y esto incide en su crecimiento y desarrollo. Mientras que (Pivovarov et al., 2016) analizaron las estrategias de supervivencia a la sequía de quince (15) especies revelando el conjunto de estrategias de tolerancia y de evasión.

La función de transporte longitudinal se relaciona con los rasgos de diámetro de punteaduras, diámetro de vasos, longitud de vasos y densidad de vasos. Donde la densidad de vasos es inversamente proporcional a el diámetro de vasos como lo muestra en PCA (Fig. 8), esto sumado al resultado del modelo lineal mixto relacionado

con la estrategia de tolerancia puede indicar que las especies situadas en el extremo seco, presentan una alta densidad de vasos y segmentos vasales cortos y delgados que las pueden hacer más seguras en términos de conductividad, evitando que se propaguen burbujas de aire dentro del vaso; al analizar cada uno de estos rasgos de forma individual no se presenta una variación significativa con el gradiente de sequía (Fig 4E,4F,4G y 4H), por lo cual es necesario integrarlos en un análisis multi-rasgos en el cual el poder de explicación de las variables es más significativo.

Los resultados del análisis individual del diámetro de vasos presentaron una relación negativa con el gradiente de sequía, pero no con una diferencia estadística significativa (Fig. 4 y Anexo 3), a pesar que dicha relación ha sido registrada en varios estudios (Christman, Sperry & Smith, 2012; Sperry, Hacke, & Pittermann, 2006; Tyree & Zimmermann, 2002); considerando que el diámetro de vasos responde a la ley de Hagen-Poiseuille la cual predice que la conductividad hidráulica de los vasos aumenta con la cuarta potencia del diámetro, lo cual implica que pequeños cambios en el diámetro tienen grandes efectos en la conductividad hidráulica (Rodríguez-Zaccaro & Groover, 2019; A. Scholz et al., 2013), esto podría explicar por qué no se presentaron diferencias significativas del diámetro de vasos y la densidad de vasos a través del gradiente de sequía (Anexo 3).

Lo anterior concuerda con los resultados presentados por (Preston, et al., 2006), en donde el diámetro cambia con la humedad del suelo en bosques de chaparral y ribereños en ecosistemas de bosques seco y la densidad de vasos no presenta cambios significativos. Así mismo, Tyree & Zimmermann (2002), encontraron que al aumentar el diámetro de vasos, la longitud de vasos y el diámetro de punteaduras, las especies eran más vulnerables a la cavitación, pero más eficientes al transportar agua debido a la pérdida porcentual de conductividad hidráulica (P_{50}). Pockman & Sperry (2000), estudiaron especies en zonas áridas y semi desérticas en un gradiente de precipitación

y hallaron que las que se encuentran en zonas más secas son uniformemente menos vulnerables a la cavitación que las especies de zonas con mayor humedad.

En sitios donde la limitación de agua es menor, se presentan cambios en el transporte transversal de las especies, visto igualmente desde un análisis multi-rasgo, puesto que como se mencionó anteriormente al realizar análisis mono-rasgo algunos de estos no presentan diferencias significativas (Anexo 3). Donde los segmentos vasales son más largos, anchos y menos densificados para un mayor transporte de agua (Fig. 4 y Fig. 8), permitiendo la integración y conectividad entre células (Loepfe et al., 2007; Martínez-Cabrera et al., 2009). También los vasos anchos y menos densificados que se registraron, muestran una mayor conductividad y eficiencia en el transporte (Carlquist, 2001).

Cabe señalar que el diámetro de punteaduras presentó una relación positiva con el gradiente de sequía contrario a lo reportado en algunas investigaciones (Choat et al., 2006; Jansen, et al., 2009), pero en concordancia a los encontrados por Choat et al. (2003), quienes encuentran que el diámetro de las punteaduras de los vasos no está vinculado con un equilibrio de seguridad o eficiencia hidráulica y su correlación con la cavitación es muy baja. Tixier et al. (2014), mencionan que la mayor parte de la tensión de la siembra de aire generada por la cavitación se produce en la abertura de la punteadura del vaso y la resistencia del espesor de la membrana de la punteadura; estos rasgos no fueron medidos en nuestra investigación puesto que se necesita un SEM (microscopios electrónicos de barrido). Lo anterior puede indicar que el diámetro de punteadura no es un buen rasgo explicativo en la resistencia a la sequía, y por el contrario se deben tener más características como diámetro de la apertura y el espesor de la membrana para explicar el comportamiento de las especies dentro de la comunidad frente a la sequía (Brodersen, et al., 2010; Cai & Tyree, 2010).

Por lo que se refiere a la función de sostenimiento mecánico que también se ha encontrado en la literatura relacionada con la estrategia de tolerancia de las especies

(Hacke & Sperry, 2001), se presentaron variaciones a través del gradiente de sequía. Las especies del extremo seco presentaron fibras cortas, delgadas, con un amplio lumen y de bajas densidades de madera (Fig. 6), indicando que pueden estar sometidas a estrés hídrico y no logran invertir en la creación de tejidos gruesos o densos (Preston et al., 2006) lo cual hace que sean especies de porte bajo y diámetros pequeños. En contraste en sitios con menor déficit hídrico las especies muestran altas densidades de madera, fibras gruesas y largas, de lúmenes pequeños, mostrando una alta inversión de recursos en producción de tejidos (Chave et al., 2009; Leon & Espinoza de Pernía, 2001). Esto indica que las especies en zonas con menor sequía al invertir más en producción de fibras presentan mejor sostenimiento mecánico lo cual hace que estas especies puedan alcanzar mayores portes tanto en altura como en diámetro, no así en las zonas más secas puesto que la inversión en tejidos es baja.

De esta manera es posible debatir el postulado de que las especies en los lugares más secos tienen densidades de madera y grosores de fibras más altos que las hacen capaces de fortalecer el tronco para resistir la implosión de los vasos (Hacke & Sperry, 2001; Lens et al., 2011; Pratt, 2006). Este argumento es discutible puesto que en zonas muy secas las especies no tienen los recursos para construir tejidos costosos por lo que optan por tener fibras delgadas y de lumen grande para poder almacenar más agua en las células (alta capacitancia) (Zanne et al., 2010). Es decir, tener una mayor capacidad de liberación de agua en la corriente de xilema a medida que disminuye el potencial hídrico del tallo (Martínez-Cabrera et al., 2009). Para nuestro estudio esta función se encuentra más relacionada con la estrategia de evasión que con la tolerancia, puesto que las especies optan por tener una alta capacidad de almacenamiento en los lúmenes de las fibras y en sus paredes celulares (Chave et al., 2009).

7.2 EVASIÓN DE LA SEQUÍA

Como se mencionó anteriormente la estrategia de evasión se relaciona con las funciones de almacenamiento de agua y de transporte transversal dentro de la madera. Con respecto al almacenamiento de agua, los rasgos relacionados confirman que las especies de las zonas con mayor sequía son las que presentan mayor capacidad de almacenamiento de agua (Fig. 7), indicando que existe disponibilidad de agua en épocas de sequía para ser utilizada en procesos fotosintéticos y reparación celular (Carlquist, 2001; Morris et al., 2015). Adicionalmente, autores como Salleo et al., (2004), Borchert & Pockman, (2004) y Morris et al., (2015), han reportado que las células de madera que almacenan agua y nutrientes, actúan como bombas osmóticas capaces de revertir embolias en los vasos.

En relación con la función de la madera de transporte transversal, la mayoría de las especies de zonas más secas presentaron radios angostos y cortos (Fig. 5). En este sentido, los radios angostos se encuentran asociados con mayor resistencia mecánica en el árbol y con una baja conductancia hidráulica (Zheng & Martínez-Cabrera, 2013). Algunos autores como Tyree et al., (1999), han encontrado que las menores proporciones de radios en especies de regiones áridas tienen un efecto perjudicial en la reparación de embolias debido a la falta de contacto de los radios con los vasos, no obstante, también encuentran que la reparación de embolias y la eficiencia en transporte tienen una relación negativa, lo que indica que al perder la posibilidad de reparar embolias rápidamente, son especies que se vuelven menos eficientes o más seguras en el transporte de agua y nutrientes de manera segura y de forma bidireccional entre el floema y el xilema (Carlquist, 2001; Zweifel, Item, & Häsler, 2000).

En contraste las especies de zonas con menor sequía presentan radios anchos, largos (Fig. 5) y son capaces de mover grandes cantidades de agua de manera rápida y eficiente (Plavcová et al., 2016). Nuestros resultados a diferencia de Martínez-Cabrera

et al., (2009), Tyree et al., (1999) y Zheng & Martínez-Cabrera, (2013), presentan una medición de los radios en el plano tangencial de la madera, en el que se miden el ancho y alto de radios, y del cual se puede calcular el área efectiva de los radios que es capaz de realizar el transporte transversal de agua, del mismo modo que se hace en el plano transversal con los vasos. Es recomendable abordar estudios en donde se realicen mediciones de radios en el plano tangencial no solo para tener una medición real de su área de transporte si no también establecer el número de radios en contacto tanto con células de parénquima axial como células de vasos.

Los resultados de la estrategia de evasión concuerdan con lo encontrado por Paz et al. (2015), afirmando que las especies ubicadas en laderas con suelos más secos tienen estrategias de evasión de sequía, presentando almacenamiento de agua en mayor proporción y desprender sus hojas durante el verano. Sumado a esto autores como Meinzer et al., (2008); Pineda-García et al., (2013); Scholz et al., (2011) mencionan que los árboles que presenta mayor capacitancia (almacenamiento) pueden proporcionar seguridad hidráulica amortiguando las fluctuaciones de agua, en lugar de depender de características anatómicas del xilema que reducen directamente la vulnerabilidad a embolias.

7.3 RECOMENDACIONES PARA EL MANEJO

Los retos de gestión para el bosque seco en la actualidad son la restauración ecológica la capacidad de diseñar estrategias de adaptación al fenómeno del cambio climático (Blackie et al., 2014). Para la restauración es necesario considerar las especies más adaptadas teniendo en cuenta la variabilidad climática y la capacidad de las especies para resistir estas condiciones ambientales por medio de sus rasgos (Salgado Negret, 2015). Por lo anterior se debe pensar en la identificación de grupos de especies que logren superar los filtros ambientales del bosque seco y obtengan un buen desempeño en términos de supervivencia y crecimiento (Ostertag et al., 2015). De acuerdo a los

resultados de esta investigación, estos grupos florísticos deben estar conformados por:

- i) especies que desarrollen estrategias de evasión de la sequía, almacenamiento de agua y reversión de embolias cuando estén sometidas a estrés hídrico por ejemplo *Achatocarpus nigricans*, *Phyllanthus botryanthus*, *Ceiba pentandra* y *Bursera simaruba*;
- ii) y por especies que tengan estrategias de tolerancia a la sequía, que soporten por medio de su transporte seguro la deshidratación y disminuyan la probabilidad de cavitación en los meses de mayor sequía como *Trichillia carinata*, *Amyris pinnata*, *Eugenia procera*, *Zanthoxylum fagara*.

En relación con los procesos de conservación de especies vulnerables y de especial de interés frente al fenómeno del cambio climático, encontramos a *Aspidosperma polyneuron* y *Ceiba pentandra* que además de ser especies útiles, están categorizados bajo algún grado de amenaza o de veda regional (Cardenas & Salinas, 2007); así mismo es importante considerar la especies raras y con distribución restringida a determinadas localidades del bosque seco tropical como por ejemplo *Trichillia oligofoliolata*, *Trichillia carinata*, *Erythroxylum jamei* y son (Natalia Norden et al., 2019).

A partir de los resultados de la presente investigación, principalmente aquellos relacionados con el comportamiento de los rasgos funcionales asociados a la madera en zonas con déficit hídrico, es posible avanzar en el conocimiento de las estrategias que cada una de estas especies utilizan para afrontar la sequía y en la identificación de aquellas que presentarían mayor susceptibilidad a este fenómeno, para diseñar futuros planes de conservación.

Los resultados de este proyecto constituyen un avance en el estudio de los rasgos anatómicos de la madera en el bosque seco tropical de Colombia y deja una colección de referencia de montajes histológicos de las maderas de este ecosistema, por lo tanto, se abre una opción a futuras investigaciones relacionadas con la búsqueda de índices precisos de vulnerabilidad de las especies, que podrán ser calibrados por medio de datos de sobrevivencia y mortalidad derivados del monitoreo de las parcelas

permanentes. Estos índices son de gran importancia puesto que permitirán identificar especies más vulnerables a los eventos extremo de sequía (frecuencia y severidad). Asimismo, esta investigación permite correlacionar estos datos con datos fisiológicos de las plantas para entender las correlaciones de los rasgos con sus respuestas fisiológicas reales. Finalmente recomendamos tener en cuenta para posteriores estudios incluir el total de las especies presentes en el bosque para tener claridad sobre las estrategias de las especies raras.

8 AGRADECIMIENTO

Agradezco al Instituto Alexander von Humboldt y su laboratorio de ecología “Gloria Galeano”, por el apoyo en el procesamiento de las muestras anatómicas. A la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, y en especial a mis directores René López Camacho y Andrés Avella por la ayuda en el desarrollo del proyecto de investigación. A los dueños de las fincas donde se llevó a cabo la toma de muestras de madera, por permitirnos entrar a sus predios. Agradezco a Roy González, Beatriz Salgado, Nancy Pulido, Ana Martillett, Angela Parrado y Viviana Salinas, por el apoyo constante en la redacción del documento y sus asesorías sobre la tesis. Finalmente agradezco a mi esposa por estar presente en cada momento y por su gran ayuda.

9 BIBLIOGRAFÍA

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... Cobb, N. (2010).** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, W. R. L., Klein, T., Bartlett, M., Sack, L., Pellegrini, A. F. A., Choat, B., & Jansen, S. (2016).** Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(18), 5024–5029. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525678113>
- Arango, N., Armenteras, D., Castro, M., Gottsmann, T., Hernández, O., Matallana, C., ... Villarea, H. (2003).** VACÍOS DE CONSERVACIÓN del sistema de parques nacionales naturales de Colombia desde una perspectiva ecorregional (WWF Colomb). Bogotá D. C., Colombia.
- Báez, S., & Homeier, J. (2018).** Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: Insights from a long-term nutrient manipulation experiment. *Global Change Biology*, 24(1), 399–409. <https://doi.org/10.1111/gcb.13905>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., ... Fox, J. (2020).** Package ‘lme4.’
- Beeckman, H. (2016).** Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, 37(2). <https://doi.org/10.1163/22941932-20160127>
- Blackie, R., Baldauf, C., Gautier, D., Gumbo, D., Kassa, H., Parthasarathy, N., ... Pulla, S. (2014).** Bosques tropicales secos El estado del conocimiento global y recomendaciones. (CIFOR, Ed.). Indonesia, Bogor: CIFOR.
- Borchert, R., & Pockman, W. T. (2004).** Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 25.
- Braun, H. J. (1984).** significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin New Series*, 5(4), 275–294.
- Brodersen, C. R., McElrone, A. J., Choat, B., Matthews, M. A., & Shackel, K. A. (2010).** The Dynamics of Embolism Repair in Xylem: In Vivo Visualizations Using High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiology*, 154(3), 1088–1095. <https://doi.org/10.1104/pp.110.162396>
- Cai, J., & Tyree, M. T. (2010).** The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell and Environment*, 33(7), 1059–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02127.x>
- Cardenas, D., & Salinas, N. R. (2007).** Libro rojo de plantas de Colombia de Colombia: Volumen 4 Especies maderables amenazadas Primera parte Dairon. (V. y D.

T. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI – Ministerio de Ambiente, Ed.) (Instituto). Colombia. Bogotá.

- Carlquist**, Sherwin. (2001). Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. (T. E. Timell, Ed.), Springer Series in Wood Science (State Univ). Santa Barbara, CA. <https://doi.org/www.blackwell-synergy.com/links/doi/10.1111/j.1095-8339.2003.00234.x/abs/>
- Casanoves**, F., Pla, L., & Di Rienzo, J. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie técnica, Informe técnico/ CATIE. Turrialba, Costa Rica: CATIE.
- Chaturvedi**, R. K., & Raghubanshi, A. S. (2014). Species Composition, Distribution, and Diversity of Woody Species in a Tropical Dry Forest of India. *Journal of Sustainable Forestry*, 33(8), 729–756. <https://doi.org/10.1080/10549811.2014.925402>
- Chave**, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Choat**, B. (2003). Pit Membrane Porosity and Water Stress-Induced Cavitation in Four Co-Existing Dry Rainforest Tree Species. *PLANT PHYSIOLOGY*, 131(1), 41–48. <https://doi.org/10.1104/pp.014100>
- Choat**, Brendan, Brodie, T. W., Cobb, A. R., Zwieniecki, M. A., & Holbrook, N. M. (2006). Direct measurements of intervessel pit membrane hydraulic resistance in two angiosperm tree species. *American Journal of Botany*, 93(7), 993–1000. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.7.993>
- Christensen**, J. H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., ... r and P. Whetton. (2007). Regional Climate Projections. In S. Solomon, Q. D., M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, ... H. L. Miller (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 847–940). New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Christman**, M. A., Sperry, J. S., & Smith, D. D. (2012). Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. *New Phytologist*, 193(3), 713–720. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03984.x>
- Comita**, L. S., & Engelbrecht, B. M. J. (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, 90(10), 2755–2765. <https://doi.org/10.1890/08-1482.1>
- Correa**, J., & Salazar, J. (2016). Introducción a los modelos Mixtos. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Escuela de Estadística. Colombia - Medellín. 257 PP.
- Eamus**, D., Boulain, N., Cleverly, J., & Breshears, D. D. (2013). Global change-type drought-induced tree mortality: Vapor pressure deficit is more important than temperature per se in causing decline in tree health. *Ecology and Evolution*, 3(8), 2711–2729. <https://doi.org/10.1002/ece3.664>

- Engelbrecht**, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., & Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140), 80–82. <https://doi.org/10.1038/nature05747>
- Engelbrecht**, B. M. J., Dalling, J. W., Pearson, T. R. H., Wolf, R. L., Gálvez, D. A., Koehler, T., ... Kursar, T. A. (2006). Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*, 148(2), 258–269. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0368-5>
- Freschet**, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x>
- Freschet**, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P., & Aerts, R. (2010). Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: what is the link with other resource economics traits? *New Phytologist*, 186(4), 879–889. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03228.x>
- Gärtner**, H., & Schweingruber, F. (2013). Microscopic Preparation Techniques for Plant Stem Analysis. *IAWA Journal* (Vol. 34). Retrieved from <https://ezp.lib.unimelb.edu.au/login?url=https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=edb&AN=92971312&site=eds-live&scope=site>
- Gleason**, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., ... Zanne, A. E. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209(1), 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- González-M**, R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N., ... Pizano, C. (2018). Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters*, 13(4), 045007. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaad74>
- Grime**, J. P. (2006). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. (J. W. & Sons, Ed.) (2a edición). Nueva York, USA: Wiley. Retrieved from <https://books.google.com.co/books?id=xX6v45bGGIkC>
- Hacke**, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* (Vol. 4). <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Herzog**, S. K., Jorgensen, P. M., Martínez Güingla, R., Martius, C., Anderson, E. P., Hole, D. G., ... Tiessen, H. (2010). Efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales: el estado del conocimiento científico. Resumen para tomadores de decisiones y responsables de la formulación de políticas públicas. (Instituto). São José dos Campos, Brasil.
- Hoffmann**, W., Marchin, R., Abit, P., & Lau, O. (2011). Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*, 17(8), 2731–2742. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02401.x>

- Holdridge**, L. R. (1967). Life Zone Ecology (Tropical S). Tropical Science Center. Retrieved from <https://books.google.com.co/books?id=BIFgAAAAMAAJ>
- IAvH**. (1998). El Bosque seco Tropical (Bs-T) en Colombia. (IAvH, Ed.) (GEMA-IAv). Bogotá D. C., Colombia.
- IPCC**. (2014). CAMBIO CLIMÁTICO 2014: Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. (R. K. Meyer & L. A. Pachauri, Eds.). Ginebra, Suiza.
- Jansen**, S., Choat, B., & Pletsers, A. (2009). Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. *American Journal of Botany*, 96(2), 409–419. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800248>
- Köcher**, P., Horna, V., & Leuschner, C. (2013). Stem water storage in five coexisting temperate broad-leaved tree species: Significance, temporal dynamics and dependence on tree functional traits. *Tree Physiology*, 33(8), 817–832. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt055>
- Kuznetsova**, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 2020. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lens**, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., & Jansen, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190(3), 709–723. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03518.x>
- Leon**, W., & Espinoza de Pernía, N. (2001). Anatomía de la madera. Merida - Venezuela: Universidad de los Andes Consejo de publicaciones.
- Loepfe**, L., Martínez-Vilalta, J., Piñol, J., & Mencuccini, M. (2007). The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247(4), 788–803. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.03.036>
- Lohbeck**, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Nez-Ramos, M. M., Meave, J. A., Paz, H., ... Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- Lucht**, W., Prentice, I. C., Myneni, R. B., Sitch, S., Friedlingstein, P., Cramer, W., ... Smith, B. (2002). Climatic control of the high-latitude vegetation greening trend and Pinatubo effect. *Science*, 296(5573), 1687–1689. <https://doi.org/10.1126/science.1071828>
- Markesteyn**, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191, 480–495. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x> Key
- Martínez-Cabrera**, H. I., Jones, C. S., Espino, S., & Schenk, H. J. (2009). Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, 96(8), 1388–1398. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800237>

- Matheny**, A. M., Mirfenderesgi, G., & Bohrer, G. (2017). Trait-based representation of hydrological functional properties of plants in weather and ecosystem models. *Plant Diversity*, 39(1), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2016.10.001>
- Meinzer**, F. C., Woodru, D. R., Goldstein, G., Campanello, P. I., Gatti, M. G., & Villalobos-vega, R. (2008). Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees, 31–41. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0974-5>
- Morris**, H., Plavcova, L., Cvecko, P., Fichtler, E., Gillingham, M. A. F., Cabrera, H. I. M., ... Jansen, S. (2015). A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist*, (November), 14. <https://doi.org/10.1111/nph.13737>
- Murphy**, P., & Lugo, E. (1986). Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Norden** N., González R., Avella A., Castaño A., Castellanos C., Cuadrado B, Franke R., Hernández E., Idárraga A., López R., Naranjo D, Pizano C., Salgado-Negret B. & García H. (2019). Las plantas raras del bosque seco. In M. F. Moreno, L. A, Andrade, G. I. y Gómez (Ed.), *Biodiversidad 2018. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*. Instituto Alexander von Humboldt, p. 202. Bogotá, D. C., Colombia.
- O'Brien**, M. J., Engelbrecht, B. M. J., Joswig, J., Pereyra, G., Schuldt, B., Jansen, S., ... Macinnis-Ng, C. (2017). A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1669–1686. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12874>
- Ostertag**, R., Warman, L., Cordell, S., & Vitousek, P. M. (2015). Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 52(4), 805–809. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12413>
- Paz**, H., Pineda-García, F., & Pinzón-Pérez, L. F. (2015). Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecologia*, 179(2), 551–561. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3359-6>
- 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. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pfautsch**, S., Renard, J., Tjoelker, M. G., & Salih, A. (2015). Phloem as Capacitor: Radial Transfer of Water into Xylem of Tree Stems Occurs via Symplastic Transport in Ray Parenchyma. *Plant Physiology*, 167(March), 963–971. <https://doi.org/10.1104/pp.114.254581>
- Pineda-García**, F., Paz, H., & Meinzer, F. C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36(2), 405–418. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x>

- Pivovarovff**, A. L., Pasquini, S. C., Guzman, M. E. De, Alstad, K. P., Stemke, J. S., & Santiago, L. S. (2016). Multiple strategies for drought survival among woody plant species, (4), 517–526. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12518>
- Pizano**, C., & García, H. (2014). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá. D.C., Colombia.
- Pizano**, C., González-M., R., López, R., Jurado, R. D., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., ... García, H. (2016). El bosque seco tropical en Colombia. In *Biodiversidad 2015. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia* (pp. 21–22). Biodiversidad 2015. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <https://doi.org/10.21068/B001.2015.202>
- Plavcová**, L., Hoch, G., Morris, H., Ghiasi, S., & Jansen, S. (2016). The amount of parenchyma and living fibers affects storage of nonstructural carbohydrates in young stems and roots of temperate trees. *American Journal of Botany*, 103(4), 603–612. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500489>
- Pockman**, W. T., & Sperry, J. S. (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany*, 87(9), 1287–1299. <https://doi.org/10.2307/2656722>
- Poorter**, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J., Peña-Claros, M., ... Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Pratt**, R. B. (2006). Relationships among xylem transport , biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral, 787–798.
- Preston**, K. A., Cornwell, W. K., & DeNoyer, J. L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*, 170(4), 807–818. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01712.x>
- Pringle**, E. G., Adams, R. I., Broadbent, E., Busby, P. E., Donatti, C. I., Kurten, E. L., ... Dirzo, R. (2011). Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica*, 43(3), 299–308. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00697.x>
- Pulido-Rodríguez**, E., López-Camacho, R., Tórres, J., Velasco, E., & Salgado-Negret, B. (2020). Traits and trade-offs of wood anatomy between trunks and branches in tropical dry forest species. *Trees - Structure and Function*, 34(2), 497–505. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01931-5>
- Rangel-Ch**, J. O., & Velázquez, A. (1997). Métodos de Estudio de la Vegetación. In J. O. Rangel-Ch, P. Lowey, & M. Aguilar (Eds.), *Colombia Diversidad Biotica II* (Colombia., p. 378). <https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- Reich**, P. B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

- Rodriguez-Zaccaro**, F. D., & Groover, A. (2019). Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought. *Plants, People, Planet*, 1(4), 346–355. <https://doi.org/10.1002/ppp3.29>
- Salgado-Negret**, B., Perez, F., Markesteijn, L., Jimenez, M., & Armesto, J. J. (2013). Diverging drought-tolerance strategies explain tree species distribution along a fog-dependent moisture gradient in a temperate rain forest. *Oecologia*, 173(3), 11. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2650-7>
- Salgado Negret**, B. (2015). *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.10>
- Salleo**, S., Lo Gullo, M. A., Trifilò, P., & Nardini, A. (2004). New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell and Environment*, 27(8), 1065–1076. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01211.x>
- Scholz**, A., Klepsch, M., Karimi, Z., Jansen, S., Stephan, D., & Torres-ruiz, J. M. (2013). How to quantify conduits in wood?, 4(March), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00056>
- Scholz**, F. G., Phillips, N. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., & Goldstein, G. (2011). Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size, 341–361. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3>
- Skelton**, R. P., West, A. G., & Dawson, T. E. (2015). Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(18), 5744–5749. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503376112>
- Sperry**, J. S., Hacke, U. G., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490–1500. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1490>
- ter Steege**, H., Pitman, N. C. A., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., ... Vásquez, R. (2006). Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443(7110), 444–447. <https://doi.org/10.1038/nature05134>
- Tixier**, A., Herbette, S., Jansen, S., Capron, M., Tordjeman, P., Cochard, H., & Badel, E. (2014). Modelling the mechanical behaviour of pit membranes in bordered pits with respect to cavitation resistance in angiosperms. *Annals of Botany*, 114(2), 325–334. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu109>
- Tng**, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Ishida, Y. F., Mencuccini, M., Lloyd, J., Laurance, W. F., & Laurance, S. G. W. (2018). Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. *Ecology and Evolution*, 8(24), ece3.4601. <https://doi.org/10.1002/ece3.4601>
- Tyree**, M., & Ewers, F. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(34), 345–360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x>

- Tyree**, Melvin T., & Zimmermann, M. H. (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Tyree**, Melvin Thomas, Salleo, S., Nardini, A., Lo Gullo, M. A., & Mosca, R. (1999). Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? *Plant Physiology*, 120(1), 11–21. <https://doi.org/10.1104/pp.120.1.11>
- Valladares**, F., & Sánchez-Gómez, D. (2006). Ecophysiological Traits Associated with Drought in Mediterranean Tree Seedlings: Individual Responses versus Interspecific Trends in Eleven Species. *Plant Biology*, 8(5), 688–697. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924107>
- Vargas**, R. R., Troncoso, A. J., Tapia, D. H., Olivares-Donoso, R., & Niemeyer, H. M. (2005). Behavioural differences during host selection between alate virginoparae of generalist and tobacco-specialist *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 116(1), 43–53. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00311.x>
- Wheeler**, E. A., Baas, P., & Gasson, P. E. (2007). IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal*, 37(4), 517–615. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160151>
- Wheeler**, E. A., Baas, P., & Rodgers, S. (2007). Variations In Dieot Wood Anatomy: A Global Analysis Based on the Insidewood Database. *IAWA Journal*, 28(3), 229–258. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001638>
- Yeung**, E. C. T., Stasolla, C., Sumner, M. J., & Huang, B. Q. (2015). Plant microtechniques and protocols. *Plant Microtechniques and Protocols*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-19944-3>
- Zanne**, A. E., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Arnold, S. E. J., & Coomes, D. A. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97(2), 207–215. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900178>
- Zheng**, J., & Martínez-Cabrera, H. I. (2013). Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany*, 112(5), 927–935. <https://doi.org/10.1093/aob/mct153>
- Zweifel**, R., Item, H., & Häslner, R. (2000). Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees - Structure and Function*, 15(1), 50–57. <https://doi.org/10.1007/s004680000072>

10 ANEXOS

Anexo 1. Total de especies por parcela, familia botánica y número total de individuos de cada una dentro de cada parcela de 1 ha.

Parcela	Familia	Especie	Número de Individuos
Cardonal Loma	Achariaceae	Mayna_odorata	432
Cardonal Loma	Anacardiaceae	Astronium_graveolens	140
Cardonal Loma	Apocynaceae	Aspidosperma_polyneuron	199
Cardonal Loma	Leguminosae	Machaerium_capote	140
Cardonal Loma	Leguminosae	Pterocarpus_rohrii	130
Cardonal Loma	Leguminosae	Swartzia trianae	120
Cardonal Loma	Meliaceae	Trichillia_carinata	178
Cardonal Loma	Meliaceae	Trichillia_oligofoliolata	755
Cardonal Loma	Meliaceae	Trichillia_pallida	101
Cardonal Loma	Myrtaceae	Eugenia_procera	89
Cardonal Loma	Polygonaceae	Coccoloba_obovata	35
Cardonal Loma	Salicaceae	Casearia_sylvestris	104
Cardonal Plana	Achatocarpaceae	Achatocarpus_nigricans	64
Cardonal Plana	Annonaceae	Oxandra_espintana	311
Cardonal Plana	Boraginaceae	Cordia_gerascanthus	252
Cardonal Plana	Lecythidaceae	Gustavia_sp1	199
Cardonal Plana	Meliaceae	Trichillia_carinata	195
Cardonal Plana	Meliaceae	Trichillia_oligofoliolata	51
Cardonal Plana	Meliaceae	Trichillia_pallida	51
Cardonal Plana	Polygonaceae	Triplaris_melaenodendron	146
Cardonal Plana	Rhamnaceae	Ziziphus_strychnifolia	38
Cardonal Plana	Rubiaceae	Simira_cordifolia	140

Cardonal Plana	Salicaceae	Casearia_sylvestris	23
Cotove	Achatocarpaceae	Achatocarpus_nigricans	7
Cotove	Anacardiaceae	Astronium_graveolens	78
Cotove	Apocynaceae	Mandevilla sp.	87
Cotove	Burseraceae	Bursera_simaruba	45
Cotove	Leguminosae	Leucaena_leucocephala	38
Cotove	Leguminosae	Machaerium_microphyllum	8
Cotove	Malpighiaceae	Bunchosia_armeniaca	6
Cotove	Malpighiaceae	Malpighia_glabra	39
Cotove	Malvaceae	Ceiba_pentandra	4
Cotove	Nyctaginaceae	Pisonia_aculeata	30
Cotove	Phyllanthaceae	Phyllanthus_botryanthus	107
Cotove	Rutaceae	Amyris_pinnata	6
Cotove	Rutaceae	Zanthoxylum_fagara	50
Cotove	Rutaceae	Zanthoxylum_lenticulare	52
Cotove	Rutaceae	Zanthoxylum_schreberi	39
Cotove	Sapindaceae	Melicoccus_bijugatus	433
Taminango	Bignoniaceae	Handroanthus_chrysanthus	1499
Taminango	Burseraceae	Bursera_tomentosa	9
Taminango	Capparaceae	Capparis_amplissima	13
Taminango	Erythroxylaceae	Erythroxylum_jaimei	1
Taminango	Leguminosae	Acacia_pennatula	1
Taminango	Leguminosae	Caesalpinia_andreana	11
Taminango	Leguminosae	Senna_obtusifolia	3
Taminango	Rutaceae	Zanthoxylum_fagara	60
Taminango	Verbenaceae	Lippia_organoides	4
Vinculo	Achatocarpaceae	Achatocarpus_nigricans	24

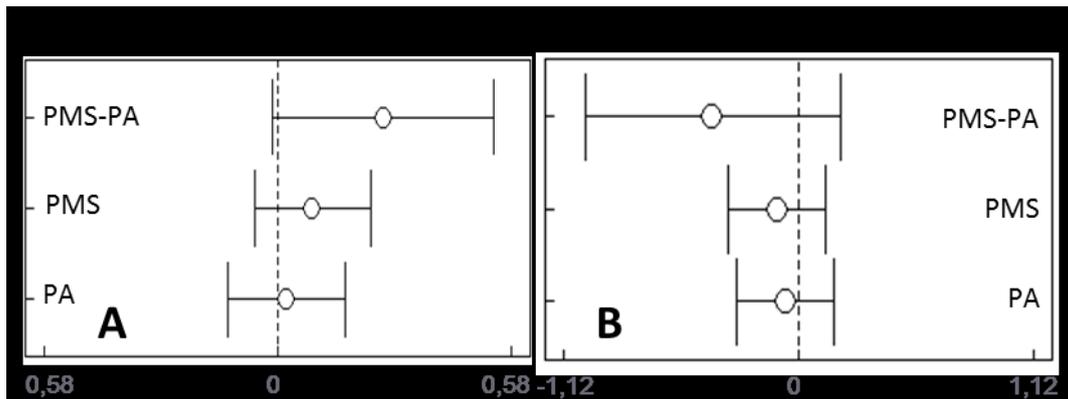
Vinculo	Fabaceae	Machaerium_capote	82
Vinculo	Fabaceae	Pithecellobium_lanceolatum	127
Vinculo	Lauraceae	Ocotea_veraguensis	159
Vinculo	Malpighiaceae	Bunchosia_pseudonitida	61
Vinculo	Malvaceae	Guazuma_ulmifolia	39
Vinculo	Moraceae	Brosimum_alicastrum	121
Vinculo	Moraceae	Sorocea_trophoides	159
Vinculo	Myrtaceae	Eugenia_procera	1120
Vinculo	Nyctaginaceae	Guapira_sp1	275
Vinculo	Rutaceae	Amyris_pinnata	164
Vinculo	Rutaceae	Zanthoxylum_schreberi	147

Anexo 2. Forma de medición de los rasgos funcionales de la madera adaptado de Wheeler et al., (2007) y Scholz et al., (2013).

Rasgo	Forma de medición
Densidad de vasos	Cantidad de poros por mm ² , se toman mediciones a lo largo de la rama que van desde el centro de la rama hasta la corteza, con el fin de tomar toda la variación de la densidad de vasos
Longitud de vasos	Se toma en el desfibrado, y su medición se realiza en la longitud total del vaso.
Diámetro de vasos	Se mide la parte más ancha del diámetro tangencial del vaso, excluyendo la pared celular del vaso.
Diámetro de punteaduras	Se determina mediante la medición del diámetro horizontal y vertical de la cámara de las punteaduras y sólo es aplicable a las de tipo alternas y opuestas
Ancho de radios	Se mide la longitud del número de células presente en la parte más ancha del radio visto el plano tangencial.
Longitud de radios	Es la distancia vertical que existe desde el extremo superior del radio hasta su extremo inferior cuando es observado en sección tangencial
Longitud de fibras	Se toma en el desfibrado y su medición es la longitud total de la fibra, de punta a punta del elemento celular.
Grosor de fibras	Es la medición de la pared celular de la fibra en su parte tangencial a los radios. Se realiza observando el plano transversal
Lumen de fibras	Se mide la parte más ancha del diámetro tangencial de la fibra, excluyendo la pared celular del.

Densidad de madera	Es el resultado del cociente entre la masa de madera seca en estufa, dividido por su volumen seco en estufa
Contenido de humedad	Se estima como el cociente del volumen verde de la madera menos el volumen seco y el volumen verde por el volumen seco

Anexo 3. Resultados de los Modelos lineales mixtos. A) diámetro de vasos; B) densidad de vasos y su relación con las variables de sequía PMS (precipitación en los meses) y PA (precipitación media anual). Puntos blancos muestran que no existen diferencias significativas entre los modelos, Longitud de los bigotes muestran varianza de los datos. Puntos hacia la izquierda o negativos muestran relación negativa del rasgo con las variables. Puntos hacia la derecha o positivos muestran relación positiva de los rasgos con las variables.



Anexo 4. Datos medios de los 11(once) rasgos funcionales de la madera dentro de cada parcela y por especies.

Parcela	Precipitacion Media Anual	Precipitacion en los Meses Mas Secos	Especie	Diametro de Punteaduras	Longitud de Vasos	Diametro de Vasos	Densidad de Vasos	Longitud de Radios	Ancho de Radios
Taminango	721	52,37	Acacia_pennatula	6,985	226,648	86,769	23,778	277,120	23,751
Taminango	721	52,37	Bursera_tomentosa	7,174	268,328	71,125	47,056	211,283	23,250
Taminango	721	52,37	Caesalpinia_andreana	6,379	210,993	56,386	76,467	208,248	15,651
Taminango	721	52,37	Capparis_amplissima	2,886	159,943	53,429	69,233	167,814	14,400
Taminango	721	52,37	Erythroxylum_jaimei	3,962	261,544	27,351	103,500	254,852	20,195
Taminango	721	52,37	Handroanthus_chrysanthus	7,255	187,378	47,816	110,667	116,325	12,610
Taminango	721	52,37	Lippia_origanoides	4,087	165,868	43,680	164,450	295,726	22,281
Taminango	721	52,37	Senna_obtusifolia	6,244	195,115	58,765	61,500	228,577	17,016
Taminango	721	52,37	Zanthoxylum_fagara	4,054	222,278	40,451	143,700	265,837	22,607
Vinculo	1192	168,5	Achatocarpus_nigricans	2,175	302,426	39,712	87,600	405,378	14,598
Vinculo	1192	168,5	Amyris_pinnata	4,897	262,170	35,568	99,720	184,224	9,444
Vinculo	1192	168,5	Brosimum_alicastrum	5,676	272,818	58,423	41,867	393,045	22,456
Vinculo	1192	168,5	Bunchosia_pseudonitida	3,753	231,966	37,028	57,440	312,332	25,116
Vinculo	1192	168,5	Eugenia_procera	3,467	315,445	28,739	115,160	160,108	16,124
Vinculo	1192	168,5	Guapira_sp1	4,053	162,663	52,698	33,400	239,089	13,794
Vinculo	1192	168,5	Guazuma_ulmifolia	4,253	261,943	75,458	33,600	769,353	39,738
Vinculo	1192	168,5	Machaerium_capote	7,052	152,177	71,009	21,900	153,563	21,459
Vinculo	1192	168,5	Ocotea_veraguensis	8,603	337,414	59,922	53,400	309,353	27,079
Vinculo	1192	168,5	Pithecellobium_lanceolatum	6,252	211,884	82,637	30,880	149,845	9,511
Vinculo	1192	168,5	Sorocea_trophoides	7,372	281,036	57,464	40,300	265,372	17,010
Vinculo	1192	168,5	Zanthoxylum_schreberi	3,811	274,504	47,876	97,700	230,701	15,282
Cotove	1193	112,71	Achatocarpus_nigricans	2,278	282,148	41,695	94,333	383,322	19,996
Cotove	1193	112,71	Amyris_pinnata	4,582	279,042	38,142	170,899	164,522	16,812
Cotove	1193	112,71	Astronium_graveolens	7,381	253,871	67,621	35,969	229,385	14,816

Parcela	Precipitacion Media Anual	Precipitacion en los Meses Mas Secos	Especie	Diametro de Punteaduras	Longitud de Vasos	Diametro de Vasos	Densidad de Vasos	Longitud de Radios	Ancho de Radios
Cotove	1193	112,71	Bunchosia_armeniaca	3,797	284,919	40,044	109,808	279,906	25,272
Cotove	1193	112,71	Bursera_simaruba	7,891	327,495	67,440	63,442	234,426	30,784
Cotove	1193	112,71	Ceiba_pentandra	7,047	292,504	114,618	9,458	835,956	89,848
Cotove	1193	112,71	Leucaena_leucocephala	6,375	267,514	92,950	11,333	230,060	14,354
Cotove	1193	112,71	Machaerium_microphyllum	6,154	235,404	93,995	10,917	187,335	15,803
Cotove	1193	112,71	Malpighia_glabra	3,625	244,336	39,311	97,844	184,745	18,675
Cotove	1193	112,71	Mandevilla	4,528	339,958	84,087	57,722	301,280	25,166
Cotove	1193	112,71	Melicoccus_bijugatus	5,471	250,575	72,582	28,889	231,405	18,689
Cotove	1193	112,71	Phyllanthus_botryanthus	4,227	334,373	35,019	191,500	515,604	35,297
Cotove	1193	112,71	Pisonia_aculeata	4,708	157,170	60,734	20,125	145,130	17,653
Cotove	1193	112,71	Zanthoxylum_fagara	3,729	262,777	49,764	57,625	254,277	27,254
Cotove	1193	112,71	Zanthoxylum_lenticulare	4,070	249,932	55,804	79,796	213,380	27,106
Cotove	1193	112,71	Zanthoxylum_schreberi	3,782	284,389	43,454	113,892	190,526	12,683
Cardonal Plana	1505	227,79	Achatocarpus_nigricans	2,310	328,202	56,501	34,075	343,328	20,410
Cardonal Plana	1505	227,79	Casearia_sylvestris	5,468	271,108	88,059	10,375	430,160	38,124
Cardonal Plana	1505	227,79	Cordia_gerascanthus	5,095	303,604	82,394	30,958	588,418	65,035
Cardonal Plana	1505	227,79	Gustavia_sp1	3,176	412,686	45,244	125,573	397,801	23,492
Cardonal Plana	1505	227,79	Oxandra_espintana	2,974	465,118	45,386	101,350	449,189	31,753
Cardonal Plana	1505	227,79	Simira_cordifolia	3,891	586,549	54,336	104,250	524,374	41,718
Cardonal Plana	1505	227,79	Trichillia_carinata	3,509	384,315	37,339	219,167	491,138	33,558
Cardonal Plana	1505	227,79	Trichillia_oligofoliolata	2,840	387,862	42,278	75,556	372,253	21,879
Cardonal Plana	1505	227,79	Trichillia_pallida	2,660	340,492	41,729	66,833	422,613	24,077
Cardonal Plana	1505	227,79	Triplaris_melaenodendron	5,254	303,311	70,231	14,875	159,546	13,039
Cardonal Plana	1505	227,79	Ziziphus_strychnifolia	6,874	310,954	95,311	12,500	393,951	31,883

Parcela	Precipitacion Media Anual	Precipitacion en los Meses Mas Secos	Especie	Diametro de Punteaduras	Longitud de Vasos	Diametro de Vasos	Densidad de Vasos	Longitud de Radios	Ancho de Radios
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Aspidosperma_polyneuron</i>	3,405	406,357	48,602	113,967	240,021	25,095
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Astronium_graveolens</i>	3,967	311,051	86,667	11,236	236,027	32,168
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Casearia_sylvestris</i>	2,707	591,451	32,693	138,722	380,594	28,544
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Coccoloba_obovata</i>	3,975	332,587	49,936	46,250	211,139	23,275
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Eugenia_procera</i>	3,594	371,791	36,130	169,733	212,702	25,868
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Machaerium_capote</i>	7,350	299,737	90,971	6,467	144,978	25,976
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Mayna_odorata</i>	5,641	580,599	34,662	173,267	776,928	54,314
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Pterocarpus_rohrii</i>	6,375	303,681	74,261	15,200	163,273	10,560
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Swartzia trianae</i>	3,792	248,372	61,906	12,583	164,343	16,721
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Trichillia_carinata</i>	2,877	383,186	32,871	218,875	460,624	33,497
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Trichillia_oligofoliolata</i>	2,628	392,366	39,720	67,067	247,892	20,039
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Trichillia_pallida</i>	4,351	342,306	41,464	80,056	212,850	12,407

Parcela	Precipitacion Media Anual	Precipitacion en los Meses Mas Secos	Especie	Densidad de Madera	Grosos de Fibras	Lumen de Fibras	Longitud de Fibras	Contenido de Humedad
Taminango	721	52,37	Acacia_pennatula	0,673	2,246	8,434	788,504	22,2
Taminango	721	52,37	Bursera_tomentosa	0,450	1,983	19,242	551,389	14,1
Taminango	721	52,37	Caesalpinia_andreana	0,822	2,361	7,552	657,026	19,5
Taminango	721	52,37	Capparis_amplissima	0,732	2,360	8,046	412,527	24,4
Taminango	721	52,37	Erythroxylum_jaimeii	0,950	2,697	4,098	919,713	21,3
Taminango	721	52,37	Handroanthus_chrysanthus	0,792	3,596	2,749	665,132	20,8
Taminango	721	52,37	Lippia_organoides	0,900	3,746	4,444	574,582	19,9
Taminango	721	52,37	Senna_obtusifolia	0,760	2,426	9,031	531,350	19,9
Taminango	721	52,37	Zanthoxylum_fagara	0,810	2,258	6,779	661,626	21,1
Vinculo	1192	168,5	Achatocarpus_nigricans	0,647	3,703	8,392	715,257	20,7
Vinculo	1192	168,5	Amyris_pinnata	0,686	2,261	4,538	514,313	15,5
Vinculo	1192	168,5	Brosimum_alicastrum	0,665	2,555	4,767	751,278	15,7
Vinculo	1192	168,5	Bunchosia_pseudonitida	0,848	3,302	4,824	701,761	17,3
Vinculo	1192	168,5	Eugenia_procera	0,868	3,612	4,669	778,532	17,0
Vinculo	1192	168,5	Guapira_sp1	0,573	3,967	6,245	536,645	16,4
Vinculo	1192	168,5	Guazuma_ulmifolia	0,377	3,104	6,892	765,399	29,6
Vinculo	1192	168,5	Machaerium_capote	0,669	2,786	4,676	592,623	16,9
Vinculo	1192	168,5	Ocotea_veraguensis	0,625	2,976	7,383	744,465	13,4
Vinculo	1192	168,5	Pithecellobium_lanceolatum	0,535	3,337	5,427	655,564	16,2
Vinculo	1192	168,5	Sorocea_trophoides	0,633	3,169	6,967	732,568	19,6
Vinculo	1192	168,5	Zanthoxylum_schreberi	0,667	2,569	7,000	723,501	17,5
Cotove	1193	112,71	Achatocarpus_nigricans	0,633	2,054	8,167	629,708	50,9
Cotove	1193	112,71	Amyris_pinnata	0,723	1,845	5,620	580,302	19,0

Parcela	Precipitacion Media Anual	Precipitacion en los Meses Mas Secos	Especie	Densidad de Madera	Grosos de Fibras	Lumen de Fibras	Longitud de Fibras	Contenido de Humedad
Cotove	1193	112,71	<i>Astronium_graveolens</i>	0,498	1,399	8,651	550,767	23,1
Cotove	1193	112,71	<i>Bunchosia_armeniaca</i>	0,790	2,256	6,301	657,618	23,2
Cotove	1193	112,71	<i>Bursera_simaruba</i>	0,336	1,770	13,272	698,474	31,5
Cotove	1193	112,71	<i>Ceiba_pentandra</i>	0,325	1,787	14,613	890,646	25,6
Cotove	1193	112,71	<i>Leucaena_leucocephala</i>	0,450	1,435	11,169	703,931	25,2
Cotove	1193	112,71	<i>Machaerium_microphyllum</i>	0,520	1,980	7,159	572,151	29,9
Cotove	1193	112,71	<i>Malpighia_glabra</i>	0,715	1,913	5,934	547,942	24,9
Cotove	1193	112,71	<i>Mandevilla</i>	0,477	1,749	7,007	672,749	39,5
Cotove	1193	112,71	<i>Melicoccus_bijugatus</i>	0,714	1,749	4,574	822,997	31,9
Cotove	1193	112,71	<i>Phyllanthus_botryanthus</i>	0,850	2,277	5,720	647,082	38,8
Cotove	1193	112,71	<i>Pisonia_aculeata</i>	0,470	2,424	9,858	544,589	47,1
Cotove	1193	112,71	<i>Zanthoxylum_fagara</i>	0,730	1,900	5,862	595,829	25,6
Cotove	1193	112,71	<i>Zanthoxylum_lenticulare</i>	0,574	1,923	8,648	600,414	33,0
Cotove	1193	112,71	<i>Zanthoxylum_schreberi</i>	0,604	1,684	7,216	687,210	28,2
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Achatocarpus_nigricans</i>	0,760	2,526	8,562	882,639	38,5
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Casearia_sylvestris</i>	0,803	1,950	6,626	1138,930	13,3
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Cordia_gerascanthus</i>	0,690	2,661	7,999	987,507	13,8
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Gustavia_sp1</i>	0,773	4,093	10,678	1156,780	19,5
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Oxandra_espintana</i>	0,908	3,250	3,195	979,629	27,7
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Simira_cordifolia</i>	0,798	5,833	6,470	1334,248	25,4
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Trichillia_carinata</i>	0,925	3,902	3,854	873,774	23,4
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Trichillia_oligofoliolata</i>	1,020	2,732	2,794	723,467	15,1
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Trichillia_pallida</i>	0,728	2,826	5,396	983,075	10,5

Parcela	Precipitacion Media Anual	Precipitacion en los Meses Mas Secos	Especie	Densidad de Madera	Grosos de Fibras	Lumen de Fibras	Longitud de Fibras	Contenido de Humedad
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Triplaris_melaenodendron</i>	0,725	2,546	11,097	1068,672	11,9
Cardonal Plana	1505	227,79	<i>Ziziphus_strychnifolia</i>	0,760	2,783	4,536	1073,119	24,3
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Aspidosperma_polyneuron</i>	0,914	5,715	5,376	1300,411	18,0
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Astronium_graveolens</i>	1,038	2,049	12,052	941,812	6,4
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Casearia_sylvestris</i>	0,853	4,300	4,993	919,969	15,6
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Coccoloba_obovata</i>	0,968	5,074	9,294	889,802	14,7
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Eugenia_procera</i>	0,894	4,982	4,018	745,325	15,0
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Machaerium_capote</i>	0,862	2,344	8,942	1124,359	22,3
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Mayna_odorata</i>	0,770	5,260	7,834	1030,509	16,8
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Pterocarpus_rohrii</i>	0,596	2,435	13,736	1147,079	14,0
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Swartzia trianae</i>	0,665	4,158	4,489	772,554	13,4
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Trichillia_carinata</i>	1,015	4,504	6,050	872,759	19,7
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Trichillia_oligofoliolata</i>	0,986	3,378	3,482	715,856	12,5
Cardonal Loma	1541	222,54	<i>Trichillia_pallida</i>	0,930	3,828	5,836	914,000	15,3