

**EFFECTO DE ESPECIES CON POTENCIAL INVASOR EN PROCESOS DE
REGULACIÓN HÍDRICA DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA SECO TROPICAL**

MAESTRÍA EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES**

MARIBEL YESENIA VASQUEZ VALDERRAMA

RENÉ LÓPEZ CAMACHO Ph.D. (c)

MARIA PIEDAD BAPTISTE M.Sc.

2016

NOTA DE ACEPTACIÓN

Director

Jurado

Jurado

Bogotá D.C. Día _____ Mes _____ Año _____

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	4
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN GENERAL	7
Marco referencial	7
<i>Invasiones biológicas</i>	7
<i>Características y/o rasgos de plantas invasoras</i>	8
<i>Casos de estudio de especies de plantas con potencial invasivo</i>	9
<i>Regulación hídrica y rasgos funcionales asociados</i>	10
Justificación	11
Problema de investigación	12
Objetivo general	14
Objetivos específicos	14
CAPÍTULO 1	15
RESUMEN	15
ABSTRACT	17
INTRODUCCIÓN	18
MÉTODOS	22
Área de estudio	22
Especies con potencial invasor	24
Unidades de muestreo	25
Rasgos funcionales	25
Procesos de regulación hídrica	26
Análisis de datos	28
RESULTADOS	28
Estrategias funcionales de especies nativas e invasoras	28
Variación de procesos hidráulicos entre tipos de cobertura y épocas	31
Relación entre los rasgos funcionales y la diversidad funcional sobre cuatro procesos de regulación hídrica en suelos	32
DISCUSIÓN	34
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	39
AGRADECIMIENTOS	40
BIBLIOGRAFIA	40
ANEXOS	51

RESUMEN

En Colombia cerca del 90% del bosque seco ha desaparecido por efectos antrópicos. Esto se traduce en la pérdida de los procesos ecológicos de este ecosistema y la predominancia de áreas con suelos degradados y procesos de invasión biológica activos. Para analizar el efecto de las especies de plantas con potencial invasor sobre los procesos de regulación hídrica del suelo, se evaluaron las relaciones entre la estructura y la diversidad funcional de la comunidad plantas con cuatro procesos de regulación hídrica en un ecosistema seco, en áreas que difieren en el nivel de degradación y para dos épocas climáticas. Se encontraron diferencias significativas entre los rasgos hidráulicos de las plantas, mientras que las especies nativas presentaron rasgos funcionales relacionados con una mayor seguridad hidráulica y menor eficiencia hidráulica, las especies con potencial invasor exhibieron rasgos opuestos. Los procesos hídricos del suelo, relacionados con la infiltración y la conductividad hidráulica no presentaron diferencias significativas entre las zonas y ni épocas climáticas. En contraste, los procesos de compactación y humedad difirieron significativamente entre las zonas y épocas climáticas, donde las coberturas de bosque presentaron los mayores valores de humedad y los menores niveles de compactación para las dos épocas. Mayores niveles de infiltración durante la época lluviosa se relacionaron positivamente con mayores valores de área foliar y la altura máxima, correspondientes a especies nativas. Mayores valores de humedad volumétrica se asociaron positivamente con una estructura y diversidad funcional de especies conservadoras en épocas secas, es decir sitios con mayores niveles de infiltración, están dominados por especies nativas con mayor seguridad hidráulica y menor eficiencia hidráulica. Los resultados indican que si bien en las áreas dominadas por especies con potencial invasor no alcanzan los niveles de funcionalidad de un bosque, si muestran un mejor comportamiento en los procesos hidráulicos respecto las zonas degradadas. Se discuten las implicaciones de los resultados para la conservación de este ecosistema.

ABSTRACT

In Colombia ~ 90% of dry tropical forest has been disappear due to antropogenic disturbances. It generates ecological processes loss, degraded soils and biological invasive events. To assess how potential invasive plant species impact hydric processes in soils, we evaluate associations between structural and functional diversity, and four hydric processes in soils of a dry ecosystem site, during two climatic periods and different disturbance levels. We found significant differences between hydraulic functional traits of plant species. While, native tree species showed conservative functional traits, related to high hydraulic safety and low hydraulic efficiency, exotic plant species presented opposing traits. Soil hydric processes, related to soil infiltration and soils hydraulic conductivity, do not showed significant differences between sites neither climatic periods. In contrast, soil compaction and soil moisture differ between sites and climatic periods, where dry forest showed higher soil moisture and lower soil compaction values during climatic periods. Higher soil infiltration values, during rain period, was associated to functional structure of traits with higher leaf area and maximum height, commonly in native trees species. Soil moisture were positively related to functional structure and diversity of conservative species. It means that sites with higher infiltration levels are mainly dominated by native plant species with high hydraulic safety but low hydraulic efficiency. Our results suggest even though sites dominated by exotic plants have not showed functional structure and diversity such as dry forest, those sites increase hydric soil processes compared to degraded soils sites. We discuss our results and their conservation implications for tropical dry forest

LISTA FIGURAS

Figura 1. Área de estudio, municipio de Beltrán Cundinamarca.....	23
Figura 2. Zonificación de las zona de estudio a partir de la humedad volumétrica.....	27
Figura 3. Comparación de rasgos funcionales entre especies nativas y con potencial invasor.....	29
Figura 4. Agrupación de las especies nativas y con potencial invasor a partir de los rasgos funcionales.....	30
Figura 5. Procesos de regulación hídrica de suelos.....	32
Figura 6. Relación entre el CWM (media ponderada de la comunidad) de los rasgos funcionales y procesos de regulación hídrica en el suelo.....	33
Figura 7. Relación de la diversidad funcional y procesos de regulación hídrica.....	34

INTRODUCCIÓN GENERAL

Marco referencial

Invasiones biológicas.

Las invasiones biológicas no son un fenómeno extraño en la naturaleza (Zilletei & Capdevila, 2003), ya que ocurre desde épocas muy remotas encontrando como principal aliado en el proceso al hombre. La mayor causa de las invasión ha estado ligada al desarrollo económico principalmente por la capacidad de invasión de las especies exóticas frente a las nativas (Castro-Díez *et al.*, 2004; Sarasola *et al.*, 2006).

Una especie exótica invasora es una especie cuya introducción y / o propagación fuera de su hábitat natural amenaza la diversidad biológica (CBD 2016). Es decir que todas las especies pueden convertirse en invasoras en ecosistemas que generen condiciones adecuadas para su establecimiento y en donde amenacen la biodiversidad? (UICN, 1999; Gutiérrez, 2006). La invasión del hábitat o ecosistema (características del hábitat o ecosistema que lo hacen vulnerable a la invasión); (Richardson & Pysek, 2012) y la invasividad de la especie (características de la especie que favorece la invasión) determinan el éxito de invasión. La introducción de especies con fines ornamentales, flores hermafroditas, la forma de polinización, antecedentes de invasión en otros sitios, son parámetros que aportan a la invasión de especies (Milbau & Stout, 2008).

El proceso de invasión se inicia desde el momento en que se transporta determinada especie a un área nueva, hasta que adquiere características invasivas. Según Castro-Díez *et al.* (2004) y Gutiérrez (2006) ocurren las siguientes etapas; i) Importación (en cautiverio de su entorno natural a un país o área nueva), ii) Introducción (cuando es liberado, escapa o vive en un medio natural), iii) Establecimiento (cuando constituye una población reproductora en el medio natural) y iv) Plaga o invasora (cuando ejerce un fuerte impacto negativo en su hábitat).

Características y/o rasgos de plantas invasoras

Parte del desafío de predecir y manejar la invasividad, radica en el hecho de que aunque pueden haber múltiples estrategias exitosas que permitan a las especies tener éxito en su nuevo entorno, hay un pequeño conjunto de rasgos que parecen ser fuertes predictores universales de la invasión de plantas en todas las regiones, biomas y formas de crecimiento de las plantas (Herron *et al.*, 2007). Adicionalmente existen diferentes combinaciones de rasgos que permiten una invasión exitosa de especies exóticas con respecto a las nativas en la misma zona geográfica (Herron *et al.*, 2007). La capacidad invasiva de una especie puede presentarse en áreas con características ambientales similares, en donde las presiones por deforestación, expansión de la frontera agrícola y cambios en condiciones climáticas, contribuyen a favorecer las condiciones ideales para una invasión (Baptiste *et al.*, 2010).

Las características que han sido referenciadas en otros estudios para predecir la invasividad de plantas son producir gran número de semillas, tolerancia a disturbios antrópicos, generación de banco de semillas con buena latencia, buena capacidad de rebrote y capacidad de formar rodales densos (Pysek & Richardson, 2007; Baptiste *et al.*, 2010), adicionalmente especies de mayor distribución natural y amplios rangos de distribución altitudinal muestran una tolerancia mayor en diferentes condiciones ambientales y mayor probabilidad de convertirse en invasora (Herron *et al.*, 2007; Gallagher *et al.*, 2011),

Las especies exóticas con potencial invasor tienden a presentar características similares a las especies adquisitivas, como mayor área foliar específica, hojas más grandes, hojas delgadas, mayor crecimiento, menor densidad de la madera y mayor producción de biomasa (Tecco *et al.*, 2009). También plantas con grandes tasas de crecimiento y dispersión por el viento son características de especies invasoras (Herron *et al.*, 2007).

En comparaciones de algunos rasgos de las especies invasoras con las nativas, no se ha encontrado diferencias entre ellas, como es el caso del estudio realizado por Furey *et al.* (2013), donde no se observaron diferencias entre la tasa de descomposición de especies herbáceas nativas e invasoras. Sin embargo, en el estudio de Molina-Montenegro *et al.* (2001), donde se compararon especies exóticas e invasoras de la misma familia, concluyen que una altura mayor en plantas, pequeño tamaño de la semilla, forma de vida anual y tipos de semillas contribuyen a la dispersión y naturalización de especies exóticas.

Casos de estudio de especies de plantas con potencial invasivo

La familia Fabaceae (Leguminosa) presenta especies tanto nativas como exóticas que muestran características similares en cuanto a dispersión, sin embargo se cree que las invasoras pueden romper la estructura del ecosistema (Molina-Montenegro *et al.*, 2001), en estudios relacionados con el género *Acacia* en Australia, se encontraron diferencias entre las Acacias nativas e invasoras, principalmente en alturas, ya que plantas más altas tienen ventajas en los recursos limitados sobre las plantas vecinas (Moles *et al.*, 2009). Sin embargo *Acacia* presenta mayor forraje y comportamiento en época húmeda (Sánchez *et al.*, 2004).

Un alto porcentaje de especies fueron introducidas en distintos ecosistemas (de manera antrópica) con el objetivo de aportar a mejoras en el medio natural. Un ejemplo claro de este aspecto es el estudiado por Carvalho *et al.* (2000) con *Acacia mangium*, especie exótica para Brasil, implementada desde los años 70 con el fin de recuperar los suelos degradados con resultados positivos frente al objetivo planteado. La especie adquirió una gran importancia en algunos sistemas agrosilvoforestales por las bondades que presenta en cuanto a la fijación de nitrógeno y aporte de biomasa (Balieiro *et al.*, 2003). No obstante Attias *et al.* (2009) menciona que en la actualidad *A. mangium* es considerada una especie invasora que se encuentra compitiendo con especies nativas por espacio, impidiendo el desarrollo y crecimiento de

semillas de otras especies por presentar características alelopáticas y además puede estar causando desequilibrios hídricos en áreas ribereñas.

Se ha estudiado el efecto de *Prosopis juliflora* sobre un cultivo de *Aloe vera* en una zona con características climáticas extremas como alta temperatura y estrés hídrico, encontrando que la especie aumenta la fertilidad, disponibilidad de nutrientes y actividad microbiana en comparación a los suelos en plena exposición solar (Aponte *et al.*, 2011). Por otra parte, las especies de *Prosopis* han sido introducidas en diferentes partes del mundo para restauración y forraje en zonas semi áridas, y como resultado actualmente? este género se localiza en los tres continentes principalmente en las regiones más secas (Díaz, 2001; Sánchez *et al.*, 2004). En comparaciones de *P. juliflora* con especies de la misma familia (Acacia), *Prosopis* arroja indicios de tener mayor actividad en estrés hídrico que *Acacia tortuosa*.

El área foliar específica es uno de los rasgos que se ha asociado con el potencial de invasión de las especies y el rasgo más influyente en el crecimiento, facilitando la invasión en ecosistemas perturbados (Tecco *et al.*, 2009). Sin embargo, para el caso de las Acacias no se encuentra diferencias en el área foliar específica entre nativas e invasoras. Del mismo modo en este género no se tiene relación entre el área foliar específica y la invasibilidad de las especies, pero sí se describe que una menor masa de la semilla está más relacionada con la capacidad de invasión de la especie.

Regulación hídrica y rasgos funcionales asociados

En el BS-T los rasgos funcionales determinantes para las plantas son los relacionados directamente con el control de agua y la temperatura tanto en hojas como en fuste además de estrategias de defensa contra la herbivoría (Pizano & García, 2014). Los rasgos foliares se encuentran más relacionados con los servicios a escalas pequeña como la fertilidad en un sitio

específico, mientras que los servicios de escala mayor como la regulación del agua y la regulación del clima se relacionan más a rasgos dosel (Bello *et al.*, 2010).

Los aspectos climáticos, la precipitación, el balance de los componentes del ciclo hidrológico y las características de la vegetación influyen la calidad y la permanencia del agua disponible (Corredor *et al.*, 2012). La regulación de la calidad hídrica se basa en interacciones físicas, químicas y biológicas que se dan en los ecosistemas y que dependen de la diversidad y riqueza de especies que se relacionan con la forma y la dimensión de algunos procesos ecosistémicos (Corredor *et al.*, 2012; MEA, 2003).

Justificación

El bosque seco tropical de Colombia se considera como uno de los tres tipos de ecosistemas más degradados y con pocos relictos que conservan una estructura y composición similar a la original. Así, ha sido fuertemente afectado por procesos agrícolas y de ganadería (IAVH, 1995; IAVH, 1998) con más de 500 años de transformación y uso continuo, donde cerca del 90% de este ecosistema se ha perdido, indicando que se encuentran en un estado crítico con peligro de desaparición (Pizano & García, 2014), modificando los ecosistemas en su composición, estructura y función, afectando su dinámica y la capacidad de estos para proporcionar servicios (MEA, 2005). Además de conservar un bajo porcentaje de cobertura original (8%) (Pizano & García, 2014).

Por otra parte se ha definido que en los BS-T, los procesos y servicios relacionados a la regulación hídrica son esenciales para la presencia, establecimiento, permanencia y reproducción de sus especies vegetales ya que la disponibilidad de agua es el factor limitante en este tipo de bosque por los fuertes periodos de sequía características de este ecosistema (Austin *et al.* 2004; Balvanera, 2012).

A pesar de la gran importancia biológica y ecológica del BST, ha sido poco estudiado y se considera como uno de los ecosistemas menos conocidos frente a los procesos ecológicos que cumplen. Donde de los procesos y servicios ecosistémicos de estabilización de suelo, ciclaje de nutrientes, regulación hídrica y climática no cuentan con información, aspecto clave para permitir la permanencia de este tipo de ecosistema, teniendo en cuenta que actualmente lo que queda de BST se encuentra fragmentado y degradado (Pizano & García, 2014). Adicionalmente, uno de los factores que afectan a estos ecosistemas es la introducción de especies invasoras siendo la segunda causa de pérdida de diversidad (Masciadri *et al.*, 2010).

Es por esto que uno de los objetivos del Plan Nacional de prevención, control y manejo de especies introducidas, trasplantadas e invasoras, propuesto por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Colombia en conformidad con el Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible consiste en promover la investigación y monitoreo de especies introducidas, trasplantadas e invasoras para generar medidas de prevención, control, erradicación y manejo de impactos generados por estas especies (Franco *et al.*, 2011). Para tal fin, han venido apoyando estudios que aporten al conocimiento de especies con potencial invasor, sus características y análisis de rasgos funcionales de estas especies que permitan comprender su relación con la vulnerabilidad de ecosistemas y procesos ecológicos.

Teniendo en cuenta que los estudios que relacionan los rasgos o características de especies con potencial invasor a los procesos o funciones ecológicas de los ecosistemas son pocos y que son fundamentales para la gestión y la toma de decisiones sobre especies con potencial invasor en el Bosque seco, este estudio pretende evaluar la relación entre los procesos ecosistémicos y los rasgos funcionales de las especies, que sirva como lineamiento para los tomadores de decisiones en cuanto a los impactos de especies con potencial invasor en este ecosistema.

Problema de investigación

Las invasiones biológicas se consideran como la segunda causa de pérdida de la biodiversidad a nivel mundial (MEA 2005; Masciadri *et al.*, 2010). Estas generan efectos en la composición y estructura, como reducción de biodiversidad nativa, bien sea por desplazamiento, alelopatías, aislamiento de especies autóctonas y reducción de hábitats (Sarasola *et al.*, 2006). Otro de los grandes efectos de las especies invasoras yace en la función de los ecosistemas. Por ejemplo, se han encontrado efectos en la disponibilidad de recursos (i.e. agua, nutrientes, minerales, luz) y variaciones en las características químicas de los suelos como en el pH. También generan alteraciones fisiológicas a diferentes escalas de análisis y alteraciones en los regímenes de disturbios naturales (Reigosa *et al.* 1984; Vitousek *et al.*, 1996; Dukes & Mooney, 2004; Sarasola *et al.*, 2006; Vilà *et al.*, 2006; Pauchard *et al.*, 2008).

En sistemas transformados o degradados por ganadería, agricultura, tala y minería, la aparición de especies exóticas con potencial invasor es frecuente (Barrera-Cataño *et al.*, 2010). Esto se debe a que las especies exóticas presentan un alto rendimiento en diferentes ambientes de estrés y una alta tolerancia ambiental impulsada por una mayor plasticidad en los rasgos (van Kleunen *et al.*, 2011).

Por lo general, la aparición de especies exóticas con potencial invasivo en ecosistemas degradados se considera como negativo. Sin embargo, debido a que los cambios en la función de los ecosistemas depende tanto de los rasgos de las especies que desaparecen, como de las características o rasgos de las especies que los reemplazan (Suding *et al.*, 2006; Lavorel *et al.* 2007a) en ecosistemas altamente degradados no es claro si necesariamente afecta de manera positiva o negativa. Ribaski & Menezes (2002), evalúan la influencia de *Prosopis juliflora* (una especie que es considerada como invasora en varias regiones de Brasil) sobre la disponibilidad y calidad del pasto Buffel (*Cenchrus ciliaris*) en la región semiárida de Brasil, encontrando un aumento en humedad, fertilidad, materia orgánica, Nitrógeno, Potasio, Fósforo y Calcio del suelo en las zonas cercanas a los individuos de *P. juliflora*.

Igualmente, especies de Leguminosas generalmente pioneras se han introducido en muchos ecosistemas por presentar buenos crecimientos, mejor aprovechamiento de nutrientes y mayor resistencia a condiciones adversas del suelo dentro de las cuales se encuentran especies con problemas de invasión como *Leucaena leucocephala* y *Acacia mangium* (Dias *et al.*, 1995). Es por esto que estudio pretende identificar los impactos que algunas especies con potencial invasor generan sobre los procesos de regulación hídrica de suelos en un ecosistema seco tropical donde el factor limitante para el crecimiento y establecimiento de la vegetación es la disponibilidad de agua (Balvanera, 2012).

Objetivo general

Analizar el efecto de especies de plantas con potencial invasor sobre los procesos de regulación hídrica del suelo de ecosistemas degradados del bosque seco tropical de la Cuenca Media del Rio Magdalena.

Objetivos específicos

- Comparar los rasgos funcionales asociados a la economía hídrica de especies nativas y con potencial invasor en un bosque seco tropical.
- Identificar el efecto de las especies con potencial invasor sobre los procesos de infiltración básica, conductividad hidráulica saturada, resistencia a la penetración y humedad volumétrica del suelo de un bosque seco tropical.
- Determinar cuál es la relación entre los rasgos funcionales y la diversidad funcional de comunidades vegetales de especies nativas y con potencial invasor sobre cuatro procesos de regulación hídrica del suelo en un ecosistema seco tropical.

CAPÍTULO 1.

EFFECTO DE ESPECIES CON POTENCIAL INVASOR SOBRE LOS PROCESOS DE REGULACIÓN HÍDRICA DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA SECO TROPICAL

Maribel Vasquez-V. ¹

René López-C. ²

Maria Piedad Baptiste. ³

Beatriz Salgado-Negret. ⁴

Palabras clave: Beltrán-Cundinamarca, diversidad funcional, compactación de suelos, humedad volumétrica, zona degradada, zona de invasión.

Key words: Beltrán-Cundinamarca, functional diversity, Soil compaction, volumetric humidity, degraded area, invasion area.

RESUMEN

En Colombia cerca del 90% del bosque seco ha desaparecido por efectos antropicos. Esto se traduce en la pérdida de los procesos ecológicos de este ecosistema y la predominancia de áreas con suelos degradados y procesos de invasión biológica activos. Para analizar el efecto de las especies de plantas con potencial invasor sobre los procesos de regulación hídrica del suelo, se evaluaron las relaciones entre la estructura y la diversidad funcional de las plantas con cuatro procesos de regulación hídrica en un ecosistema seco, con diferentes niveles de degradación y para dos épocas climáticas. Se encontraron diferencias significativas entre los rasgos hidráulicos de las plantas. Mientras que las especies nativas presentaron rasgos funcionales relacionados con una mayor seguridad hidráulica y menor eficiencia hidráulica, las especies con potencial invasor exhibieron rasgos opuestos. Los procesos hídricos del suelo, relacionados con la infiltración y la conductividad hidráulica no presentaron diferencias significativas entre las zonas y ni épocas climáticas. En contraste, los procesos de compactación y humedad difirieron

significativamente entre las zonas y épocas climáticas, donde las coberturas de bosque presentaron los mayores valores de humedad y los menores niveles de compactación para las dos épocas. Mayores niveles de infiltración durante la época lluviosa se relacionaron positivamente con mayores valores de la estructura funcional de área foliar y la altura máxima, correspondientes a especies nativas. Mayores valores de humedad volumétrica se asociaron positivamente con una estructura y diversidad funcional de especies conservadoras en épocas secas, es decir sitios con mayores niveles de infiltración, están dominados por especies nativas con mayor seguridad hidráulica y menor eficiencia hidráulica. Los resultados indican que si bien en las áreas dominadas por especies con potencial invasor no alcanzan los niveles de funcionalidad de un bosque, si muestran un mejor comportamiento en los procesos hidráulicos respecto las zonas degradadas. Se discuten las implicaciones de los resultados para la conservación de este ecosistema.

¹ Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. maribel.y.v@gmail.com. Autor encargado de la correspondencia.

² Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. bsalgado@humboldt.org.co.

³ Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. mpbaptiste@humboldt.org.co

⁴ Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. rlopezc@udistrital.edu.co

ABSTRACT

In Colombia ~ 90% of dry tropical forest has been disappear due to antropogenic disturbances. It generates ecological processes loss, degraded soils and biological invasive events. To assess how potential invasive plant species impact hydric processes in soils, we evaluate associations between structural and functional diversity, and four hydric processes in soils of a dry ecosystem site, during two climatic periods and different disturbance levels. We found significant differences between hydraulic functional traits of plant species. While, native tree species showed conservative functional traits, related to high hydraulic safety and low hydraulic efficiency, exotic plant species presented opposing traits. Soil hydric processes, related to soil infiltration and soils hydraulic conductivity, do not showed significant differences between sites neither climatic periods. In contrast, soil compaction and soil moisture differ between sites and climatic periods, where dry forest showed higher soil moisture and lower soil compaction values during climatic periods. Higher soil infiltration values, during rain period, was associated to functional structure of traits with higher leaf area and maximum height, commonly in native trees species. Soil moisture were positively related to functional structure and diversity of conservative species. It means that sites with higher infiltration levels are mainly dominated by native plant species with high hydraulic safety but low hydraulic efficiency. Our results suggest even though sites dominated by exotic plants have not showed functional structure and diversity such as dry forest, those sites increase hydric soil processes compared to degraded soils sites. We discuss our results and their conservation implications for tropical dry forest

¹ Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. maribel.y.v@gmail.com. Autor encargado de la correspondencia.

² Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. bsalgado@humboldt.org.co.

³ Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. mpbaptiste@humboldt.org.co

⁴ Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia. rlopezc@udistrital.edu.co

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas se consideran como la segunda causa de pérdida de la biodiversidad a nivel mundial (Masciadri *et al.*, 2010). En sistemas transformados o degradados por ganadería, agricultura, tala y minería, la aparición de especies exóticas con potencial invasor es frecuente (Barrera-Cataño *et al.*, 2010), principalmente por su alto rendimiento en diferentes ambientes de estrés y mayor tolerancia ambiental (Kleunen *et al.*, 2011). Uno de los ecosistemas más degradados de Colombia, es el bosque seco (BS) que ha sido fuertemente afectado por procesos agrícolas y ganaderos (IAVH, 1995; IAVH, 1998), durante más de 500 años, conservando actualmente tan solo el 8% de su cobertura original (Pizano & García, 2014). En los BS, los procesos relacionados a la regulación hídrica son esenciales para la presencia, establecimiento, permanencia y reproducción de sus especies vegetales ya que la disponibilidad de agua es el factor limitante en este tipo de bosque por los fuertes periodos de sequía (Austin *et al.*, 2004; Balvanera, 2012), adicionalmente el bosque seco también es uno de los ecosistemas menos estudiados, principalmente en aspectos de regulación hídrica y climática (Pizano & García, 2014).

Por otra parte los estudios de especies invasoras, muestran efectos sobre los ecosistemas naturales como cambios en la composición de especies y reducción de biodiversidad nativa, bien sea por desplazamiento, alelopatías, aislamiento de especies autóctonas y reducción de hábitats (Sarasola *et al.*, 2006). Además de afectar la composición de los ecosistemas, se han encontrado efectos en la disponibilidad de recursos (i.e. agua, nutrientes, minerales, luz) y variaciones en las características químicas de los suelos como en el pH y alteraciones en los regímenes de disturbios naturales (Reigosa *et al.*, 1984; Vitousek *et al.*, 1996; Dukes & Mooney 2004; Sarasola *et al.*, 2006; Vilà *et al.*, 2006; Pauchard *et al.*, 2008). En ecosistemas altamente degradados no es claro si las especies invasoras afectan de manera positiva o negativa los ecosistemas. Ribaski & Menezes (2002), evalúan la influencia de *Prosopis juliflora* (una especie que es considerada como invasora en varias regiones de Brasil) sobre la disponibilidad y

calidad del pasto Buffel (*Cenchrus ciliaris*) en la región semiárida de Brasil, encontrando un aumento en humedad, fertilidad, materia orgánica, Nitrógeno, Potasio, Fósforo y Calcio del suelo en las zonas cercanas a los individuos de *P. juliflora*.

Según Sala *et al.* (1996), las especies exóticas de arbustos generan modificaciones en los procesos hidrológicos del suelo principalmente por una mayor tasa de transpiración y mayor absorción y transporte de agua, suficiente para satisfacer la alta demanda, disminuyendo la disponibilidad de agua (Te Beest *et al.*, 2014), lo que puede afectar el crecimiento de plantas nativas (Rascher *et al.*, 2011), y disminuir la infiltración al alterar regímenes naturales de los ecosistemas (Le Maitre *et al.*, 2014). Sin embargo la humedad del suelo y la compactación también pueden mejorar con la presencia de vegetación de matorral en comparación con zonas degradadas (Chen *et al.*, 2007), debido a que la cobertura permite la recuperación de la humedad del suelo (Paniagua *et al.*, 1999; Chen *et al.*, 2007; Juárez *et al.*, 2007), importante para los procesos bióticos de las plantas, como el crecimiento y el establecimiento de plántulas (Breshears *et al.*, 1997), además de influir en la dinámica de las tasas de transpiración, el ciclo de nutrientes, la asimilación de carbono y biomasa que está determinada por la humedad y el contenido de agua en el suelo (Porporato *et al.*, 2002). La compactación de los suelos es mayor cuando hay déficit de humedad (Batey, 2009) y el suelo compactado limita la infiltración de agua, aire, penetración de las raíces y disminuye la permeabilidad de los suelos haciendo que el agua se pierda por escorrentía (Nawaz *et al.*, 2013).

La eficiencia en el uso de agua está dada principalmente por las características del ambiente y las características propias de las especies (Medrano *et al.*, 2007). Especies con mayor densidad de poros, poros más pequeños, mayor densidad de madera y menor área foliar, se relacionan con la seguridad hídrica de las plantas (Sperry *et al.*, 2008; Meinzer *et al.*, 2009), y basan su estrategia de regulación en la liberación transitoria de agua que evita las tensiones en el xilema aportando a la seguridad de la planta y evitando embolias (Meinzer *et al.*, 2009), mediante la relación de bajos

valores de densidad de madera y la deciduosidad foliar (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012). Especies caducifolias que en época de sequía botan sus hojas como una estrategia de resistencia, generan acumulación de hojarasca en el suelo aumentando la interceptación y la absorción de las lluvias, además de reducir la radiación incidente, la temperatura del suelo y la evaporación (Gross, 2007; Rosset *et al.*, 2001), en algunos casos para reducir transpiración, las plantas presentan crecimientos lentos y en ocasiones limitan su crecimiento a la época húmeda (Quétier *et al.*, 2007; Fichot *et al.*, 2010; Markesteijn *et al.*, 2012), lo que sugiere que su necesidad de agua y su tasa de transpiración pueden ser baja durante la sequía (Schwinning & Ehleringer, 2001).

En contraste especies con vasos más grandes permiten mayor transporte de agua y eficiencia hidráulica, pero presentan mayor riesgo de sufrir embolias (Markesteijn *et al.*, 2012), siendo obligadas a limitar procesos fisiológicos o modificar estructuras, como disminuir el tamaño de la hoja y presentar menor altura (Engelbercht & Kursar, 2003; Juárez *et al.*, 2007; Medrano *et al.*, 2007), además de tener mayor densidad de madera que se relaciona de manera positiva con la resistencia del xilema a la cavitación (Markesteijn *et al.*, 2011). Por otra parte plantas de menor altura son más tolerantes a la sequía que las plantas altas (Westoby *et al.*, 2002, Ackerly, 2004), por lo cual una mayor altura del dosel, puede modificar la retención de humedad del suelo (Luo & Dong, 2002), igual que las especies con mayor área foliar que presentan un efecto positivo sobre la humedad del suelo, al disminuir la radiación incidente y la transpiración (Gross *et al.*, 2008).

Por otra parte la baja disponibilidad de agua en el suelo en ecosistemas secos, hace que la absorción de agua dependa de las características y adaptaciones de las raíces (Te Beest *et al.*, 2009; Faustino *et al.*, 2011). Por ejemplo Bucheli *et al.* (2013), encontraron en un bosque seco tropical de Nicaragua hay variaciones en las características de la raíz de las especies con la época climática, en donde las especies desarrollan estrategias adquisitivas en la época de lluvias como mayor longitud radicular y estrategias conservadoras en la época seca, asociados con valores altos de densidad de raíces finas, mostrando una alta relación de las estrategias de las

especies con la capacidad de captación de agua de la planta y cambios en la humedad del suelo (Eviner & Chapin, 2003).

Debido a que los procesos de los ecosistemas terrestres están influenciados por los rasgos funcionales de las plantas, pretendemos analizar el efecto de especies de plantas con potencial invasor sobre los procesos de regulación hídrica del suelo de ecosistemas degradados del bosque seco tropical. Para cumplir con este objetivo tenemos tres objetivos específicos: 1) Comparar los rasgos funcionales asociados a la economía hídrica de especies nativas y con potencial invasor en un bosque seco tropical. Esperamos que los rasgos funcionales varíen entre las especies invasoras y nativas, donde las especies invasoras presenten valores más altos en rasgos relacionados con la adquisición de recursos como mayor área foliar específica, diámetro de poros y valores menores en densidad de madera, densidad de poros y contenido foliar de materia seca, en contraste se espera que las especies nativas que se encuentran en el bosque, mantengan características de especies conservativas que favorecen la seguridad hidráulica como poros más estrechos, mayor densidad de poros, mayor densidad de madera y contenido foliar de materia seca. 2) Identificar el efecto de las especies con potencial invasor sobre los procesos de infiltración básica, conductividad hidráulica saturada, resistencia a la penetración y humedad volumétrica del suelo de un bosque seco tropical. Donde los procesos de movimiento de agua en el suelo como infiltración y conductividad hidráulica insaturada varíen con el tipo de cobertura vegetal, siendo mayor en coberturas naturales que en zonas degradadas, mientras que la humedad del suelo y la compactación mejoren con la presencia de especies con potencial invasor. 3) Determinar cuál es la relación entre los rasgos funcionales y la diversidad funcional de las especies nativas y con potencial invasor sobre cuatro procesos de regulación hídrica del suelo en un ecosistema seco tropical, para cual esperamos que la humedad del suelo esté relacionada de manera directa con rasgos foliares, donde mayores valores de área foliar, área foliar específica y contenido foliar de materia seca indiquen mayor humedad y menor compactación del suelo y que los rasgos de tallo (densidad de madera, diámetro de vasos y

densidad de vasos) presenten una alta relación con los procesos de resistencia a la penetración y humedad del suelo.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en un bosque seco tropical en Colombia ubicado en la región del río Magdalena, en el municipio de Beltrán, departamento de Cundinamarca entre las coordenadas 4°36'40" y 4°41'28" N y los -74°46'50" y 74°47'06" O. La altura sobre el nivel del mar oscila entre los 230-280 m, la temperatura se encuentra entre los 18.7°C y los 36°C, con una precipitación media anual entre los 800-1044 mm (Alcaldía de Beltrán, 2014), con comportamiento bimodal en dos épocas secas entre diciembre-marzo y mayo-agosto.

A partir del mapa de coberturas del municipio, se seleccionaron tres zonas de muestreo: zona de bosque con especies nativas, zona de invasión con presencia de las especies con potencial invasivo *Vachellia farnesiana* y *Prosopis juliflora* y zona degradada, caracterizada por presentar suelo desnudo (Figura 1). A partir de fotografías pancromáticas (años 1940-1989) y aerofotografías digitales básicas (año 2009-2013) a color, se comprobó que las especies con potencial invasor aparecieron de manera esporádica en el sitio de estudio.

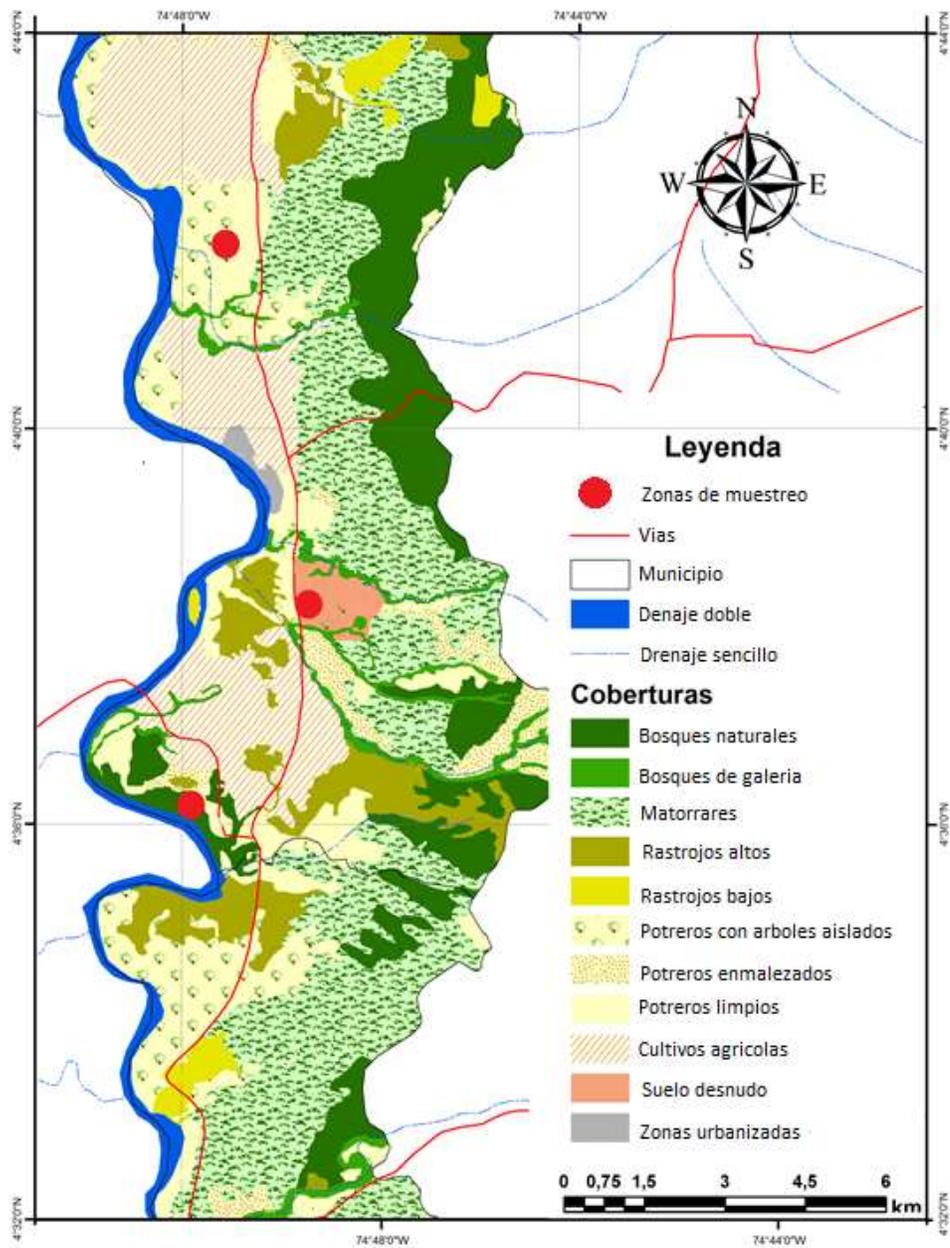


Figura 1. Área de estudio, municipio de Beltrán Cundinamarca. En puntos rojos las zonas de muestreo (zona de bosque, zona degradada y zona de invasoras).

Especies con potencial invasor

Vachellia farnesiana, es una especie exótica arbórea con potencial invasivo en los bosques secos de la isla de Providencia (Colombia). Ha sido la segunda especie con niveles de invasión y transformación de territorios a nivel mundial (Richardson & Rejmánek, 2011) y según López *et al.* (2012), cumple con más del 80% de los criterios de evaluación de especies invasoras de la I3N, presentando alto riesgo de establecimiento e invasión (especie generalista, tienen alta capacidad de establecimiento, reproducción a partir de órganos vegetativos, producción de grandes cantidades de semilla y conforma rodales monoespecíficos), también presentan impactos potenciales (genera poblaciones densas, mayor asimilación y fijación de nitrógeno en el suelo y tiende a homogenizar el paisaje) y su factibilidad al control es baja. En la base de datos de especies invasoras a nivel mundial y en el informe de la UNESCO de las especies exóticas invasoras de la reserva de la Biosfera de América Latina y el Caribe, se encuentra catalogada como una especie invasora (Schüttler & Karez, 2008; Global Invasive Species Database, 2014) y en los bosques secos en diferentes regiones de Colombia se ha observado formando extensos rodales, siendo una especie con potencial invasor en los BS del país.

Prosopis juliflora se ha reportado en varios países de África, Asia, Australia y América como una especie invasora, donde se afirma que ha demostrado ser una especie agresiva especialmente en pastizales y zonas áridas y semiáridas siendo una especie nociva para los ecosistemas naturales (Verloove, 2013; Invasive Species Compendium, 2016). Aunque se dice que es una especie nativa de Centro y el norte de Sur América, en América del sur se ha reportado como una especie invasora en Bolivia, Brasil y Venezuela (Invasive Species Compendium, 2014), generando efectos negativos sobre la composición y la estructura de bosques al formar poblaciones densas (Alves *et al.*, 2006; Alves *et al.*, 2009). En Colombia aunque no hay registros recientes sobre la invasión de esta especie, Burkart (1976) la describe como invasora para el país (Burkart, 1976 en: Invasive Species Compendium, 2016) y no se ha encontrado una referencia clara sobre el origen de esta especie en el país.

Unidades de muestreo

Los sitios se definieron tomando como base el mapa Geopedológico del IGAC, logrando que las zonas se encontrarán bajo una misma unidad (VA1n). Se seleccionaron tres zonas de interés (bosque, invasoras, degradado), con pendientes entre 0 y 2% para controlar la influencia de la pendiente en los procesos hidráulicos del suelo. En cada zona de muestreo se realizó la zonificación a partir de la humedad volumétrica del suelo y debido a la alta heterogeneidad de humedad se realizó una sub zonificación para abarcar toda la variabilidad registrada en cada zona, instalando las unidades de muestreo (parcelas) en humedades contrastantes dentro de cada tipo de cobertura (Figura 2). En cada zona se instalaron tres parcelas de 10m x 10m (100m²), de acuerdo a la metodología empleada por Gandia (2012) y se identificaron todas las especies presentes dentro de cada parcelas.

Rasgos funcionales

Para cada especie se seleccionaron 10 individuos para la medición de rasgos funcionales. Los rasgos funcionales asociados con procesos de regulación hídrica se determinaron a partir de lo descrito por Casanoves *et al.* (2011). Los rasgos seleccionados fueron: Área foliar (AF) que está relacionado con el balance hídrico de la planta, principalmente por la transpiración (Sala *et al.*, 1996; Salgado-Negret *et al.*, 2015), el área foliar específica (AFE) determinada por la disponibilidad y captura de los recursos y está asociado al contenido foliar de materia seca (CFMS), rasgo relacionado de manera inversa con la vulnerabilidad a la cavitación (Markesteyjn *et al.*, 2011). El diámetro de poros (DiP), la densidad de poros (DeP) y la densidad básica de la madera (Db) están relacionados con la capacidad de almacenamiento y transporte de agua y la capacidad de mantener la seguridad hidráulica en condiciones de déficit (Salgado-Negret *et al.*, 2015) y la Altura máxima de las especies (Hmax) que está relacionada con las estrategias de historia de vida de las plantas y las tasas de crecimiento (Salgado-Negret *et al.*, 2015).

Para los rasgos foliares, AF, AFE y CFMS, se tomaron 5 hojas de cada individuo de acuerdo a la metodología de Corneliessen *et al.* (2003) y Salgado-Negret *et al.* (2015). Para Db se tomó una rama de madera por individuo. El DiP, se realizó a través de la medición de 30 vasos por individuo y la DeP 10 mediciones por individuo siguiendo la metodología usada en por Carlquist & Hoekman (1985). Las imágenes tanto foliares como de tallo se analizaron con el programa imageJ (Abramoff *et al.*, 2004) y la Hmax, se determinó a partir de los registros de altura de cada una de las especies medidas en parcelas permanentes de 1 ha en bosques secos de Colombia, por el IAvH y datos recolectados durante la verificación de coberturas del municipio de Beltran.

Procesos de regulación hídrica

En cada parcela se midieron cuatro procesos de regulación hídrica:

- Infiltración (Inf), que es la velocidad con que pasa el agua a partir del suelo (Jaramillo, 2002), medido con un Infiltrómetro (Mini Disk Infiltrometer) (Zapata & Manzano, 2008).
- conductividad hidráulica saturada (Ks), definida como la posibilidad que tiene el agua de moverse dentro del suelo (Jaramillo, 2002; Polo *et al.*, 2003). Ks fue medida con el método de Porchet (Salguiero & Álvarez, 1986) que consiste en hacer un hoyo y medir el tiempo que tarda una cantidad determinada de agua en filtrarse.
- Resistencia a la penetración (RP), que es un indicador del nivel de compactación de un suelo (Herrick & Jones, 2002; García *et al.*, 2016), y se midió con un penetrómetro manual.
- Humedad volumétrica (HV), es la humedad del suelo por unidad de área, y fue medida con un TDR (MPKit - Soil Moisture).

Todos los procesos fueron medidos en época húmeda y seca. En cada parcela se tomaron nueve puntos de Inf y Ks, en total se obtuvieron 27 mediciones de cada proceso por zona y época. La HV y la RP se midieron en 27 puntos por parcela, para un total de 81 mediciones de cada proceso por zona y época.

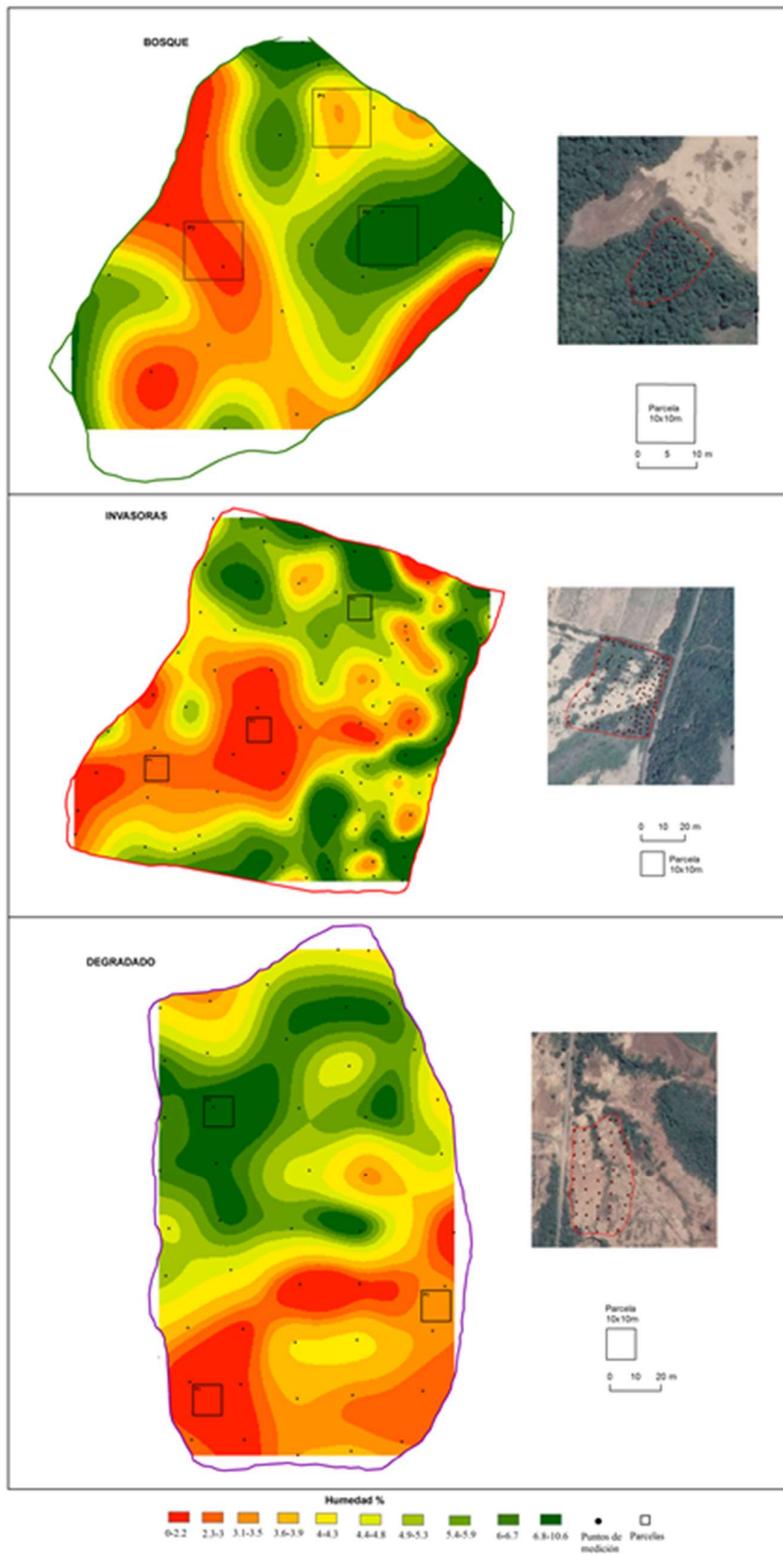


Figura 2. Zonificación de los sitios de estudio a partir de la humedad volumétrica del suelo.

Análisis de datos

Se realizó la prueba de Wilcoxon para determinar si existían diferencias significativas de los rasgos funcionales entre especies nativas e invasoras. Adicionalmente se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para determinar la agrupación de las especies de acuerdo a los rasgos funcionales medidos.

Se utilizó un modelo de efectos mixtos, con bloques anidados considerando pseudoreplicación espacial entre parcelas para los procesos Inf, Ks, RP y HV, se realizó una ANOVA de efectos aleatorios con la prueba Tukey para determinar las diferencias de los procesos hidráulicos del suelo entre épocas y zonas. Para explorar las relaciones entre los rasgos funcionales y la diversidad funcional con los procesos hidráulicos del suelo se calculó la Media ponderada de la comunidad (CWM por sus siglas en inglés) de cada uno de los rasgos (Lavorel *et ál.*, 2007b; Muscarella & Uriarete, 2016) y el índice de dispersión funcional (Fdis) para cada una de las parcelas (Casanoves *et al.*, 2011; Ruiz, 2013) y se realizaron regresiones simples con un valor de significancia de 0.05.

RESULTADOS

Estrategias funcionales de especies nativas e invasoras

En la zona de bosque se identificaron ocho especies nativas: *Astronium graveolens*, *Malpighia glabra*, *Neea* sp, *Platymiscium pinnatum*, *Quadrella odoratissima*, *Randia armata*, *Trichilia pallida* y *Triplaris melaenodendron* y en la zona de invasión, las especies con potencial invasor *Vachellia farnesiana* y *Prosopis juliflora*.

Las especies nativas y con potencial invasor presentaron diferencias estadísticas en los rasgos hidráulicos pero no en los rasgos foliares (Figura 3). Así las especies con potencial invasor presentaron mayor DiP y Db que las especies nativas pero menores valores en Dep. En los

rasgos foliares únicamente se presentaron diferencias significativas en el AF, con los menores valores para las especies con potencial invasor (Figura 3). La altura máxima de las especies (Hmax), no se incluye en este análisis por ser un solo dato por especie.

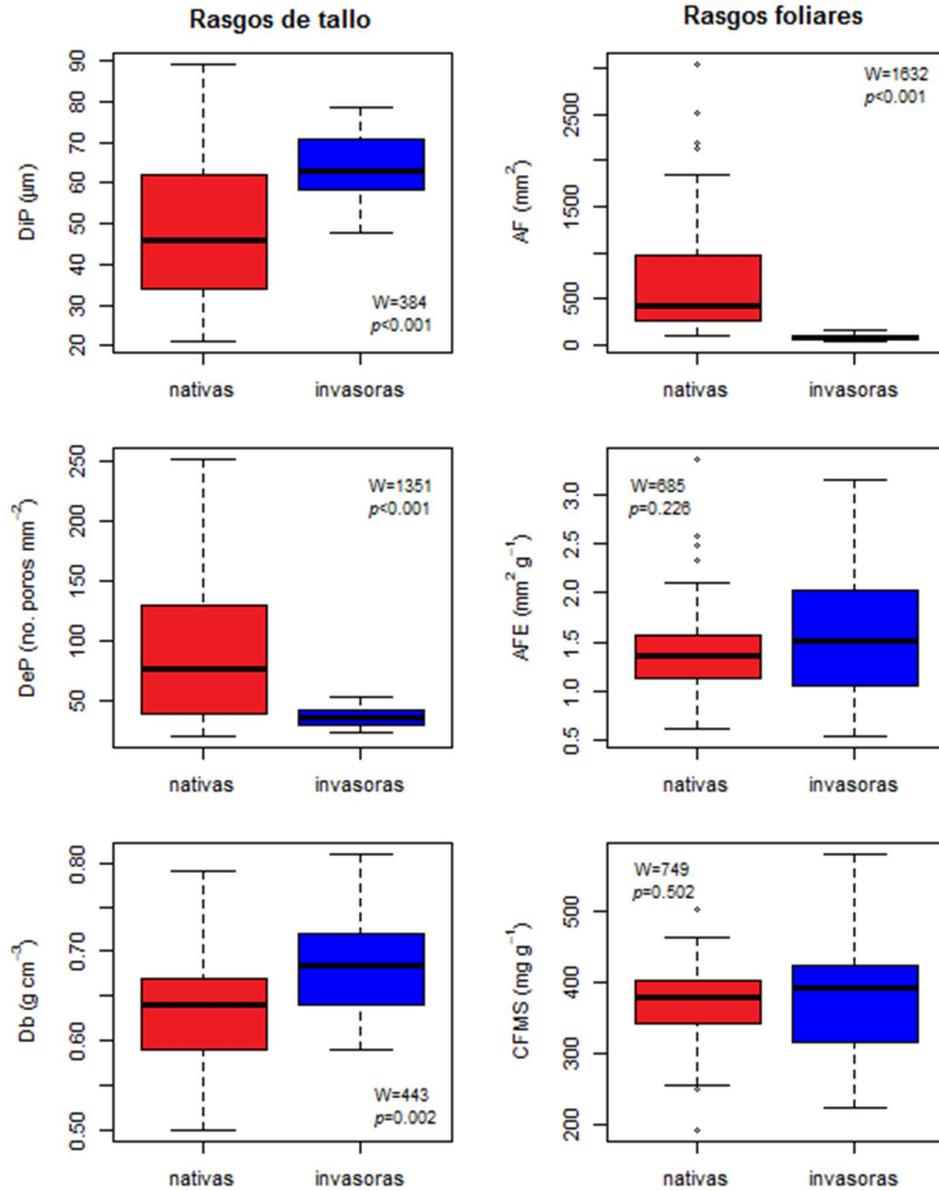


Figura 3. Comparación de rasgos funcionales entre especies nativas y con potencial invasor mediante la prueba Wilcoxon. DiP (diámetro de poros), DeP (densidad de poros), Db (densidad básica), AF (área foliar), AFE (área foliar específica), CFMS (contenido foliar de materia seca). N= 103 individuos (ocho especies nativas, dos con potencial invasor).

El análisis de componentes principales explicó el 71% de la varianza de las especies según sus rasgos. El CP1 explicó el 45% de la varianza y separó las especies con mayor CFMS y alto DiP de las especies con valores bajos en AFE y DeP. El CP2 explicó el 26% con especies de alta DeP y bajos valores en el DiP, Db y mayor AFE. Este ACP mostró que la mayoría de especies nativas presentaron un alto CFMS y alta DeP (cinco de las ocho especies nativas); mientras que las especies con potencial invasor presentaron un mayor tamaño de DiP, Db y menor AFE (Figura 4).

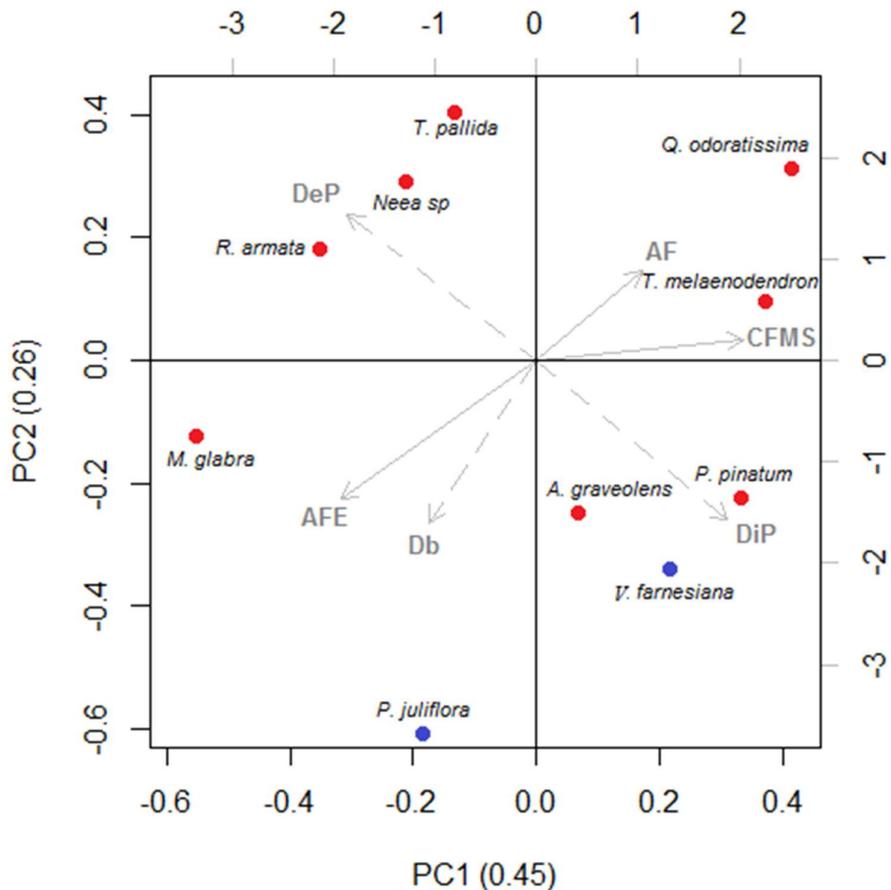


Figura 4. Agrupación de las especies nativas y con potencial invasor a partir de los rasgos funcionales. DiP (diámetro de poros), DeP (densidad de poros), Db (densidad básica), AF (área foliar), AFE (área foliar específica), CFMS (contenido foliar de materia seca). Puntos rojos especies nativas, puntos azules especies con potencial invasor, líneas punteadas vectores asociados a rasgos foliares y línea continua a rasgos de tallo.

Variación de procesos hidráulicos entre tipos de cobertura y épocas

Al comparar los procesos de regulación hídrica entre épocas climáticas, la Inf no presentó diferencias significativas para ninguna zona (Figura 5A). El Ks (Figura 5B) y RP presentaron mayores valores en la época seca para las tres zonas (Figura 5C) y la HV fue significativamente mayor en la época húmeda para las tres zonas (Figura 5D).

Se observó que existen algunas diferencias entre las zonas respecto a la época climática. sin embargo, la Inf no varió para ninguna zona (Figura 5A), la Ks solo presentó diferencias significativas en la época seca con mayores valores en la zona de bosque (Figura 5B). La RP en la época húmeda presentó diferencias significativas entre las zonas, siendo mayor en la zona degradada, mientras que en la época seca los mayores valores los presentó la zona de invasoras (Figura 5C) y El HV del bosque varió significativamente de las demás zonas en ambas épocas climáticas. Las zonas de invasoras y degradadas no presentaron diferencias en época seca ni en época húmeda (Figura 5D).

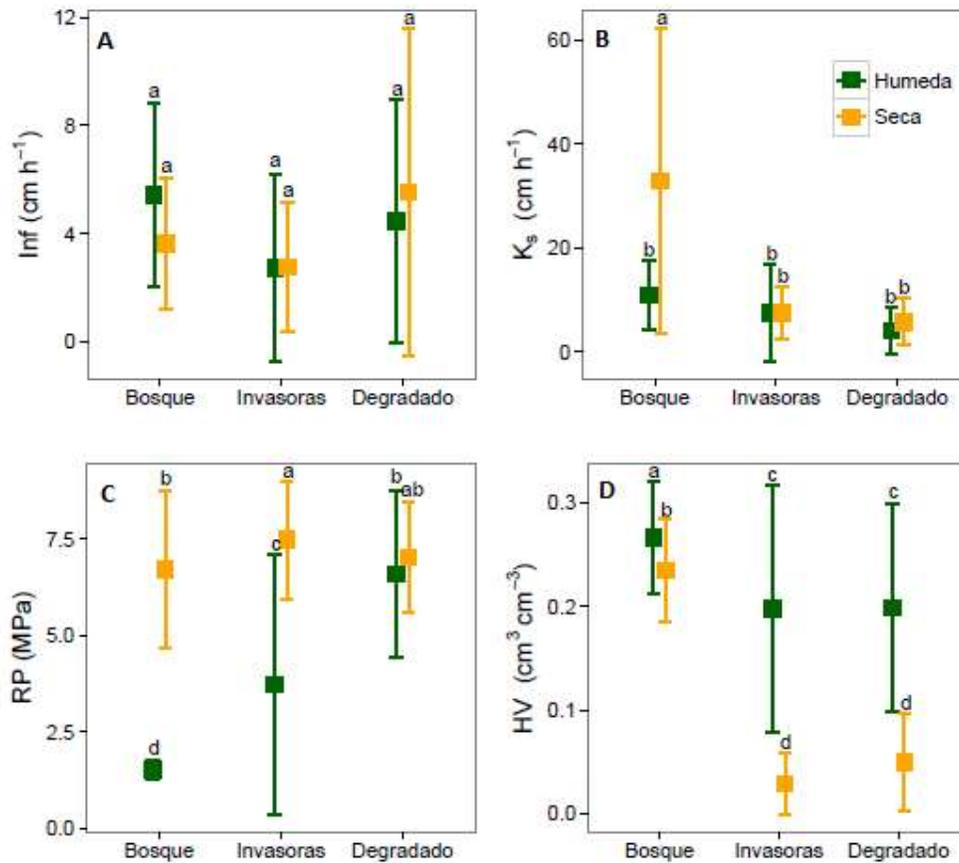


Figura 5. Procesos de regulación hídrica de suelos: Inf (Infiltración básica), Ks (Conductividad hidráulica saturada), RP (Resistencia a la penetración), HV (Humedad volumétrica). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Relación entre los rasgos funcionales y la diversidad funcional sobre cuatro procesos de regulación hídrica en suelos

Respecto a las relaciones entre la diversidad funcional y los procesos hidráulicos del suelo (Anexo 1), se encontró que la inf y el HV fueron los procesos más relacionados con el CWM de los rasgos funcionales y que los rasgos hidráulicos estuvieron más relacionados con los procesos del suelo que los rasgos foliares (Figura 6). CWM_AF y CWM_Hmax estuvieron positivamente relacionados con la Inf en la época húmeda y con HV en la época seca. El CWM_DiP y CWM_Db presentaron una relación negativa con la HV y la CWM_DeP estuvo positivamente relacionado con el HV, todos en la época seca (Figura 6). No se encontraron relaciones

significativas entre el CWM de los rasgos y el Ks y RP (Figura 6). Respecto al índice de dispersión funcional, solo se reportaron relaciones significativas con la Humedad volumétrica en la época seca (Figura 7).

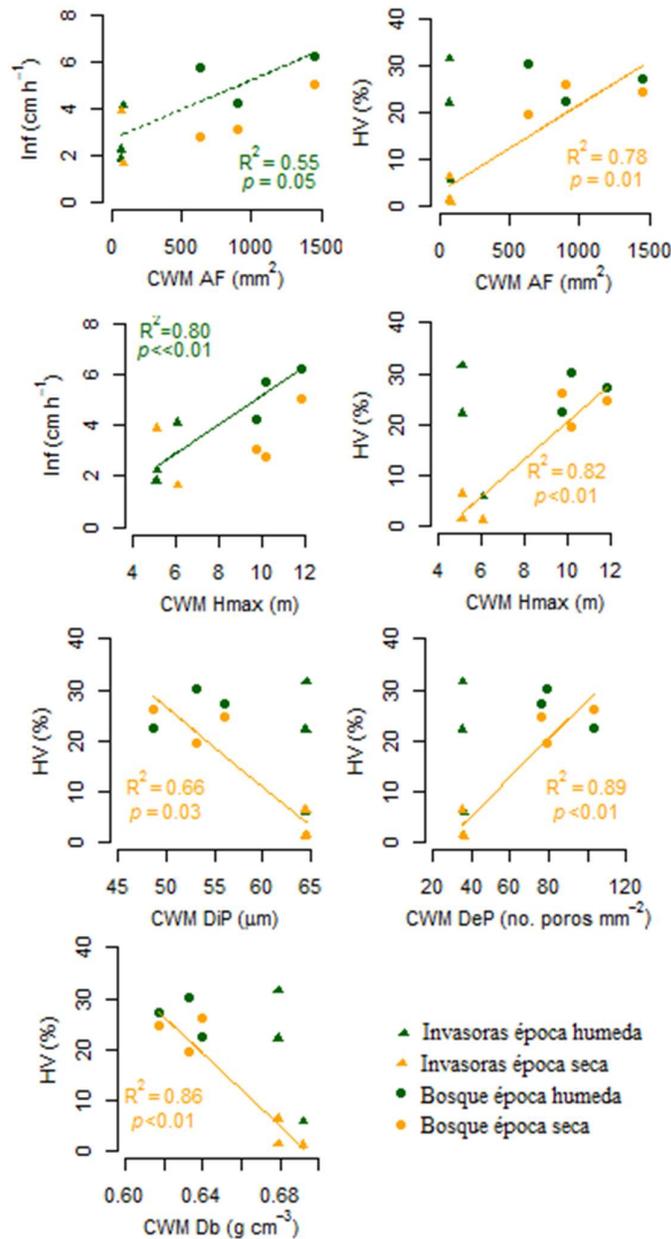


Figura 6. Relación entre el CWM (media ponderada de la comunidad) de los rasgos funcionales y procesos de regulación hídrica en el suelo. Amarillo época seca, verde época húmeda, (ver abreviaturas figura 4 y 5).

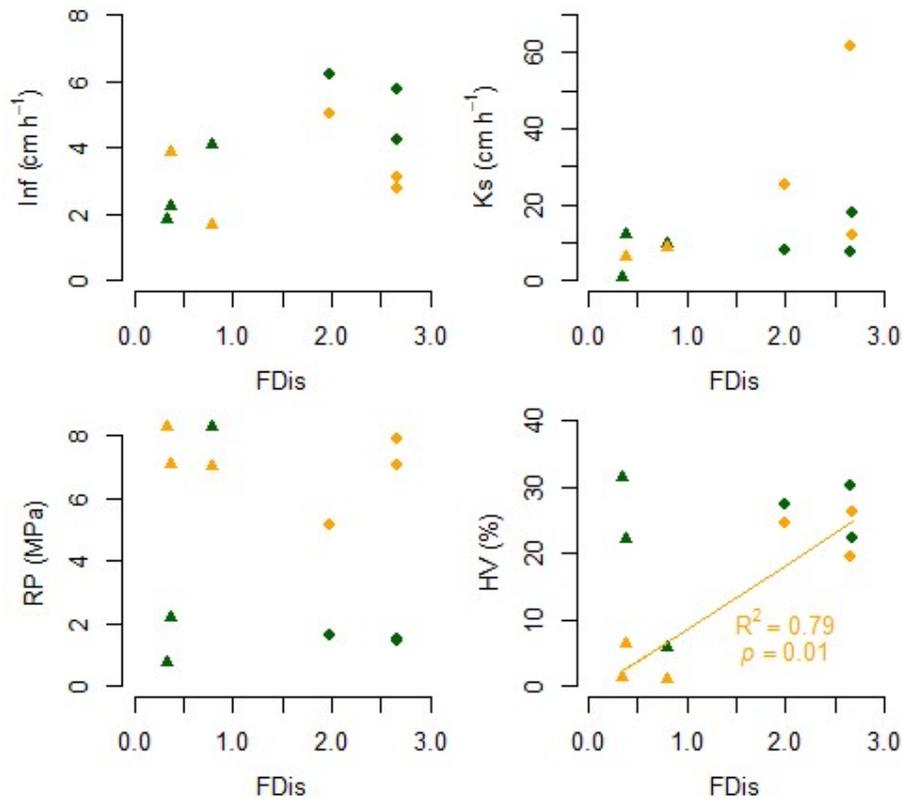


Figura 7. Relación de la diversidad funcional y procesos de regulación hídrica. Amarillo época seca, verde época húmeda, (ver abreviaturas figura 5).

DISCUSIÓN

Estrategias funcionales de las especies nativas e invasoras

Las especies nativas y con potencial invasor presentan diferentes estrategias de resistencia a la sequía y regulación hídrica principalmente en rasgo hidráulicos. Así para el caso del bosque las especies presentan mayor densidad de poros y poros más pequeños que están relacionadas con la seguridad hídrica de las plantas (Sperry *et al.*, 2008; Meinzer *et al.*, 2009). Probablemente las especies del bosque basen su estrategia de regulación en la liberación transitoria de agua por presentan una menor densidad de la madera que las especies con potencial invasor, evitando las tensiones en el xilema y aportando a la seguridad de la planta (Meinzer *et al.*, 2009).

Por el contrario las especies con potencial invasor presentaron rasgos funcionales opuestos a las especies nativas, más relacionados con la eficiencia en el transporte del agua, como mayor diámetro y menor densidad de vasos, lo que indica que son más eficientes en el transporte de agua que las especies de bosque, siendo una ventaja para las especies no nativas con crecimientos rápidos (Smith *et al.*, 2013). De esta forma, vasos más grandes permiten mayor transporte de agua y eficiencia hidráulica, pero presentan mayor riesgo de sufrir embolias (Markesteijn *et al.*, 2012). Por esta razón las especies con potencial invasor se ven obligadas a limitar procesos fisiológicos o modificar estructuras, como disminuir el tamaño de la hoja y presentar menor altura (Engelbercht & Kursar, 2003; Juárez *et al.*, 2007; Medrano *et al.*, 2007).

Existen múltiples combinaciones de rasgos y diversidad de estrategias en los ecosistemas áridos, que les permiten a las plantas resistir a la sequía (Pivovarovoff *et al.*, 2015). Observamos especies como *A. graveolens* y *P. pinnatum* (nativas), agrupadas con *V. farnesiana* (con potencial invasor), al presentar altos valores de DiP y difiriendo en AF, mostrando que también son especies eficientes hidráulicamente, mientras que *A. farnesiana* es una especie eficiente hidráulicamente pero que también puede ser segura al presentar mayor Db (Salgado-Negret *et al.*, 2015). Algunos estudios han mostrado que no hay diferencias entre las especies nativas e invasoras, Funk *et al.* (2016), encontraron que las especies nativas e invasoras tienen patrones similares de asimilación y uso de carbono, adicionalmente la descomposición en especies herbáceas no presentan diferencias entre nativas e invasoras (Furey *et al.*, 2013) y especies de Acacias no presentan diferencias en el área foliar específica entre nativas e invasoras, (Tecco *et al.*, 2009). Sin embargo, Cavaleri & Sack (2010), encontraron fuertes diferencias entre especies nativas e invasoras en todas las variables del uso del agua y una tendencia general de mayor uso de agua por especies invasoras lo que corrobora lo encontrado en este estudio, donde las especies con potencial invasor son especies con mayor eficiencia hidráulica.

Impacto de las especies invasoras sobre procesos hídricos del suelo

Los resultados generales de este estudio muestran que aunque los procesos hídricos del suelo de la zona de invasoras fueron menores que en la zona de bosque, estas parecen ayudar en la recuperación y/o mantenimiento de las características y procesos de regulación hídrica de los suelos en zonas degradadas donde ya se encuentran establecidas y son las únicas especies presentes. Esto se observa en la zona de especies con potencial invasor que presenta una mayor plasticidad para reducir la compactación del suelo y aumentar la humedad especialmente en época de lluvias, lo que coincide con Chen *et al.* (2007), quienes encontraron que la humedad del suelo y la compactación mejoran con la presencia de vegetación de matorral en comparación con una zona degradada, vegetación similar a la conformada por las especies con potencial invasor. Esto se debe a que la pérdida de humedad está determinada principalmente por la radiación de la superficie (Juárez *et al.*, 2007) y por ende, la cobertura permite la recuperación de la humedad del suelo en zonas degradadas (Paniagua *et al.*, 1999; Chen *et al.*, 2007), importante para el crecimiento y el establecimiento de las plántulas (Breshears *et al.*, 1997), además de la dinámica de las tasas de transpiración, el ciclo de nutrientes y la asimilación de carbono y biomasa que está determinada por la humedad y el contenido de agua en el suelo (Porporato *et al.*, 2002).

Adicionalmente, la aparición de especies con potencial invasor en zonas degradadas, mejora la resistencia a la penetración principalmente en la época de lluvias. En las tres zonas la compactación es mayor en la época de sequía, aspecto similar a lo encontrado por Batey (2009), quien menciona que la compactación de los suelos es mayor cuando hay déficit de humedad. La zona degradada, pese a la humedad presente en la época de lluvias presenta una resistencia a la penetración (compactación) que no difiere con la época, probablemente porque el suelo compactado limita la infiltración de agua, aire, penetración de las raíces y disminuye la permeabilidad de los suelos haciendo que el agua se pierda por escorrentía (Nawaz *et al.*, 2013).

A pesar de lo anterior, las zonas de especies con potencial invasor, presentan un comportamiento similar a la zona degradada en los procesos de conductividad hidráulica saturada y la humedad volumétrica del suelo en la época seca, lo que demuestra que la mejor cobertura para el funcionamiento de estos procesos de regulación hídrica es la vegetación nativa que presentan los valores más favorables en los procesos de regulación hídrica medidos, especialmente en la época seca donde las especies tienen más limitantes. Según Sala *et al.* (1996), las especies arbustivas exóticas generan modificaciones en los procesos hidrológicos del suelo principalmente por una mayor tasa de transpiración. También aumentan las tasas de evaporación disminuyendo la disponibilidad de agua en comparación con la zona de bosque (Te Beest *et al.*, 2014), lo que puede afectar el crecimiento de plantas nativas (Rascher *et al.*, 2011) y disminuir la infiltración al alterar regímenes naturales de los ecosistemas (Le Maitre *et al.*, 2014).

Relación de las estrategias funcionales con los procesos de regulación hídrica de suelos

Se encontraron algunas relaciones de los CWM de los rasgos funcionales con los procesos de regulación hídrica de suelos. La humedad del suelo y la infiltración se correlacionaron positivamente con el CWM de la altura máxima de las plantas y con el CWM del AF, aspecto similar al encontrado por Gross *et al.* (2008), quienes determinaron que comunidades con alta área foliar tienen un efecto positivo sobre la humedad del suelo, al disminuir la radiación incidente y la transpiración del suelo.

Aunque se considera que las plantas de menor altura son más tolerantes a la sequía que las plantas altas (Westoby *et al.*, 2002; Ackerly, 2004), como sucede con las especies con potencial invasor, una mayor altura del dosel de especies nativas, como sucedió en este estudio, puede modificar la retención de humedad del suelo (Luo & Dong, 2002). De esta forma las especies nativas presentaron una relación positiva con humedad del suelo y probablemente el AF

también tuvo un efecto positivo sobre la humedad e infiltración del suelo, ya que las especies más dominantes en la zona de bosque son especies caducifolias que en época de sequía pierden sus hojas como una estrategia de evitación, generando acumulación de hojarasca en el suelo que puede reducir la radiación incidente, la temperatura del suelo y la evaporación (Gross, 2007; Rosset *et al.*, 2001). Como otras estrategias de evitación las plantas reducen la transpiración, presentan crecimientos lentos y en ocasiones limitan su crecimiento a la época húmeda (Quétier *et al.*, 2007; Fichot *et al.*, 2010; Markesteijn *et al.*, 2012), disminuyendo su necesidad de agua y su tasa de transpiración durante la sequía (Schwinning & Ehleringer, 2001), lo que puede explicar mayores valores de humedad en el suelo relacionados con las especies de bosque, contrario a lo que sucede en la zona con especies con potencial invasor que se mantienen activas durante la sequía y se relacionan de manera negativa con la humedad del suelo, ya que presentan un mayor uso del agua que puede secar el suelo adyacente (Cavaleri & Sack, 2010).

Por otro lado, la ausencia de una relación clara entre los rasgos funcionales y la conductividad hidráulica saturada (K_s), así como la resistencia a la penetración (RP), se puede deber a que la baja disponibilidad de agua en el suelo, hace que la absorción de agua dependa de las características y adaptaciones de las raíces (Te Beest *et al.*, 2009; Faustino *et al.*, 2011). Por ejemplo Bucheli *et al.* (2013), encontraron en un bosque seco tropical de Nicaragua variaciones en las características de raíz de las especies con la época climática, en donde las especies desarrollan estrategias adquisitivas en la época de lluvias como mayor longitud radicular y estrategias conservadoras en la época seca, asociados con valores altos de densidad de raíces finas. Por lo tanto se sugiere en estudios futuros incluir rasgos funcionales de raíz ya que son de gran importancia para comprender la relación de las estrategias de las especies con la capacidad de captación de agua de la planta y los cambios en la humedad del suelo (Eviner & Chapin, 2003).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

En conclusión, la presencia de especies con potencial invasor en zonas degradadas puede aportar a la recuperación de la compactación del suelo, por ejemplo en procesos de restauración ecológica del bosque seco, donde estas especies se encuentran establecidas, se deben considerar como un elemento dentro de la restauración ya que pueden favorecer la recuperación de suelos degradados, facilitar la restauración ecológica de las zonas y reducir costos asociados a su erradicación ya que erradicar totalmente la cobertura podría generar pérdida de algunos procesos ecológicos al dejar el suelo desnudo, por lo que se recomienda reemplazar paulatinamente la cobertura de especies con potencial invasor y tener en cuenta los impactos que estas especies puedan generar sobre otros componentes de la biodiversidad. Por otra parte este estudio genera evidencia de que el manejo y control de especies con potencial invasor debe basarse en los impactos que estas especies están generando sobre el ecosistema y en los diferentes escenarios donde se encuentren. Finalmente pese a que las especies con potencial invasor no alcanzan los procesos ecológicos y de funcionalidad que las especies nativas y en general de un bosque, si pueden ser un mejor escenario para la prestación de servicios y procesos ecológicos donde ya se encuentran establecidas y generando procesos de invasión que una zona desprovista de vegetación, por lo cual se recomienda continuar con estudios que permitan conocer el efecto de plantas con potencial invasor sobre el ecosistema de interés en diferentes escalas de tiempo, para poder determinar medidas de manejo, uso y control de estas especies de una manera eficiente, especialmente en bosques secos de Colombia.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la universidad Distrital Francisco José de Caldas, a la Maestría en Manejo, Uso y conservación del Bosque, a mi director Renen Lopez, al laboratorio de maderas y al laboratorio de suelos especialmente a los docentes Nancy Pulido y Miguel Cadena, agradezco a la profesora Ángela Parrado por su apoyo en el desarrollo de esta investigación. Al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, principalmente a Hernando García, Beatriz Salgado, Maria Piedad Baptiste y Roy González, por su apoyo y asesorías y a los habitantes del municipio de Beltrán que nos permitieron la entrada a las zonas de estudio.

BIBLIOGRAFIA

Ackerly D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*. 74, 25–44.

Alcaldía de Beltrán – Cundinamarca. (2014). Municipio de Beltrán. Versión en línea: http://www.beltran-cundinamarca.gov.co/informacion_general.shtml.

Alves, C., Alves, L., Pessoa, L. y Marinho, I. (2006). Efeitos da invasão biológica de algaroba - *Prosopis juliflora* (Sw.) DC sobre a composição e a estrutura do estrato arbustivo-arbóreo da caatinga no Município de Monteiro, PB, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 20(4), 887-898

Alves, L., Fabricante, J. & de Oliveira, F. (2009). Invasão biológica por *Prosopis juliflora* (Sw.) DC.: impactos sobre a diversidade e a estrutura do componente arbustivo-arbóreo da caatinga no estado do Rio Grande do Norte, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 23(4), 935-943.

Aponte, H., Paolini, J. & Pastor, J. (2011). Efecto Del *Prosopis Juliflora* Asociado Al Cultivo De Aloe Vera Sobre Las Propiedades Fisicoquímicas Y Bioquímicas De Un Suelo Del Semiárido Falconiano. XIX Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo, Calabozo. Caracas. Venezuela. 5 p.

Attias, N., Ferreira, M. & Godoy, H. (2013), Acácias Australianas no Brasil: Histórico, Formas de Uso e potencial de Invasão. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.

Número Temático: Diagnóstico e Controle de Espécies Exóticas Invasoras em Áreas Protegidas.
Rio de Janeiro.

Austin, T., Yahdjian, M., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Burke, I., Choromanska, U., Ravetta, D. & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141, 221–235.

Balieiro, F., A. Franco, P. Dias, S. Souto & Campello, E. (2003). Sistemas Agrossilvipastoris: a Importância das Leguminosas Arbóreas, para as Pastagens da Região Centro-Sul. 26 NUTRIR, Dep o Melhoramento e Nutrição Animal, FCA-FMVZ-Unesp Botucatu. 19 p.

Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, 21 (1-2), 136-147.

Baptiste, M.P., Castaño, N., Cárdenas, D., Gutiérrez, F. P., Gil, D.L. & Lasso, C.A. (eds). (2010). Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 200 p.

Barrera-Cataño, J., Contreras-Rodríguez, S., Garzón-Yepes, N., Moreno-Cárdenas, A. & Montoya-Villareal, S. (2010). Manual para la Restauración Ecológica de los Ecosistemas Disturbados del Distrito Capital. Secretaría Distrital de Ambiente (SDA), Pontificia Universidad Javeriana (PUJ). Bogotá, Colombia. 402 pp.

Batey, T. (2009). Soil compaction and soil management - A review. *Soil Use and Management*, 25, 335-345.

Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J., Bardgett, R., Berg, M., Cipriotti, P., Feld, C., Hering, D., Martins, P., Potts, S., Sandin, L., Sousa, J., Storkey, J., Wardle, D. & Harrison, P. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*. 19, 2873–2893.

Breshears, D., P. Rich, F. Barnes & Campbell, K. (1997). Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications*. 7(4), 1201–1215.

- Bucheli, P., Benjamin, T., & Rusch, G. M.** (2013). Estrategias de los árboles para el uso eficiente del agua y tolerancia a la sequía. *Agroforestería en las Américas*, 50, 53-84.
- Casanoves, F., Pla, L. & Rienzo, J. (Eds).** (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE. Informe técnico No. 834. 105 p.
- Carlquist, S., & Hoekman, D.** (1985). Ecological wood anatomy of the woody Southern California flora. *IAWA Bulletin n.s.* 6(4), 319-347.
- Carvalho, M., D. Xavier, & Alvim, M.** (2000). Uso de leguminosas arbóreas na recuperação e sustentabilidade de pastagens cultivadas. Simpósio Internacional sobre Sistemas Agroflorestais Pecuários na América do Sul. Brazil.
- Cavaleri, M. & Sack, L.** (2010). Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: a global meta-analysis. *Ecology*, 91(9), 2705–2715.
- Castro-Díez, P., F. Valladares & Alonso, A.** (2004). La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 13(3), 61-68.
- Chen, L., Huang, Z., Gong, J., Fu, B., & Huang, Y.** (2007). The effect of land cover/vegetation on soil water dynamic in the hilly area of the loess plateau, China. *Catena*, 70(2), 200-208.
- Convention on Biological Diversity,** (2016), consultado en 2016. <https://www.cbd.int/invasive/terms.shtml>
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; Ter Steege, H; Morgan, HD; Heijden, MGA van der; Pausas, JG & Poorter, H.** (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- Corredor, E., Fonseca, J., & Páez, E.** (2012). Los servicios ecosistémicos de regulación: tendencias e impacto en el bienestar humano. Universidad Nacional Abierta y a Distancia (UNAD); Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente. Tunja, Boyacá. 77-83.

Dias, L., Franco, A., Campello, E. De Faria, S. & Da Silva, E. (1995). Leguminosas forestales: aspectos relacionados con su nutrición y uso en la recuperación de suelos degradados. *Bosque* 16(1), 121-127.

Diaz, M. (2001). *Ecología Experimental Y Ecofisiología: Bases Para El Uso Sostenible De Los Recursos Naturales De Las Zonas Áridas Neo-Tropicales*. Inverciencia. 26(10),472-478.

Dukes, J. & Mooney, H. (2004). Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species. *Revista Chilena de Historia Natural* 77, 411-437.

Engelbrecht, B. & Kursar, T. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136,383–393.

Faustino, L. I., Graciano, C., Gortari, F., & Guiamet, J. J. (2011). como afectan los nutrientes el uso del agua en plantas leñosas? *Ecología Austral*, 21(3), 233-250.)

Funk JL., RJ. Standish, WD. Stock & Valladares, F. (2016). Plant functional traits of dominant native and invasive species in mediterranean-climate ecosystems. *Ecology*. 97(1),75-83.

Franco, A., Baptiste, M. & Diaz, J. (2011). Plan nacional para la prevención, el control y manejo de las especies introducidas, trasplantadas e invasoras: diagnóstico y listado preliminar de especies introducidas, trasplantadas e invasoras en Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, The Nature Conservancy. Bogotá. 84 p.

Furey, A., Tecco, P., Perez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. & Grossi, A. (2013). The importance of native and exotic plant identity and dominance on decomposition patterns in mountain woodlands of central Argentina. *Acta Oecologica*. 1-8.

Gallagher, R., Leishman, M., Miller, J., Hui, C., Richardson, D., Suda, J. & Trávníček, P. (2011). Invasiveness in introduced Australian acacias: the role of species traits and genome size. *Diversity and Distributions*. 17 (5),884–897.

García, J., Ruíz, M. E., Hernández, P. M., Toledo, V., Salguero, F. & Castillo, N. (2016). Resistencia mecánica de suelos de la Mesa de Guanipa, Estado de Anzoátegui, Venezuela. *Revista Ingeniería Agrícola*. 6(1), 26-32.

Global Invasive Species Database. (2014). Versión en línea:

<http://www.issg.org/database/welcome/>

Gross N, Suding KN, Lavorel S. (2007). Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18, 289–300.

Gross, N., Robson, T. M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., & Guillemin, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, 180(3), 652-662.

Gutiérrez, F. (2006). Estado de conocimiento de especies invasoras, propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 156 p.

Herron, P., Martine, C., Latimer, A. & Leicht-Young, S. (2007). Invasive plants and their ecological strategies: prediction and explanation of woody plant invasion in New England. *Diversity and Distributions*. 13 (5), 633-644.

Herrick, J.E., & Jones, T. L. (2002). “A dynamic cone penetrometer for measuring soil penetration resistance”, *Soil Science Society of America Journal*. 66, 1320–1324.

Horra, J. (2003). *Estadística aplicada*, tercera edición. Ediciones Diaz De Santos S. A. Madrid, España. 358 p.

Instituto Alexander von Humboldt (IAVH). (1998). El Bosque seco Tropical (BS-T) en Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, Programa de Inventario de la Biodiversidad, Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA. 24 p.

Instituto Alexander Von Humboldt (IAVH). (1995). Exploración ecológica a los Fragmentos de bosque seco en el Valle del Río Magdalena (Norte del Departamento del Tolima). Grupo de Exploraciones Ecológicas Rápidas, IAVH, Villa de Leyva. 56 p.

Invasive Species Compendium. (2016). Version en línea:
<http://www.cabi.org/isc/datasheet/43942>.

Jaramillo, D. (2002). Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Nacional de Colombia, facultad de ciencias, Medellín. 603 p.

Juárez, R. I. N., Hodnett, M. G., Fu, R., Goulden, M. L., & Randow, C. von. (2007). Control of Dry Season Evapotranspiration over the Amazonian Forest as Inferred from Observations at a Southern Amazon Forest Site. *Journal of Climate*, 20(12), 2827-2839.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, JHC., Garnier, E., Harrison, SP., McIntyre, S., Pausas, JG., Pérez, N., Roumet, C., & Urcelay, C. (2007a). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? in *Terrestrial ecosystems in a changing world* (eds Canadell JG, Pitelka LF and Pataki D (Berlin Heidelberg: Springer-Verlag). 149–165 pp.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébaud A. & Bonis, A. (2007 b). Assessing functional diversity in the field – methodology matters!. *Functional Ecology*. 22(1), 134-147.

Le Maitre, D., Kotzee, I. M. & O'Farrell, P. (2014). Impacts of land-cover change on the water flow regulation ecosystem service: Invasive alien plants, fire and their policy implications. *Land Use Policy* 36, 171-181

Luo XG & Dong M. 2002. Architectural plasticity in response to soil moisture in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica*. *Acta Botanica Sinica* 44, 97–100.

Nawaz, M. F., Bourrié, G., & Trolard, F. (2013). Soil compaction impact and modelling. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(2), 291-309.

Markestijn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., & Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 137-148.

Masciadri, S., Brugnoli, E. & Muniz, P. (2010). InBUy database of Invasive and Alien Species (IAS) in Uruguay: a useful tool to confront this threat to biodiversity. *Biota Neotropica*. 10 (4), 205-213.

Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M. & Gulías, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas*. 43, 63-84.

Meinzer, F. C., Johnson, D. M., Lachenbruch, B., McCulloh, K. A., & Woodruff, D. R. (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23(5), 922-930.

Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz Zuluaga, R., Rosell, J.A. & Olson, M.E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*. 93, 2397-2406.

Milbau, A. & Stout, J. (2008). Factors Associated with Alien Plants Transitioning from Casual, to Naturalized, to Invasive. *Conservation Biology*. 22(2), 308-317.

Molina-Montenegro, M., Cleland, E., Watts, S., & Broitman, B. (2001) Can a breakdown in competition – colonization tradeoffs help explain the success of exotic species in the California flora? *Oikos*. 121, 389–395.

Millennium Ecosystem Assessment (MEA). (2003). Ecosistemas y Bienestar Humano: Marco para la Evaluación (Resumen). Informe del Grupo de Trabajo sobre Marco Conceptual de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio. 31 p.

Millennium Ecosystem Assessment (MEA). (2005). Ecosystems and human well-being. Washington: Millennium Ecosystem Assessment. 155 p.

Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A. & Leishman, M.R. (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*. 97, 923–932.

Muscarella, R., & Uriarte, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies?. *Proceedings of the Royal Society B*. 283, 1-5.

Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, DR., Chan, KMA., Daily, GC., Goldstein, J., Kareiva, PM., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, TH. & Shaw, MR. (2009) Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7,4–11.

Paniagua, A., Kammerbauer, J., Avedillo, M., & Andrews, A. M. (1999). Relationship of soil characteristics to vegetation successions on a sequence of degraded and rehabilitated soils in Honduras. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 72(3), 215-225.

Pauchard, A., Langdon, B. & Peña, E. (2008). Potencial invasivo de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en Bosques Nativos del Centro-Sur de Chile: patrones y recomendaciones. En: **R. Mujica, H. Grosse & Muller-Using B. (eds.)**. (2008). *Bosques Seminaturales: una opción para la rehabilitación de bosques nativos degradados*. Instituto Forestal. Valdivia. 89-114 p.

Pysek, P., & Richardson, D. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand?. *Ecological Studies*. 193, 97-125.

Pizano, C. & Garcia, H. (Eds). (2014). *El Bosque seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. D.C. Colombia. 349 p.

Pivovarov, A., Pasquini, S., De Guzman, M., Alstad, K., Stemke, J. & Santiago, L. (2015). Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology*. 30, 517-526.

Polo, M.J., P. Lafuente & Giráldez, J.V.. (2003). Variabilidad espacial de la conductividad hidráulica saturada en suelos de Olivar y su influencia en el balance hidrológico global. Universidad de Córdoba, departamento de Agronomía. *Estudios de la zona no Saturada del Suelo*. 6, 209-214.

Porporato, A., Odorico, P., Laio, F., Ridolfi, L., & Rodriguez-Iturbe, I. (2002). Ecohydrology of water-controlled ecosystems. *Advances in Water Resources*. 25,1335–1348.

Quétier F, Thébault A, Lavorel S. (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to past and present land use in subalpine grasslands. *Ecological Monograph* 77, 32–52.

Rascher, K., Große-Stoltenberg, A., Máguas, C. & Werner, C. (2011). Understory Invasion by *Acacia longifolia* Alters the Water Balance and Carbon Gain of a Mediterranean Pine Forest. *Ecosystems* 14, 904–919.

Reigosa, M., Casal, J., & Carballeira, A. (1984). Efectos alelopáticos de *Acacia dealbata* Link durante su floración. *Studia Oecologia* 5, 135-150.

Ribaski, J. & Menezes, A. (2002). Disponibilidad y calidad del pasto buffel (*Cenchrus ciliaris*) en un sistema silvopastoril con algarrobo (*Prosopis juliflora*) en la región semi-árida Brasileña. *Agroforestería en las Américas*. 9(33-34),8-13.

Richardson, D. M. & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Diversity and Distributions* 17, 788-809.

Richardson, D.M. & Pysek, P. (2012). Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns. *The New Phytologist*. 196, 383–396.

Rosset, M., Montani, M., Tanner, M., & Fuhrer, J. (2001). Effects of abandonment on the energy balance and evapotranspiration of wet subalpine grassland. *Agriculture Ecosystems and Environment* 86, 277–286.

Ruiz, E., (2013). Impacto potencial del cambio climático en bosques de un gradiente altitudinal a través de rasgos funcionales. *Catie- centro agronómico tropical de investigación y enseñanza escuela de posgrado*. Turrialba, Costa Rica. 117 p.

Sala, A., Smith, SD., & Devit, DA. (1996). Water use by *Tamarix ramosissima* and associated phreatophytes in a Mojave Desert floodplain. *Ecological Applications*. 6, 888–898.

Salgado-Negret, B. (Ed.). (2015). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*. Bogotá, Colombia.

Salguiero, J., & Alvarez, P. (1986). La conductividad hidráulica de algunos de los principales suelos agrícolas cubanos y su relación con el drenaje. La Habana; Instituto de Hidroeconomía. Cuba. 16 p.

Sarasola, M., Rusch, V., Schlichter, T. & Ghera, C. (2006). Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral*. 16, 143-156.

Sánchez, A., Pariacote, F., Alfonzo, S. & Flores, R. (2004). Arquitectura y fenología de las especies *Prosopis juliflora* y *Acacia tortuosa* en el semiárido del estado Falcón, Venezuela. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 12 (1), 72-81.

Schüttler, E., & Karez, C. S (eds.). (2008). *Especies exóticas invasoras en las Reservas de Biosfera de América Latina y el Caribe. Un informe técnico para fomentar el intercambio de experiencias entre las Reservas de Biosfera y promover el manejo efectivo de las invasiones biológicas.* UNESCO. Montevideo, 305 pp.

Schwinnig, S., & Ehleringer, JR. (2001). Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89, 464–480.

Smith, M. S., Fridley, J. D., Yin, J., & Bauerle, T. L. (2013). Contrasting xylem vessel constraints on hydraulic conductivity between native and non-native woody understory species. *Frontiers in Plant Science*, 4, 486.

Sperry, J. S., Meinzer, F. C., & McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*. 31(5), 632-45

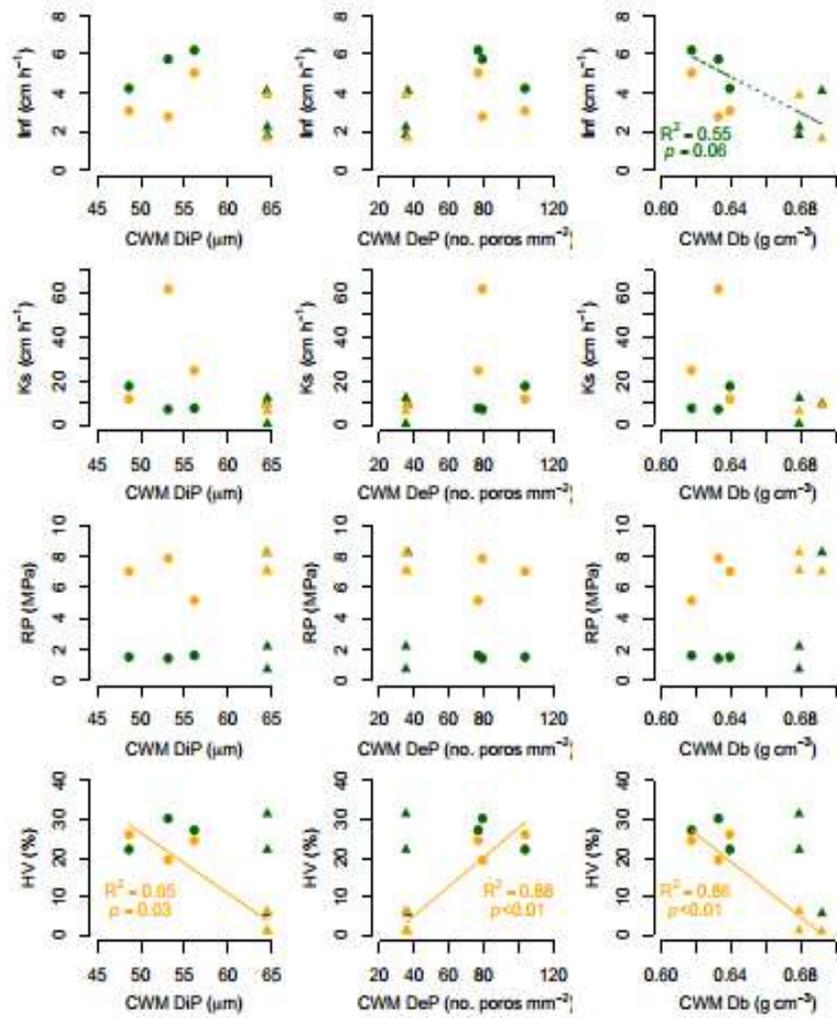
Suding, KN., Miller, AE., Bechtold, H., & WD. Bowman. (2006). The consequence of species loss on ecosystem nitrogen cycling depends on community compensation. *Oecologia*. 149, 141-149.

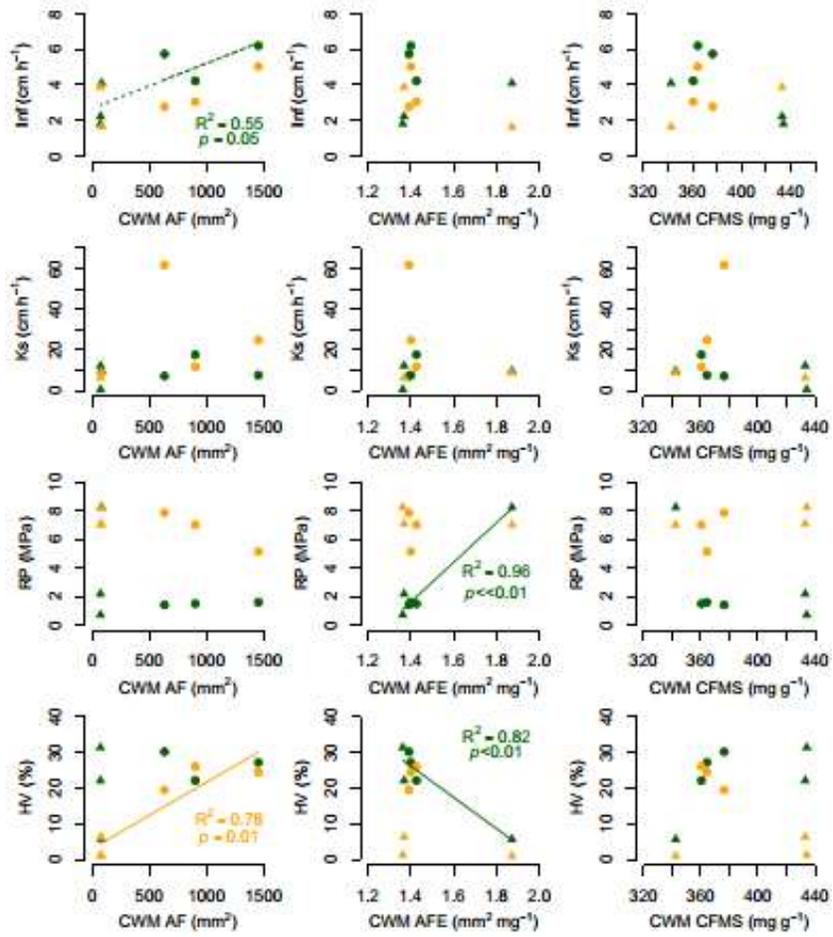
Tecco, P., Díaz, S., Cabido, M. & Urcelay, C. (2010) Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology*. 98, 17–27.

Te Beest, M., Stevens, N., Olf, H., & van der Putten, W. (2009). Plant–soil feedback induces shifts in biomass allocation in the invasive plant *Chromolaena odorata*. *Journal of Ecology*. 97, 1281–1290.

- Te Beest, M., Esler, K. & Richardson, D.** (2014). Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study. *Plant Ecology*. 216(2), 293-305.
- UICN.** (1999). *Especies Invasoras Exóticas*. Cuarta Reunión del Órgano Subsidiario de Asesoramiento Científico, Técnico y Tecnológico. Montreal. 6 p.
- Verloove, F.** (2013). New xenophytes from Gran Canaria (Canary Islands, Spain), with emphasis on naturalized and (potentially) invasive species. *Collectanea Botanica* 32, 59–82.
- Van Kleunen, M., Schlaepfer, D., Glaettli, M. & Fischer, M.** (2011). Preadapted for invasiveness: do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive plant species in their native range?. *Journal of Biogeography*. 38 (7), 1294–1304.
- Vilà, M., Bacher, S., Hulme, P., Kenis, M., Kobelt, M., Nentwig, W., Sol, D., & Solarz, W.** (2006). Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Ecosistemas*. 15(2),13-23.
- Vitousek, P., D'antonio, C., Loope, L., & Westbrooks, R.** (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*. 84(5), 468-478
- Zapata, A. & Manzano, F.** (2008). Influencia de seis especies arbóreas en la infiltración de agua en el suelo. *Agrociencia*. 42, 835-845.
- Westoby M.** (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*. 199, 213–227.
- Zilleti, B. & Capdevila, L.** (2003). Invasiones biológicas: una amenaza para la biodiversidad. *Cuadernos de biodiversidad*. 12, 11-14

ANEXOS





Anexo 1. Relación de los CWM y los procesos de regulación hídrica del suelo.