



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

DIVISION DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

Variación intraespecífica de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* sobre un gradiente climático en la Península de Nicoya, Costa Rica

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado como requisito para optar al grado de

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Luis Alan Galindo Segura

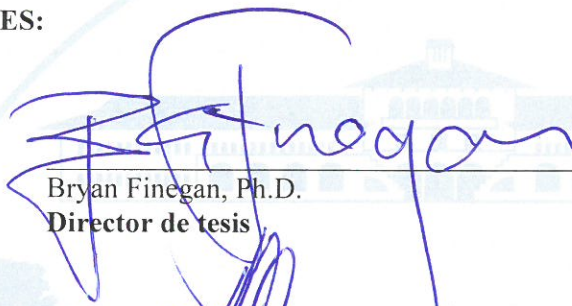
Turrialba, Costa Rica

2018

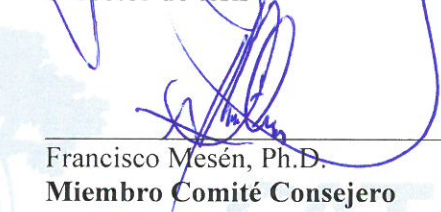
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

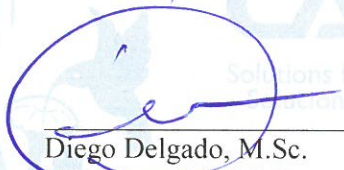
FIRMANTES:



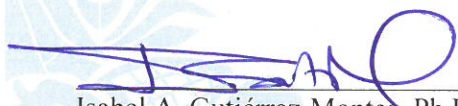
Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis



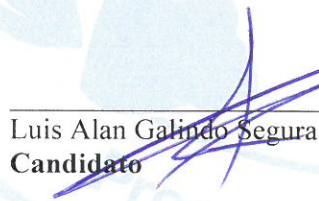
Francisco Mesén, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Isabel A. Gutiérrez-Montes, Ph.D.
Decana Programa de Posgrado



Luis Alan Galindo Segura
Candidato

Dedicatoria

A mis padres,

Fuente inagotable de apoyo

A Angélica Osorio

por ayudarme en cada momento de este proceso, pero sobre todo por enseñarme que el desarrollo más que intelectual debe ser personal

Agradecimientos

A Bryan Finegan, por posar su confianza en mí y apoyar en todo momento el proceso de esta investigación.

A Diego Delgado y Francisco Mesén, por su disposición, profesionalismo y valiosos aportes.

A los compañeros de Bioestadística, Sergio Vílchez y Eduardo Corrales, por su infinita paciencia y tan preciada asesoría a la hora de los análisis estadísticos.

A Leo Coto y a la Cátedra de Ecología por la asesoría y el préstamo de las herramientas y equipos necesarios para llevar a cabo esta investigación.

A toda la gente de Hojanca, Guanacaste, que hizo posible este trabajo; pero sobre todo al CACH (Centro Agrícola Cantonal de Hojanca), encabezado por Olman Cordero.

A Higinio Juárez, mil gracias por ayudarme a coleccionar todas esas hojas y compartir su amistad y conocimientos. Perdón por todos los piquetes de hormigas.

A Emel Rodríguez, Danilo Méndez y en general a toda la gente del Área de Conservación Tempisque del Sistema Nacional de Áreas de Conservación por toda su colaboración.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento a través de una beca de excelencia, mil gracias.

A Angélica Osorio, por ayudarme cuando me ahogaba en un mar de muestras y darme ánimos cuando la empresa parecía inalcanzable, no hay palabras para agradecer dicho acto. Siempre te estaré agradecido.

Índice

1. Introducción	1
2. Objetivos	2
2.1. Objetivo general	2
2.2. Objetivos específicos.....	2
3. Preguntas e hipótesis de investigación	2
4. Marco Teórico	4
4.1. Ecología basada en rasgos funcionales	4
4.2. Rasgos funcionales.....	4
4.2.1. Rasgos foliares	5
4.2.2. Rasgos del tallo.....	6
4.3. Variabilidad intraespecífica en plantas.....	8
4.4. Filtros ambientales y ensamblaje de comunidades	8
4.5. Ecología de la especie <i>Cedrela odorata</i> . L. 1759	10
5. Resultados generales	11
6. Conclusión general.....	11
7. Literatura citada	12
Artículo I.....	17
Variación intraespecífica de rasgos funcionales de <i>Cedrela odorata</i> sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica.....	17
1. Introducción	19
2. Metodología	20
2.1. Área de estudio	20
2.2. Estratificación del gradiente.....	22
2.3. <i>Muestreo de rasgos</i>	25
2.4. <i>Rasgos funcionales de tallo</i>	26
2.5. <i>Análisis estadístico</i>	27
3. Resultados	28
3.1. <i>Resultados generales</i>	28
3.2. <i>Relaciones entre rasgos funcionales</i>	29
3.3. <i>Respuesta de los rasgos funcionales a lo largo del gradiente</i>	32

4. Discusión	35
4.1. Relaciones entre rasgos funcionales.....	35
4.2. Respuestas de los rasgos funcionales a lo largo del gradiente de precipitación	36
4.3. Implicaciones de la variabilidad intraespecífica de rasgos funcionales de <i>C. odorata</i> y el cambio climático.....	39
5. Conclusiones	41
6. Literatura citada	42

Lista de cuadros

Cuadro 1. Revisión de los rasgos funcionales usados en la investigación	7
Cuadro 2. Descripción de los sitios de muestreo dentro del gradiente de precipitación en la península de Nicoya, Costa Rica	24
Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales evaluados de comunidades de <i>Cedrela odorata</i> , península de Nicoya, Costa Rica	28
Cuadro 4. Efecto del gradiente climático sobre los rasgos funcionales evaluados en <i>Cedrela odorata</i> , península de Nicoya, Costa Rica.	33

Lista de figuras

Figura 1.Descripción esquemática del papel de la variabilidad intraespecífica sobre el ensamblaje de comunidades	9
Figura 2 Mapa de la distribución de los haplotipos de <i>C. odorata</i> presentes en Costa Rica	10
Figura 3 Ubicación de la península de Nicoya en el territorio de Costa Rica	21
Figura 4.Mapa del rango de precipitación en la península de Nicoya, Costa Rica.....	22
Figura 5.Gradientes de precipitación sobre la península de Nicoya, Costa Rica.	23
Figura 6. Ubicación de los sitios de muestreo de <i>Cedrela odorata</i> sobre un gradiente climático, en la península de Nicoya, Costa Rica.....	25
Figura 7.Coeficiente de variación de rasgos funcionales de <i>Cedrela odorata</i> por zona de vida.....	29
Figura 8.Análisis de componentes principales de <i>Cedrela odorata</i> en función de sus rasgos funcionales sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica	30
Figura 9.Modelo lineal de efectos mixtos de la relación grosor de corteza vs el diámetro a la altura del pecho de <i>Cedrela odorata</i> sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica	31
Figura 10.Modelo lineal de efectos mixtos de la relación área foliar específica vs contenido de materia seca de <i>Cedrela odorata</i> sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica	32

Figura 11. Valores de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* por zonas de vida en un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica.34

Figura 12. Mapa de las poblaciones y distribuciones de los haplotipos de *Cedrela odorata* muestreados en Mesoamérica. 39

Lista de acrónimos, abreviaturas y unidades

AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
ANOVA	Análisis de varianza
BHT	Bosque húmedo tropical
BMHT	Bosque muy húmedo tropical
BST	Bosque seco tropical
cm	centímetros
CMS	Contenido de materia seca foliar
DAP	Diámetro a la altura del pecho
DM	Densidad de madera
g	gramos
GC	Grosor de corteza
Hmax	Altura máxima del árbol
m	metros
mg	miligramos
mm	milímetros

Resumen

Se conoce como variación intraespecífica a aquella diferenciación fenotípica dentro de una misma especie; es decir, individuos de la misma especie presentan características morfológicas o fisiológicas distintas. Recientes estudios sugieren que la variación intraespecífica de las especies puede influir en procesos ecológicos como el ensamblaje de comunidades. Estas investigaciones proponen que las especies presentan variación en sus rasgos funcionales, para hacerlas más susceptibles de lograr superar los filtros ambientales del ecosistema. Al traspasar estos filtros, las especies con características similares coexisten y forman comunidades. Las características físicas, morfológicas y fisiológicas que influyen sobre el éxito biológico de las especies, se conocen como rasgos funcionales. La ecología funcional es la rama de la ecología que se encarga de estudiar estos rasgos y trata de explicar cómo a su vez tienen eco sobre el funcionamiento del ecosistema. La variación en los rasgos, estaría ligada a procesos de respuesta a las condiciones climáticas del entorno o a diferentes tipos y niveles de perturbación. La manera más factible de comprobar estas ideas es mediante la investigación en gradientes climáticos, ya que se pueden apreciar cambios en las condiciones ambientales en distancias relativamente cortas. Debido a lo anterior, se implementó un proyecto de investigación para conocer si la especie *Cedrela odorata*, importante en los bosques secundarios de la península de Nicoya, presentaba cierto grado de variación intraespecífica en sus rasgos funcionales, y si dicha variación estaba relacionada a las condiciones climáticas de la zona de estudio. Para ello, se dividió en tres áreas clasificadas según la cantidad de precipitación media anual. El estrato 1 con un rango entre 1600-2400 mm, el estrato 2 entre 2400-2800 y el estrato 3 entre los 2800-4000 mm. Cada estrato coincide con las zonas de vida Holdridge: bosque seco tropical, bosque húmedo tropical y bosque muy húmedo tropical respectivamente. Se seleccionaron y evaluaron cinco rasgos funcionales (área foliar (mm^2), contenido de materia seca foliar (mg/g), área foliar específica (mm^2/mg), densidad de madera (g/cm^3) y grosor de corteza (cm), con el propósito de conocer si existían diferencias entre las divisiones del gradiente y comprobar las hipótesis planteadas. La hipótesis central fue que la especie de estudio presentaría características funcionales más adquisitivas en la zona húmeda y más conservativas en la zona seca, demostrando así que *C. odorata* mostraba variación intraespecífica en sus rasgos. *Cedrela odorata* en la península de Nicoya presentó variabilidad en la media de los valores de sus rasgos, sin embargo, la hipótesis sobre características conservativas y adquisitivas no se cumplió. Solo el área foliar parece responder positivamente al régimen de precipitación, pues fue menor en el bosque seco tropical que en el bosque húmedo y muy húmedo tropical. Si bien *C. odorata* no cumplió con las hipótesis propuestas, esta especie arbórea tropical si presenta cierto grado de variación intraespecífica en esta área geográfica. Se aprecia que *C. odorata* obtuvo valores distintos en las medias de sus rasgos entre zonas del gradiente ($p < 0,05$), lo que sugiere la existencia de un proceso de ajuste como respuesta a los estímulos externos, que no necesariamente es la cantidad de lluvia por año, el filtro ambiental con mayor efecto sobre la variación en los valores de rasgos. La variación intraespecífica de los rasgos funcionales de *Cedrela odorata* podría ser el motor de la resiliencia de esta especie; sin embargo, hace falta mayor investigación para tener certeza acerca de este proceso de adaptación.

Palabras claves: diferenciación fenotípica, ensamblaje de comunidades, filtro ambiental, resiliencia

Abstract

It is known as intraspecific variation, to that phenotypic differentiation within the same species, that is, individuals of the same species have different morphological or physiological characteristics. Recent studies suggest that intraspecific variation of species influences ecological processes such as the assembly of communities. These investigations propose that the species present variation in their functional traits, in order to make them more susceptible to achieve the environmental filters of the ecosystem. By passing these filters, species with similar characteristics coexist and form communities. The physical, morphological and physiological characteristics that influence the biological success of the species are known as functional traits. Functional ecology is the branch of ecology that is responsible for studying these features and tries to explain how they in turn have an echo on the functioning of the ecosystem. The variation in the traits would be linked to processes of response to the climatic conditions of the environment or to different types and levels of disturbance. The most feasible way to check these ideas is through research on climatic gradients. Since, one can see changes in environmental conditions over relatively short distances. Due to the above, a research project was implemented to know if *Cedrela odorata*, an important species in the secondary forests of the Nicoya Peninsula, showed a certain degree of intraspecific variation in its functional traits, and whether this variation was related to the climatic conditions of the study area. For this, the Nicoya peninsula was divided into 3 areas, classified according to the average annual precipitation amount. Stratum 1 with a range between 1600-2000 mm, stratum 2 with a range between 2000-2400 and stratum 3 with an average annual precipitation between 2800-3200 mm. Likewise, each stratum coincides with the Holdridge life zones, tropical dry forest, tropical humid forest and very humid tropical forest respectively. Five functional traits were selected and evaluated; foliar area (mm^2), foliar dry matter content (mg / g), specific foliar area (mm^2 / mg), wood density (g / cm^3) and bark thickness (cm). This in order to know if there were differences between the divisions of the gradient, and to check the hypotheses. The central hypothesis was that the study species would present more acquisitive functional characteristics in the humid zone and more conservative characteristics in the dry zone, demonstrating that *C. odorata* showed intraspecific variation in its traits; however, the hypothesis about conservative and acquisitive characteristics was not fulfilled. Only the foliar area seems to respond positively to the precipitation regime, the foliar surface area was lower in the tropical dry forest than the lamina of the individuals of the humid and very humid tropical forest. Although *C. odorata* did not comply with the hypotheses proposed, this tropical arboreal species does present a certain degree of intraspecific variation in this geographical area. It is appreciated that *C. odorata* has different values in the means of its traits between zones of the gradient ($p < 0.05$), which suggests the existence of an adjustment process, as a response to external stimuli, which is not necessarily the amount of rainfall per year, environmental filter with greater effect on the variation in the values of traits. The intraspecific variation of the functional traits of *C. odorata* could be the engine of the resilience of this species; however, more research is needed to be certain about this adaptation process.

Keywords: assembly of communities, environmental filtering, phenotypic variation, resilience

1. Introducción

Las especies cuentan con ciertas características físicas, morfológicas y fenológicas que repercuten en su éxito biológico en el ambiente; así mismo, influyen en los procesos ecológicos que se llevan a cabo dentro del ecosistema (Díaz y Cabido 2001; Martín-López *et al.* 2007; Violle *et al.* 2007). La ecología funcional trata de establecer la relación entre los rasgos funcionales y los procesos ecológicos (Cornelissen *et al.* 2003; Villéger *et al.* 2008); además esta rama de la ecología toma en cuenta la variación intraespecífica de las especies y reconoce esta habilidad como el motor de la resiliencia de las mismas y por lo tanto de los ecosistemas (Elmqvist *et al.* 2003).

En las plantas se ha identificado un grupo de rasgos que son el motor del funcionamiento del ecosistema. Este conjunto de rasgos muestra el vital “*trade off*” entre la rápida adquisición de recursos y la conservación de los mismos dentro de tejidos apropiadamente protegidos (Díaz *et al.* 2004). Wright *et al.* (2010), nos indican que rasgos funcionales como densidad de madera y el área específica foliar son excelentes predictores de tasas de mortalidad dentro de un gradiente de disponibilidad de agua, luz y nutrientes y, por lo tanto, tienen repercusión en el funcionamiento del ecosistema.

Wright *et al.* (2004), resaltan la existencia de un espectro de economía foliar y Chave (2009), uno de economía de la madera. La existencia de dichos espectros es la plataforma para entender el proceso de cómo las especies responden a las condiciones del ecosistema y cómo esta variación en el conjunto de rasgos modula el flujo de energía, agua y CO₂ hacia y desde los ecosistemas terrestres.

La manera más factible y utilizada para encontrar relaciones entre la variación en los valores de rasgos funcionales y las condiciones del ambiente, es mediante la medición sobre gradientes climáticos ya que se pueden encontrar diferencias en las condiciones ambientales en distancias relativamente cortas (Díaz *et al.* 1998).

La península de Nicoya, Costa Rica corresponde a una zona donde por cuestiones antropogénicas, el bosque original fue removido para dar cabida a actividades agropecuarias que, cuando dejaron de ser rentables, las tierras se abandonaron y poco a poco el bosque fue recuperando su extensión (Tapia-Arenas 2016). Este proceso de sucesión dio origen a una nueva masa boscosa después de un proceso de perturbación (Finegan 1992). En estas áreas es sumamente importante llevar a cabo labores de investigación, ya que los ecosistemas son prácticamente nuevos y han sido reconocidos por su potencial en cuanto a la prestación de servicios eco sistémicos (Guariguata y Ostertag 2001; Henao *et al.* 2015).

En esta región se seleccionó la especie *Cedrela odorata* y se evaluó la variación de cinco de sus rasgos funcionales con respecto a la precipitación de la zona, con el fin de conocer de qué manera influye el nivel de agua disponible vía precipitación sobre los valores de su área foliar, área foliar específica, contenido de materia seca, densidad de madera y grosor de la corteza.

Para llevar a cabo dicho fin, el gradiente de precipitación presente en la península de Nicoya se dividió en tres zonas, siendo el norte el área con condiciones más secas en comparación con la sección sur. Posteriormente, se evaluó la variación en los valores de los cinco rasgos funcionales antes mencionados y se los relacionó con la precipitación de cada zona.

Los resultados arrojan información acerca de la respuesta de las especies ante condiciones contrastantes de humedad y sugieren mecanismos de respuesta ante posibles eventos y cambios climáticos globales.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

- Contribuir al conocimiento de la variabilidad intraespecífica de rasgos funcionales de especies tropicales arbóreas.

2.2. Objetivos específicos

- Establecer la relación entre los valores de rasgos funcionales de las poblaciones de *Cedrela odorata* y las condiciones climáticas de la península de Nicoya.
- Determinar la relación que existe entre el conjunto de rasgos funcionales evaluados.

3. Preguntas e hipótesis de investigación

¿Existen diferencias entre las distintas zonas del gradiente en relación a los valores de los rasgos funcionales de *Cedrela odorata*?

- Se espera que en el extremo seco del gradiente, los individuos de *Cedrela odorata* muestren características más conservativas (baja área foliar, baja área foliar específica, alto contenido de materia seca, alta densidad de madera y alto grosor de corteza); en la zona húmeda se espera encontrar características funcionales más de tipo adquisitivas (alta área foliar, alta área foliar específica, bajo contenido de materia seca, baja densidad de madera y bajo grosor de corteza).

¿Qué conjunto de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* tienen relación significativa entre sí?

- La DM (densidad de madera) tiene relación positiva con el GC (grosor de corteza) y negativa con el AFE (área foliar específica).

- La DM (densidad de madera) tiene relación positiva con el GC (grosor de corteza).
- El GC (grosor de corteza) tiene relación positiva con el dap (diámetro a la altura del pecho).
- El CMS (contenido de materia seca) tiene relación negativa con el AFE (área foliar específica).
- El CMS (contenido de materia seca) tiene relación positiva con la DM (densidad de madera).

4. Marco Teórico

4.1. Ecología basada en rasgos funcionales

Los procesos ecológicos que se llevan a cabo dentro de un ecosistema en particular, están determinados en gran medida por las especies que lo habitan. Por mucho tiempo se relacionó la riqueza de especies al funcionamiento de los ecosistemas, pero dicho enfoque resultó ser insuficiente para dar explicación a las respuestas de las especies a variables ambientales (Córdova- Tapia y Zambrano 2015), ya que supone una equivalencia ecológica entre las especies, lo que implica que todas tienen la misma probabilidad de alcanzar el éxito biológico (Chave 2004).

La evaluación de ecosistemas mediante la cuantificación de la biodiversidad permitió describir patrones de distribución espacial y temporal de las especies, comparar sistemas con base en su estado de conservación y respaldar prioridades sobre esfuerzos de conservación. Este enfoque es limitado para explicar procesos ecológicos (Cornelissen *et al.* 2003), ya que no considera la diferenciación morfológica y fisiológica de las especies (Hooper *et al.* 2005).

Actualmente existe una tendencia acelerada por el estudio de la diversidad de rasgos funcionales, también conocida como diversidad funcional. Cada vez más, la diversidad funcional se identifica como el motor del funcionamiento de los ecosistemas. La descomposición de la diversidad en rasgos funcionales evidencia la influencia de los agentes abióticos y bióticos sobre la estructura de las comunidades silvestres (Villéger *et al.* 2008).

La ecología funcional trata de explicar la relación entre el componente de la biodiversidad que influye en la dinámica y el funcionamiento del ecosistema, y establece principios y herramientas que buscan unir las características de las comunidades con funciones y servicios ecosistémicos (Cornelissen *et al.* 2003).

La diversidad funcional se define como el grado de diferencias de rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Mason y Bello 2013). Así mismo, Díaz *et al.* (2007), definen la diversidad funcional como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema en particular. La ecología funcional se basa en la medición de aquellos rasgos funcionales que tienen un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una o más respuestas a variables ambientales (Martín-López *et al.* 2007).

La diversidad funcional se encuentra en un auge y ha sido aplicada a diversos temas de la teoría ecológica como la influencia de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas, las facetas de la biodiversidad que influyen en los procesos ecosistémicos y su relación con las condiciones ambientales, así como las reglas de ensamblaje en las comunidades y su relación con la diversidad funcional (Córdova y Zambrano 2015).

4.2. Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, o incluso desde el nivel celular de un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y/o en los efectos de dicho organismo sobre el ecosistema (Lavorel y Garnier 2002; Cornelissen *et al.* 2003; Violle *et al.* 2007).

Los rasgos funcionales son definidos como los atributos biológicos que influyen en el rendimiento de los organismos (Violle *et al.* 2007). Básicamente, los rasgos funcionales tienen que ser relacionados

con los procesos ecosistémicos o con la estabilidad del ecosistema a través de la resistencia y la resiliencia (Villéger *et al.* 2010).

Algunas características importantes de los rasgos funcionales son:

Cada valor particular tomado por un rasgo en un espacio y tiempo determinado se denomina atributo. Los rasgos pueden mostrar diferentes atributos a través de gradientes espaciales ambientales o temporales. Por lo tanto, el atributo es generalmente valorado para una población y, en este sentido, es clave la medición de la información ambiental (precipitación, temperatura, humedad suelo, nutrientes, entre otros), donde fue tomado el rasgo para su posterior interpretación ecológica o evolutiva.

Los rasgos funcionales se pueden dividir en dos categorías; los de repuesta y los de efecto. Los rasgos funcionales que determinan el éxito de las especies dado un grupo de condiciones y presiones bióticas se les denomina rasgos de respuesta. Los rasgos de efecto son aquellos que determinan cómo las especies contribuyen a los procesos ecosistémicos (Lohbeck *et al.* 2012).

La ecología funcional persigue el objetivo de entender cómo los rasgos funcionales varían entre especies y dentro de las mismas (variabilidad intraespecífica) y cuál es su importancia ecológica y capacidad adaptativa (Salgado Negret *et al.* 2016)

Investigaciones acerca de la ecología funcional de las plantas han ayudado a identificar y generar una lista de rasgos funcionales que proporciona información robusta sobre los procesos ecológicos dentro de los sistemas naturales, pues tienen influencia directa sobre la supervivencia y ciclaje de nutrientes (Westoby *et al.* 2002). Estos rasgos son de fácil medición y permiten generar una distribución de valores a nivel de especie o incluso en comunidades muy diversas (Kraft *et al.* 2008)

4.2.1. Rasgos foliares

El área foliar (AF), es la superficie proyectada de un lado de una hoja (lámina foliar) y está dada en mm^2 . El AF de una especie es un rasgo funcional que está sumamente relacionado con las condiciones ambientales del ecosistema que habita dicha especie. Este rasgo tiene una estrecha relación con varios procesos fisicoquímicos dentro de las plantas, tales como la fotosíntesis y el intercambio gaseoso (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Debido lo anterior, el AF de las plantas determina como estas aprovechan los recursos disponibles en el entorno (Reich *et al.* 1998). Según Castellanos-Castro y Newton (2015), la variabilidad de este rasgo está asociada a la variabilidad climática debido a que las especies se adaptan a las condiciones cambiantes de disponibilidad de luz y agua y proponen una tolerancia coordinada a la escasez de ambos.

El área foliar específica (AFE), es el área de la hoja fresca dividida por su peso seco; su magnitud se mide en mm^2/g . Este rasgo funcional tiene una relación positiva con la tasa potencial de crecimiento, así como con la capacidad de fotosintetizar. Valores bajos de este rasgo indican una gran inversión en la creación de estructuras de defensa; a su vez, supone una vida de la hoja más larga, bajas tasas metabólicas y un uso más eficiente de los recursos. Especies establecidas en ambientes ricos en recursos (agua y nutrientes), tienden a tener valores mayores que otras en ambientes más precarios (Cornelissen 2003). Mediavilla *et al.* (2001), sugieren que este rasgo tiene afectación directa sobre el intercambio gaseoso de las plantas y concentración de carbono y nitrógeno en las hojas.

El contenido de materia seca foliar (CMS), es el peso secado al horno de una hoja dividido entre el peso fresco de la misma; se expresa en mg/g . Este rasgo ha mostrado un relación negativa con el

crecimiento potencial de las plantas y una relación positiva con la vida útil de las hojas (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

El CMS junto con el área foliar específica (AFE), reflejan la compensación fundamental de las plantas entre una rápida producción de biomasa (alto AFE y bajo CMS), y una eficiente conservación de los nutrientes (bajo AFE y alto CMS) (Garnier *et al.* 2001).

4.2.2. Rasgos del tallo

La densidad de madera (DM), se define como el cociente entre la masa del material seco al horno y la masa del agua desplazada por su volumen (gravedad específica de madera); su magnitud se expresa en g/cm^3 . Las tasas de crecimiento rápido de las especies de árboles demandantes de luz (heliófitas), han sido relacionadas en cierta medida a las especies de maderas con densidades bajas y de bajo costo de producción de tallos. La DM juega un rol importante en el “*trade off*” entre el rápido crecimiento de las especies y el incremento en el riesgo a daños y la mortalidad (King *et al.* 2006), y, en conjunto con la tasa de crecimiento, pueden hacer inferencia en cómo las especies asimilan y usan los recursos del medio en el que habitan. (Poorter 2008). En combinación con el tamaño relativo de la planta, también juega un papel global importante en la concentración de carbono sobre el suelo.

El grosor de corteza (GC) es el espesor de la corteza medido en mm o en cm. Muchos autores mencionan su rol importante como protección del tallo (Romero y Bolker 2008; Midgley *et al.* 2010; Ferrenberg y Mitton 2014), especialmente al fuego (Lawes *et al.* 2013, Pausas 2015). Sin embargo, tiene otras funciones cruciales como participar en la mecánica de fluidos de los árboles, la corteza puede almacenar agua y nutrientes (Rosell y Olson 2014) y en la fotosíntesis del tallo (Rosell *et al.* 2015).

En el Cuadro 1 se indican los rasgos funcionales usados en la investigación y su rol como rasgos de respuesta y de efecto.

Cuadro 1. Revisión de los rasgos funcionales usados en la investigación, su rol como rasgo respuesta (cómo responden a diferentes gradientes ambientales) y su rol como rasgos de efecto (cómo influyen en el funcionamiento del ecosistema). Los signos “+” y “-“ indican la dirección hipotética del valor de rasgo que cambiaría a lo largo de un gradiente ambiental y la dirección de aquellos valores altos que se espera que tengan un efecto en el ecosistema
Fuente: Madelon Lohbeck 2012

Rasgo funcional	Indicador de rendimiento	Rol como rasgo respuesta					Rol como rasgo efecto									
		luz	calor	agua	nutrientes	daño físico	conectividad en el paisaje	biomasa permanente	productividad primaria	producción de hojarasca	descomposición	ciclaje de nutrientes	consumo por herbívoros	resistencia al daño	intercambio de calor	evapotranspiración
Área foliar (mm²)	Área de interceptación de luz, respiración, transpiración, enfriamiento de la hoja e intercambio gaseoso	+	+	+				+							+	+
Área específica foliar (mm²/g)	Economía de la captura de luz, asimilación neta, tasa de crecimiento, vida útil de la hoja, capacidad fotosintética	+	+	+		-		+	+	+	+	+	+	-	+	+
Contenido de materia seca foliar (mg/g)	Costo de construcción, retención de nutrientes, resistencia al daño mecánico y herbivoría, tolerancia a las limitaciones de agua	-		-	-	+		-	-	-	-	-	-	+		
Densidad de madera (g/cm³)	Costo de construcción, tasa de crecimiento, vulnerabilidad del tallo y tasa de mortalidad	-		-		+	+	-						+		

4.3. Variabilidad intraespecífica en plantas

Las plantas pueden mostrar una gran variabilidad intraespecífica, esto es, la respuesta a las restricciones abióticas o bióticas (Violle *et al.* 2007, Violle *et al.* 2012). La variación intraespecífica permite a las especies vegetales sobrevivir, crecer y reproducirse en nuevas condiciones ambientales (Joshi *et al.* 2001).

Los estudios de Donoso (1987), demuestran que las especies del género *Nothofagus* en Chile pueden presentar gran variabilidad de morfotipos en relación a las distintas condiciones ambientales del área de estudio y la gran capacidad de hibridación de las especies de este género, así mismo De la Riva *et al.* (2013), sugieren que las especies pueden presentar diferentes estrategias funcionales dependiendo de la disponibilidad de recursos en el medio, evidenciando así, la existencia de un proceso de diferenciación interna a nivel comunidad e incluso a nivel especie.

Esta habilidad de las especies para hacer frente a las condiciones cambiantes del medio ambiente tiene gran implicación en el ensamble de la comunidad, ya que la variabilidad intraespecífica de una especie favorece o no su inclusión a la comunidad (Jung *et al.* 2010). El ensamble de especies en la comunidad dependerá de dos procesos: el primero, la variabilidad de los rasgos funcionales de las especies para adaptarse a los filtros ambientales y el segundo, los recursos que limitan la coexistencia entre especies y dan cabida a la competencia (Cornwell y Ackerly 2009).

Estudios recientes indican que la variación intraespecífica puede llegar a tener efectos significativos sobre la funcionalidad de procesos ecológicos que se suscitan dentro de los ecosistemas (ciclaje de nutrientes, captura de carbono, respuesta a la herbivoría). Los estudios acerca de la variación intraespecífica pueden integrarse plenamente en teorías ecológicas y así ayudar a mejorar nuestra comprensión acerca de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas y podrían predecir sus respuestas a cambios globales (Albert *et al.* 2010).

4.4. Filtros ambientales y ensamblaje de comunidades

Según Cornwell y Ackerly (2009), la media, la dispersión y el espaciamiento de los valores de los rasgos funcionales dentro de las comunidades es moldeado por los procesos de ensamblaje de la comunidad. Estos autores proponen dos tipos de procesos de ensamblaje; el primero es la existencia de filtros de hábitat que limitan el rango de estrategias viables, y el segundo, una división de micrositios y/o recursos que conducen la coexistencia de especies.

Dado un conjunto de especies y teniendo todos los rasgos funcionales medidos para cada especie, el objetivo sería conocer qué rasgos y por lo tanto que subconjunto de especies podrían suscitarse en un ambiente en particular. Bajo esta idea, el ambiente funciona como un filtro, que elimina todas las especies que carecen de las combinaciones específicas de rasgos (Keddy 1992). La combinación de diferentes tipos de filtros producirá una determinada composición de la comunidad (Lortie *et al.* 2004). Díaz *et al.* (1998), encontraron que en un gradiente en Argentina los valores de los rasgos funcionales estaban asociados al efecto filtro de las condiciones climáticas; Maire *et al.* (2012), sugieren que el efecto filtro del hábitat junto con el efecto de diferenciación de nicho determinan la abundancia de especies.

La hipótesis del filtro ambiental propone que las especies que coexisten son muy similares entre ellas, ya que las condiciones ambientales actúan como un filtro y solo permiten que algunos

rasgos persistan (Zobel 1997). Los filtros ambientales limitan la presencia así como la abundancia de ciertas especies (Mouillot *et al.* 2007).

Recientes investigaciones demuestran que la variabilidad intraespecífica juega un papel importante en el ensamblaje de comunidades. Jung *et al.* (2010), sugieren que dicha variación permite a las especies pasar a través de los diferentes filtros ambientales y da pie a la coexistencia con otras especies (Figura 1). Este equipo de investigadores encontró que ciertas especies de zonas inundadas en Luxemburgo ajustaban sus valores de AFE, para pasar los filtros ambientales de esa zona.

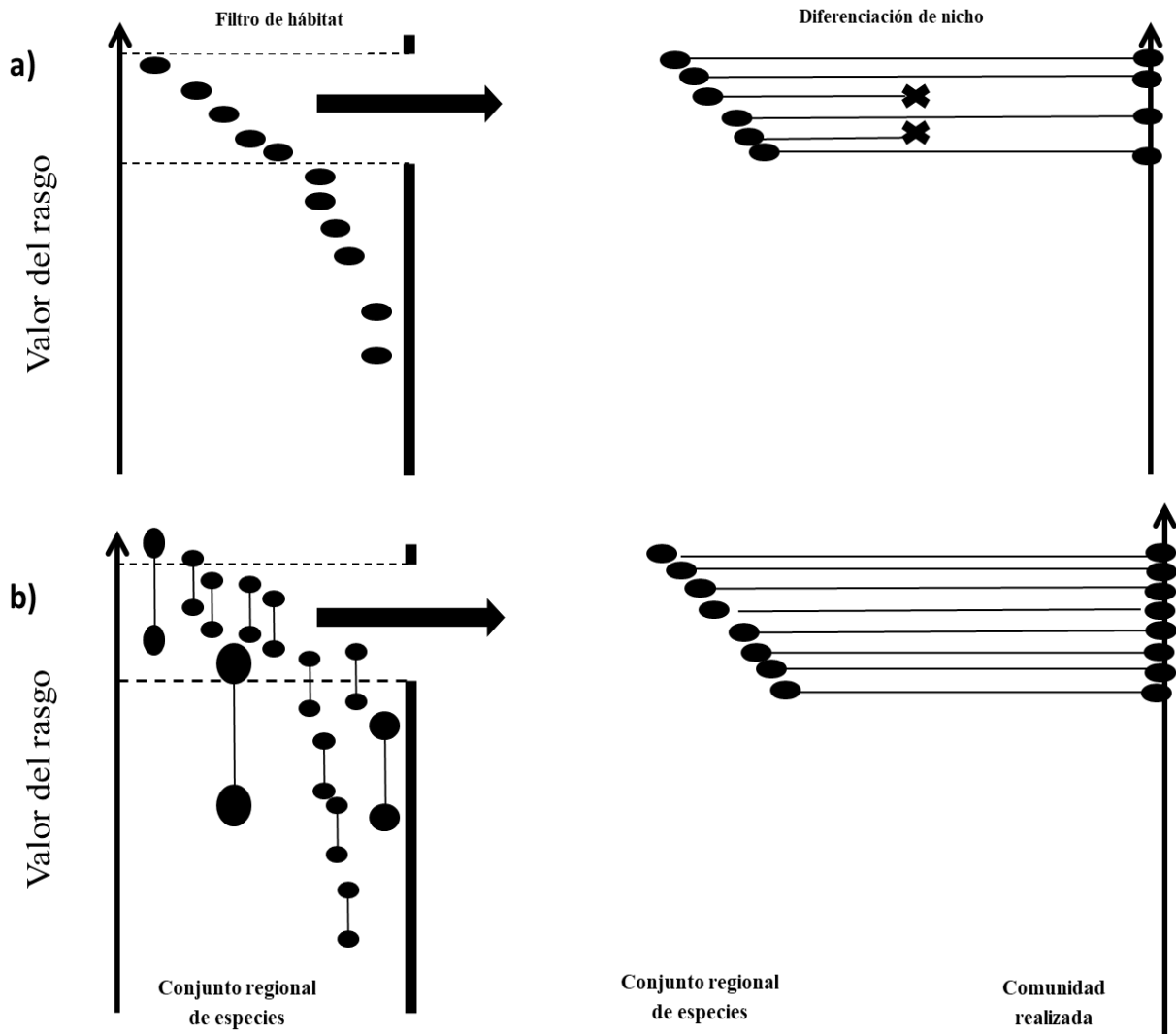


Figura 1. Descripción esquemática del papel de la variabilidad intraespecífica sobre el ensamblaje de comunidades
Fuente: Jung *et al.* 2010

4.5. Ecología de la especie *Cedrela odorata*. L. 1759

Cedrela odorata (Meliaceae), es nativa del neo trópico y se distribuye desde México (latitud 26° N) hasta el norte de Argentina (latitud 28° S), incluyendo islas del Caribe. Por la característica de la madera, está catalogada dentro de las llamadas “maderas preciosas”. Por más de 200 años esta especie ha sido severamente explotada, provocando que sus reservas mundiales en regiones tropicales de Centro y Sudamérica se encuentren en declive (Pennington y Sarukhán 2005).

Por tal motivo, en muchos países de Latinoamérica, *Cedrela odorata* se encuentra en categorías de riesgo como una especie amenazada, tanto por la pérdida de su hábitat como por la tala inmoderada (Cerrillo *et al.* 2013).

Esta especie puede habitar en laderas y planicies costeras y se desarrolla tanto en suelos calcáreos como en suelos ricos en materia orgánica, siempre y cuando el suelo esté bien drenado. Crece en un rango de temperatura que va de 22 a 32°C y en zonas con precipitaciones entre los 1600 a 2500 mm. Se puede encontrar desde el nivel del mar hasta los 1200 msnm (Rojas-Rodríguez y Torres-Córdoba 2013).

En Costa Rica se encuentran dos poblaciones distintas genéticamente. La primera población es la del Pacífico Norte, adaptada a condiciones más áridas; la segunda corresponde a la del Atlántico y Pacífico Sur con condiciones más húmedas (Figura 2). Ambas poblaciones son genética y fenotípicamente distintas (Cavers *et al.* 2003a).

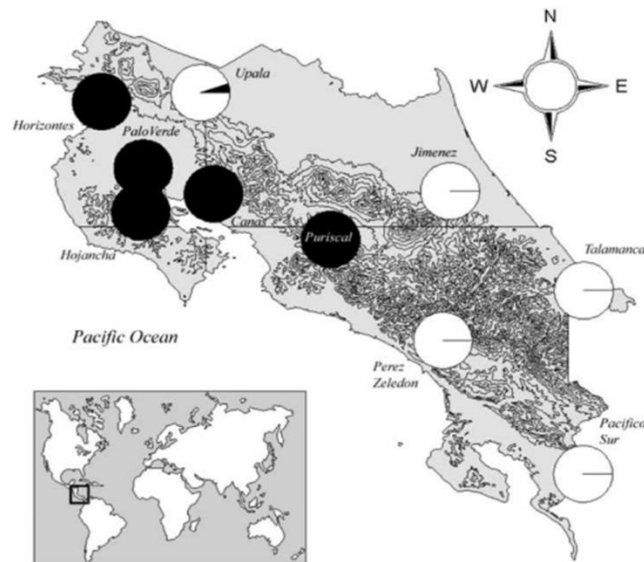


Figura 2. Mapa de la distribución de los haplotipos de *C. odorata* en Costa Rica. Se muestra la distribución de los dos haplotipos de cpDNA identificados. Negro = haplotipo A; Blanco = haplotipo B.

Fuente: Cavers *et al.* (2003a)

5. Resultados generales

- Para esta investigación *Cedrela odorata* presentó dos relaciones significativa entre pares de rasgos funcionales. El contenido de materia seca está relacionado negativamente con área foliar específica; así mismo, el grosor de la corteza presentó una relación positiva con el diámetro a la altura del pecho.
- El gradiente mostró un efecto significativo sobre la variación de los cinco rasgos funcionales evaluados para *C. odorata*.
- El rasgo funcional área foliar (mm^2), fue el único que cumplió la hipótesis, las hojas de *C. odorata* son más pequeñas en la zona del gradiente con menor precipitación y una estacionalidad de la precipitación más acentuada.
- Las zonas del gradiente que presentan mayor contraste de precipitación no mostraron diferencias estadísticas ($p < 0,05$), entre las medias de los valores de los rasgos. Los datos sugieren que otros factores locales influyen de manera más fuerte que la precipitación.

6. Conclusión general

Se concluye que los rasgos funcionales de *C. odorata* pueden variar debido a una amplia gama de factores tanto bióticos como abióticos y que la variación climática no tiene necesariamente la mayor influencia sobre dicha variabilidad. Algunos rasgos pueden variar debido a relaciones entre ellos, como es el caso de la relación encontrada entre el grosor de la corteza y el diámetro a la altura del pecho. El área foliar parece responder positivamente al régimen de precipitación, sin embargo, los patrones de variación de los demás rasgos parecen responder a distintos factores. *C. odorata* mostró que puede ajustar los valores de sus rasgos funcionales para así poder traspasar los filtros ambientales que son específicos para cada zona del gradiente. La variación intraespecífica de los rasgos funcionales de esta especie arbórea tropical, podría ser el motor de su resiliencia y por tal motivo puede ser la razón por la cual *C. odorata* puede estar presente en una amplia gama de ecosistemas.

7. Literatura citada

- Aguirre M, Z; Kvist, L; Sánchez T, O. 2006. Bosques secos en Ecuador y su diversidad (en línea). *In* Moraes R, M; Øllgaard, B; Peter Kvist, L; Borchsenius, F; Balslev, H (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz, Bolivia, Universidad mayor de San Andrés. Consultado 20 dic. 2017. Disponible en <http://www.beisa.dk/Publications/BEISA%20Book%20pdfer/Capitulo%2011.pdf>
- Albert, CH; Thuiller, W; Yoccoz, NG; Soudant, A; Boucher, F; Saccone, P; Lavorel, S. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98:604-613.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, J. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos (en línea). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 105 p. (Serie técnica. Informe técnico no. 384) Consultado 20 dic. 2017. Disponible en http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/8190/Valoracion_y_analisis_de_la_diversidad_funcional.pdf?sequence=3 (Repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr).
- Castellanos- Castro, C; Newton, A . 2015. Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest (en línea). *Colombia Forestal* 18(1):117-138. Consultado 20 dic. 2017. Disponible en <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a07>
- Cavers, S; Navarro, C; Lowe, A. 2003a. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units in *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in Costa Rica. *Conservation Genetics* 4:571-580.
- Cerrillo, RMN; Agote, N; Pizarro, F; Ceacero, CJ; Palacios, G. 2013. Elements for a non-detriment finding of *Cedrela* spp. in Bolivia—A CITES implementation case study. *Journal for Nature Conservation* 214:241-252.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology letters* 7:241-253.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- Córdova-Tapia, F; Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades (en línea). *Ecosistemas* 24(3):78-87. Consultado 30 ene. 2018. Disponible en <https://revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/1077> (Revistaecosistemas.net)
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H; Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell, WK; Ackerly, DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.

- De la Riva, E; Tosto, A; Olmo, M; Pérez-Ramos, I; Marañón, T; Villar, R. 2013. Respuestas funcionales de comunidades leñosas mediterráneas bajo diferentes escenarios hídricos. *In* Congresos Forestales.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 1611:646-655.
- Díaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 91:113-122.
- Díaz, S; Hodgson, J; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Marti, G; Grime, J; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; Torres-Espuny, L de; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3):295-304.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, TM. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10452:20684-20689.
- Donoso, C. 1987. Variación natural en especies de *Nothofagus* en Chile. *Bosque (Valdivia)* 82:85-97.
- Elmqvist, T; Folke, C; Nyström, M; Peterson, G; Bengtsson, J; Walker, B; Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 19:488-494.
- Ferrenberg, S; Mitton, JB. 2014. Smooth bark surfaces can defend trees against insect attack: resurrecting a 'slippery' hypothesis. *Functional Ecology* 284:837-845.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47(1-4):295-321.
- Garnier, E; Shipley, B; Roumet, C; Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 155:688-695.
- Guariguata, MR; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148(1-3):185-206.
- Henao Bravo, E; Ordoñez, Y; Camino Velozo, R; Villalobos Soto, R; Carrera Gambeta, F. 2015. El bosque secundario en Centroamérica: un recurso potencial de uso limitado por procedimientos y normativas inadecuadas (en línea). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 44 p. (Serie técnica. Boletín técnico 77). Consultado 30 ene. 2018. Disponible en

http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/7242/el_bosque_secundario_en_ca.pdf?sequence=3&isAllowed=y

- Hooper, DU; Chapin, F; Ewel, J; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, J; Lodge, D; Loreau, M; Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Joshi, J; Schmid, B; Caldeira, M; Dimitrakopoulos, P; Good, J; Harris, R; Hector, A; Huss-Danell, K; Jumpponen, A; Minns, A. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 46:536-544.
- Jung, V; Violle, C; Mondy, C; Hoffmann, L; Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140.
- Keddy, PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation Science* 32:157-164.
- King, DA; Davies, SJ; Tan, S; Noor, NS. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94:670-680.
- Kraft, NJ; Valencia, R; Ackerly, DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322(5901):580-582.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5):545-556.
- Lawes, MJ; Midgley, JJ; Clarke, PJ. 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* 101(2):517-524.
- Lohbeck, M; Poorter, L; Paz, H; Pla, L; van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(2):89-96.
- Lortie, CJ; Brooker, RW; Choler, P; Kikvidze, Z; Michalet, R; Pugnaire, FI; Callaway, RM. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107(2):433-438.
- Maire, V; Gross, N; Börger, L; Proulx, R; Wirth, C; Pontes, LdS; Soussana, JF; Louault, F. 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* 196(2):497-509.
- Martín-López, B; González, JA; Díaz, S; Castro, I; García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16(3):69-80.
- Mason, NW; Bello, F; Mouillot, D; Pavoine, S; Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of vegetation science* 24:794-806.

- Mediavilla, S; Escudero, A; Heilmeyer, H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21(4):251-259.
- Midgley, JJ; Lawes, MJ; Chamailé-Jammes, S. 2010. Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany* 58:1-11.
- Mouillot, D; Dumay, O; Tomasini, JA. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71(3-4):443-456.
- Pausas, JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29(3):315-327.
- Pennington, TD; Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 3 ed. México, UNAM. 523 p.
- Pérez-Harguindeguy, N; Diaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, M; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; Steege, H ter; van der Heijden, MGA; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen; JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234.
- Poorter, L. 2008. The relationships of wood-, gas-and water fractions of tree stems to performance and life history variation in tropical trees. *Annals of Botany* 102(3):367-375.
- Reich, P; Ellsworth, D; Walters, M. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12(6):948-958.
- Rojas-Rodríguez, F; Torres-Córdoba, G. 2013. Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción Cedro amargo (*Cedrela odorata* L.). *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 11(26):25-27.
- Romero, C; Bolker, BM. 2008. Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research* 38(3):611-618.
- Rosell, JA; Castorena, M; Laws, CA; Westoby, M. 2015. Bark ecology of twigs vs. main stems: functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia* 178(4):1033-1043.
- Rosell, JA; Olson, ME. 2014. The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. *American Journal of Botany* 1015:764-777.
- Salgado Negret, B; Paz, H; Pulido Rodríguez, EN; Cabrera, M; Ruíz Osorio, C; López Ordoñez, JP; Stiles, FG; Parra Vergara, JL; Cortés Gómez, AM; Ramírez Pinilla, MP 2016. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad:

protocolos y aplicaciones. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Tapia-Arenas, CA. 2016. Análisis del cambio de cobertura forestal 2005-2015 en Guanacaste, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.
- Villéger, S; Miranda, JR; Hernández, DF; Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6):1512-1522.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116(5):882-892.
- Violle, C; Enquist, BJ; McGill, BJ; Jiang, L; Albert, CH; Hulshof, C; Jung, V; Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology Evolution* 27(4):244-252.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125–159.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JH; Diemer, M. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Wright, SJ; Kitajima, K; Kraft, NJ; Reich, PB; Wright, IJ; Bunker, DE; Condit, R; Dalling, JW; Davies, SJ; Díaz, S; Engelbrecht, BMJ; Harms, KE; Hubbell, SP; Marks, CO; Ruiz-Jaen, MC; Salvador, CM; Zanne, AE. 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91(12):3664-3674.
- Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12(7):266-269.

Artículo I

Variación intraespecífica de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica

Intraspecific variation of functional traits of Cedrela odorata on a climatic gradient in the Nicoya peninsula, Costa Rica

Galindo Segura Luis Alan, Finegan Bryan, Delgado Diego, Mesén Francisco

Resumen

Las plantas presentan variación intraespecífica en sus rasgos funcionales, posiblemente para lograr individuos más susceptibles a traspasar los filtros ambientales que el ecosistema impone; por lo tanto, esta variación dentro de especies, influye sobre mecanismos que controlan la coexistencia de especies y el ensamblaje de comunidades. En este estudio evaluamos la variación intraespecífica de cinco rasgos funcionales (área foliar, área específica foliar, contenido foliar de materia seca, densidad de madera y grosor de corteza) de la especie *Cedrela odorata* en la península de Nicoya, Costa Rica. Nuestra hipótesis sugería que *C. odorata* presentaría medias de rasgos funcionales distintas a lo largo del área de estudio, mostrando cierta tendencia; estrategias funcionales más conservativas en la sección norte y características más adquisitivas en la sección sur, debido a la respuesta de los individuos a las diferentes condiciones de humedad presentes en esta área geográfica. La zona de estudio se dividió en tres categorías con base en la precipitación media anual de cada una de ellas. En total se evaluaron 90 individuos en 14 sitios de muestreo a lo largo de la península. El área foliar (mm^2), cumplió la hipótesis propuesta pues la superficie de lámina foliar se relacionó positivamente con la cantidad de precipitación de cada división de la zona de estudio. Para el resto de los rasgos, la hipótesis no se cumplió. Sin embargo, la especie en estudio presentó variación intraespecífica en sus rasgos funcionales pues se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$), en las medias de los rasgos entre distintas zonas de estudio. Se apreció que *C. odorata* posiblemente ajustó los valores de los rasgos funcionales para poder traspasar ciertos filtros ambientales, siendo no necesariamente la cantidad de precipitación media anual el filtro ambiental con el mayor efecto. Lo anterior sugiere que la variación en los valores de los rasgos depende de factores bióticos o abióticos locales con un efecto mayor que solo el efecto filtro de la cantidad de agua disponible vía precipitación.

Palabras clave: ensamblaje de comunidades, estrategias funcionales, factores bióticos y abióticos, filtro ambiental

Abstract

Plants have intraspecific variation in their functional traits, possibly to achieve individuals more susceptible to trespass environmental filters that the ecosystem imposes. Therefore, this variation within species, influences mechanisms that control the coexistence of species and the assembly of communities. The intraspecific variation of five functional traits (foliar area, specific foliar area, dry matter content, wood density and bark thickness) were evaluated in the Nicoya peninsula of the species *Cedrela odorata*, present in the Nicoya Peninsula. The hypothesis suggested that *C. odorata* would present means of different functional traits throughout the study area, due to the response of individuals to the different moisture conditions present in this geographical area. The study area was divided into 3 categories, based on the average annual rainfall of each of them. In total, 90 individuals of *C. odorata* were evaluated in 14 sampling sites along the Nicoya peninsula. The foliar area (mm²), fulfilled the proposed hypothesis, the leaf blade surface was positively related to the amount of precipitation of each division of the study area. For the rest of the traits, the hypothesis was not fulfilled. However, the study species showed intraspecific variation in their functional traits, significant differences were found ($p < 0.05$) in the means of traits between different study areas. It was appreciated that *C. odorata* possibly adjusted the values of the functional traits to be able to cross certain environmental filters, being not necessarily the amount of annual average precipitation, the environmental filter with the greatest effect. This suggests that the variation in the values of the traits depends on local biotic or abiotic factors with a greater effect, than only the filter effect of the amount of water available; via precipitation.

Key words: biotic or abiotic factors, community assembly, environmental filtering

1. Introducción

Los procesos que dictan el funcionamiento de los ecosistemas dependen de las especies que lo conforman. Las plantas regulan los flujos de agua, nutrientes y CO₂ hacia y desde los ecosistemas terrestres (Lohbeck *et al.* 2012). Para mantener en funcionamiento los sistemas naturales, estos flujos deben de permanecer; por lo tanto, conservar las especies que realizan estos procesos debe ser a donde se direccionen los esfuerzos de conservación.

Un número creciente de investigaciones científicas utilizan la ecología basada en rasgos funcionales para describir, analizar y predecir una amplia gama de procesos ecológicos (van Bodegom *et al.* 2014; Wright *et al.* 2017). Esta disciplina investiga cómo las características que ayudan al éxito biológico de las especies dentro de un ecosistema dado tienen influencia en el funcionamiento del mismo (Díaz y Cabido 2001; Violle *et al.* 2007).

Se les llama filtros ambientales a los factores bióticos y abióticos a los cuales las especies están sometidas y deberán de traspasar para establecerse en la comunidad y formar parte de los procesos ecológicos (Díaz *et al.* 1998). El éxito biológico de estas especies dependerá de la variabilidad de sus rasgos en respuesta a los estímulos externos (Cornwell y Ackerly *et al.* 2009). El grado de especialización individual es muy amplio entre especies y entre poblaciones (Bolnick *et al.* 2002); cuando existe variación dentro de una misma población, se le conoce como variación intraespecífica.

La variación intraespecífica provee la materia prima para la selección natural, por lo que es clave para los procesos evolutivos; dicha variación puede tener considerables efectos ecológicos (Bolnick *et al.* 2011). Varios autores realzan la importancia de la variación intraespecífica como la clave de la selección natural y por lo tanto, motor de la resiliencia ecosistémica (Elmqvist *et al.* 2003; Bolnick *et al.* 2011). Sin embargo, esta variación ha sido ignorada por mucho tiempo por los investigadores a la hora de realizar teorías o modelos ecológicos (Violle *et al.* 2012).

En Costa Rica, como resultado del implemento de políticas ambientales en pro de la conservación, los bosques secundarios han tomado gran importancia por su manejo y aprovechamiento potenciales (Henaó *et al.* 2015), ya que se les ha reconocido como ecosistemas relevantes por la prestación de bienes y servicios a la sociedad (Guariguata y Ostertag 2001). Por tal motivo es necesaria la investigación de las especies que conforman esta incipiente cobertura boscosa.

Un ejemplo concreto es el caso de la península de Nicoya en Guanacaste, que por muchos años fue sometida a un fuerte proceso de deforestación para darle cabida a las actividades agropecuarias. Cuando estas actividades dejaron de ser rentables, las tierras se abandonaron y el bosque poco a poco se fue recuperando (Tapia-Arenas 2016).

Cedrela odorata es una especie presente en los bosques secundarios de Costa Rica; su larga historia de explotación excesiva por su valiosa madera, junto con la amplia pérdida de su hábitat natural debido a la deforestación, es una gran amenaza para el futuro de la especie (Cerrillo *et al.* 2013). Además de participar en los flujos de energía dentro de los ecosistemas, esta especie tiene un más que comprobado potencial para su aprovechamiento ya que la madera es una de las llamadas

“maderas preciosas”. Asegurar la permanencia de una especie tan valiosa en los bosques, debe ser objetivo principal en las metas de conservación.

Las investigaciones de los bosques secundarios de la península de Nicoya mediante un enfoque funcional, pueden ayudar a entender cómo los valores de los rasgos funcionales de las especies varían según las condiciones particulares de cada ecosistema y así superar los filtros ambientales establecidos. Así mismo, este enfoque puede explicar el proceso de cómo la sucesión secundaria está influenciada por el tipo y grado de perturbación y de las condiciones ambientales donde este proceso se está llevando a cabo.

La manera más factible de realizar este tipo de investigación es mediante la utilización de gradientes ambientales, ya que se puede apreciar de manera fácil la relación entre los cambios en los rasgos funcionales de la vegetación y los cambios en las condiciones climáticas (Díaz *et al.* 1998).

Investigaciones anteriores han identificado un conjunto de rasgos funcionales cuya variación influye fuertemente en el crecimiento y supervivencia de las plantas (Westoby *et al.* 2002). La variación de rasgos foliares (área foliar, área foliar específica y contenido de materia seca), y rasgos de tallo (densidad de madera), representa la compensación entre un rápido crecimiento vía una tasa de fotosíntesis alta y tejidos estructurales blandos con poca inversión de carbono vs aquellos que necesitan mantener por mayor tiempo los nutrientes mediante tejidos protectores duros y un crecimiento lento, por la baja tasa de ganancia de carbono (Wright *et al.* 2004; Chave *et al.* 2009).

En esta investigación se seleccionó la especie *Cedrela odorata* para evaluar su respuesta intraespecífica a lo largo de un gradiente ambiental en la península de Nicoya. Para medir dicha respuesta se utilizaron los rasgos funcionales: área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca (CMS), densidad de madera (DM) y grosor de corteza (GC). Estos rasgos se relacionaron con las condiciones ambientales de la zona de muestreo con el ánimo de conocer su variación con respecto a las condiciones específicas del gradiente, y cómo estas variaciones influyen en el éxito biológico de *C. odorata* sobre la península.

Los resultados proveen una visión a nivel especie del proceso de adaptación ante la acción de distintos filtros ambientales y reflejan el “*trade off*” que realizan las especies de plantas para establecerse y permanecer en ecosistemas con diferentes condiciones.

2. Metodología

2.1. Área de estudio

El estudio se desarrolló en la península de Nicoya, ubicada al noroeste de Costa Rica entre las coordenadas 9,6 – 9,8° de latitud norte y 85,6 – 84,8° de longitud oeste. Sus límites naturales son: al oeste y sur con el océano Pacífico y al este el golfo de Nicoya. Tiene una extensión de 262.300 ha, abarcando los cantones de Nicoya, Hojancha, Nandayure, Santa Cruz, Carrillo, Puntarenas y Liberia (Figura 3). Los 14 sitios de muestreo se distribuyeron a lo largo de estos siete cantones.

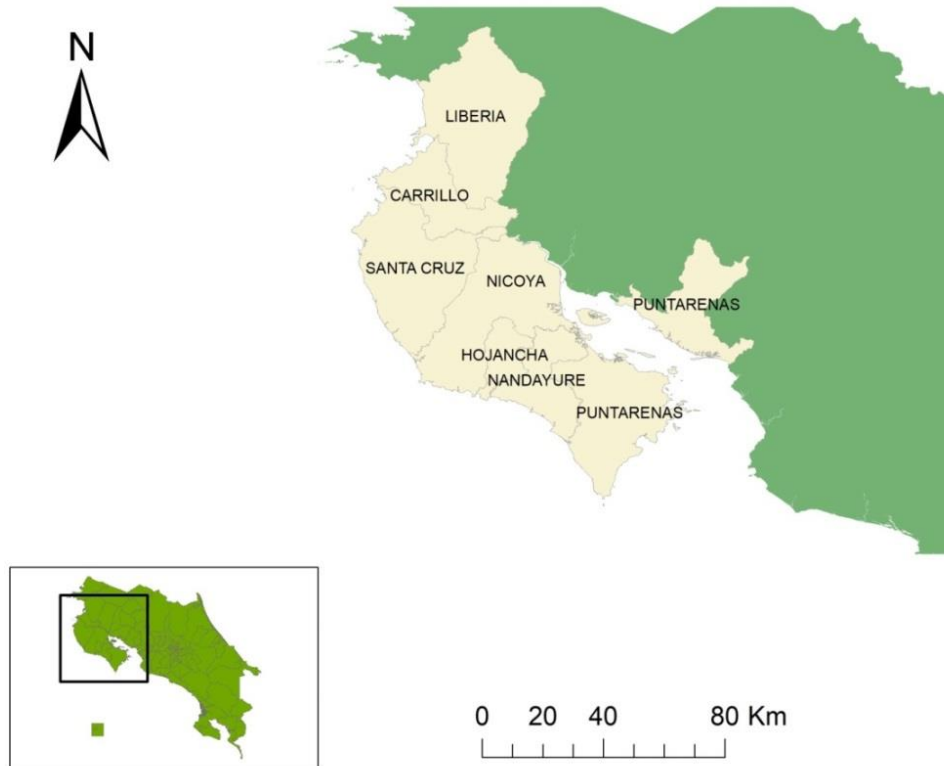


Figura 3. Ubicación de la península de Nicoya en el territorio de Costa Rica.

El clima de la zona presenta temperaturas medias anuales de entre 24 a 27°C y precipitaciones medias anuales que oscilan desde los 1500 hasta cerca de 4000 mm, con dos períodos de estacionalidad bien definidos: la estación seca y la lluviosa. La primera comienza en diciembre y termina en abril, mientras que la segunda se extiende de mayo a noviembre. En la Figura 4 se muestra la distribución de las precipitaciones.

Con respecto al relieve, la mayor parte de la península se encuentra entre 100 y 200 msnm; no obstante, en la sección central se forma una fila montañosa que va desde 300 hasta 900 msnm. Esta zona montañosa representa la separación entre la vertiente del Pacífico con las llanuras que limitan con el golfo de Nicoya.

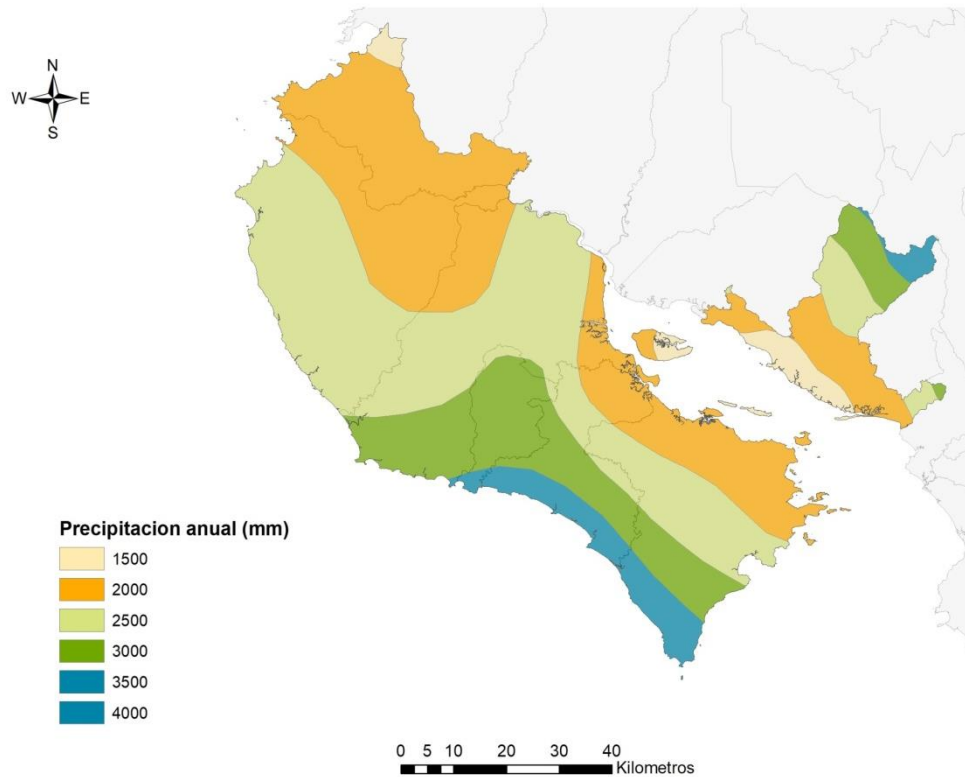


Figura 4. Mapa del rango de precipitación en la península de Nicoya, Costa Rica

Como se mencionó anteriormente, la zona de estudio presenta un rango de precipitación que va desde los 1500 mm a los 4000 mm. La parte norte del área es la zona con menor precipitación y mayor estacionalidad de las lluvias, mientras que la sur presenta condiciones más húmedas. Para efecto del presente estudio la zona se estratificó en tres sub-zonas según un gradiente de precipitación mediante el Software Arc Map 10.1 y la capa raster de las variables bioclimáticas “Precipitación media anual de Worldclim, con la máxima resolución que dicha base de datos cuenta (1 km por pixel). Se realizó una reclasificación de la capa vectorial antes mencionada y se designaron las posibles áreas de muestreo dentro de cada división para, posteriormente, confirmar las actividades a realizar y solicitar los permisos necesarios.

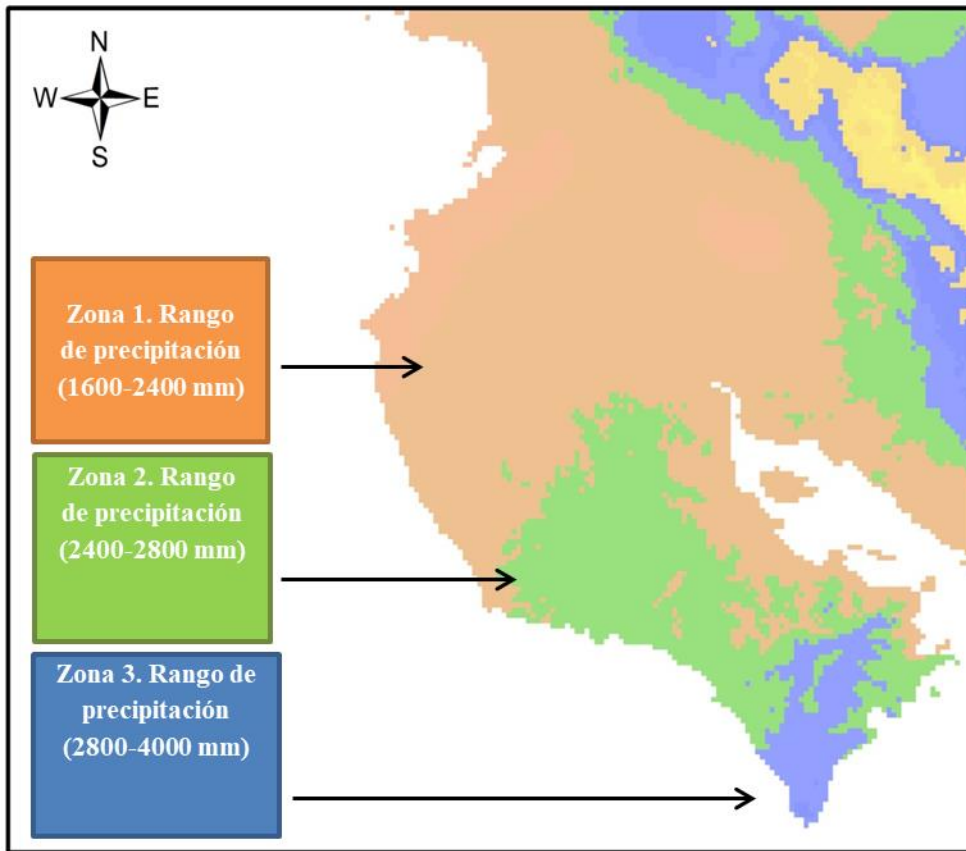


Figura 5. Gradiente de precipitación sobre la península de Nicoya, Costa Rica.

Fuente: elaboración propia utilizando la base de datos Worldclim

El resultado de la reclasificación fue la Figura 5, con el gradiente de precipitación dividido en tres secciones. Cada uno de los tres estratos corresponde a una zona de vida según Holdridge. La zona 1, corresponde a la sección del gradiente con menor precipitación y pertenece a la zona de vida bosque seco tropical (BST); la zona 2 pertenece al bosque húmedo tropical (BHT) y la zona 3, con mayor precipitación, corresponde al bosque muy húmedo tropical (BMHT) (Figura 6).

En cada estrato del gradiente se seleccionaron 30 individuos de *C. odorata* y se tomaron las muestras de los rasgos funcionales: AF, AFE, CMS, DM y GC. En los BST y BHT se tomaron muestras de cinco sitios de muestreo y en el BMHT cuatro sitios (Cuadro 2).

Cuadro 2. Descripción de los sitios de muestreo dentro del gradiente de precipitación en la península de Nicoya, Costa Rica

Zona	Sitio	Nombre	Precipitación media anual (mm)	Temp media (C°)	Zona de vida Holdridge	# de árboles muestreados
	1	Bosque UCR	1850	26.6		5
	2	Santa Rosa	1756	26.1	Bosque seco tropical	6
	3	Lagunilla	1819	26.5		5
	4	Bosques Horizontes	1735	25.6		9
1	5	Santa Cruz	1857	26.5		5
	1	Alexis Zuñiga	2024	24	Bosque húmedo tropical	4
	2	Gerardo Quesada1	2154	23.9		5
	3	Gerardo Quesada 2	2041	24.4		7
	4	Salto del Calvo	2125	23.8		6
2	5	Monte Alto	2089	24.1		8
	1	Reserva Cabo Blanco	2819	25.6	Bosque muy húmedo tropical	8
	2	Cabuya 1	2504	26.5		9
	3	Cabuya 2	2536	26.5		5
3	4	Finca Felipe	2587	26.5		8

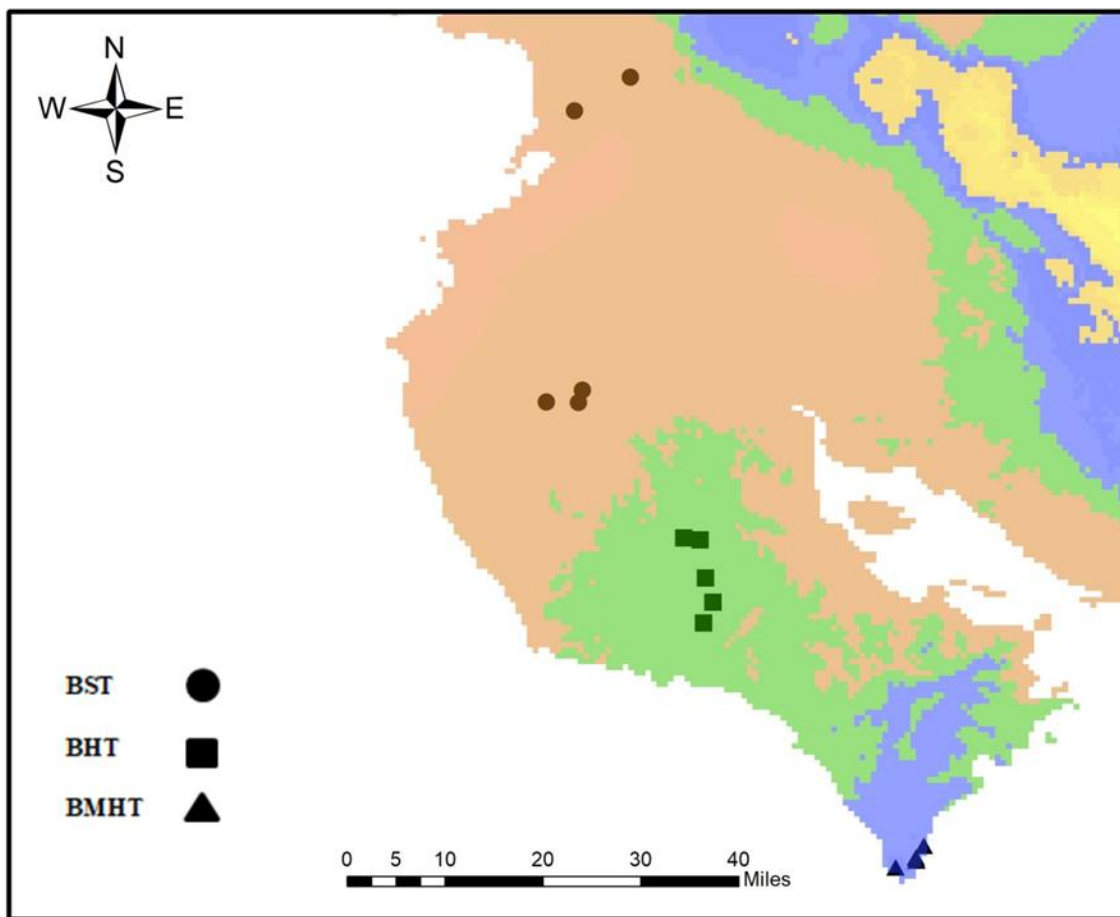


Figura 6. Ubicación de los sitios de muestreo de *Cedrela odorata* sobre un gradiente climático, en la península de Nicoya, Costa Rica

2.2. Muestreo de rasgos

La selección de rasgos a medir se realizó con base en aquellas características relevantes que poseen las especies vegetales como respuestas a la variación ambiental (Díaz y Cabido *et al.* 1997). La colecta, procesamiento de muestras y medición de rasgos foliares se realizó con base en el protocolo estandarizado de medición de rasgos funcionales de Pérez *et al.* Harguindeguy (2013).

Rasgos funcionales foliares

Solo se evaluaron individuos adultos que tuvieron un dap de más 30 cm, con las mismas condiciones topográficas (pendiente menor al 50%) y de iluminación (individuos dentro del bosque secundario). Los individuos evaluados tuvieron una separación de al menos 50 metros de distancia.

A cada individuo se le tomaron 20 hojas al azar, las cuales debieron estar totalmente expandidas, endurecidas y sin daños de herbívoros o patógenos. El material colectado correspondió a la parte de la copa con máxima exposición a la luz: la recolección se llevó a cabo de 7-11 am y de

2-4 pm. Las muestras se colocaron en bolsas plásticas herméticas dentro una hielera debidamente hidratadas y codificadas.

Para la evaluación de los rasgos se consideró como objeto de estudio sólo la lámina foliar; por lo tanto, el peciolo y el raquis fueron eliminados. Se siguió el protocolo de medición de cada rasgo según lo establecido por el protocolo estandarizado de medición de rasgos funcionales (Garnier *et al.* 2001; Cornelissen *et al.* 2003).

AF: Cada hoja fresca se digitalizó por medio de un scanner convencional; posteriormente se midió el área foliar en mm^2 con el *software* libre Leaf Area 1.3 sin incluir el peciolo y raquis..

AFE: Una vez obtenida el área foliar, cada muestra se secó al horno (80°C durante 48 horas), y se pesó inmediatamente para que no recobrara humedad del ambiente; por último se dividió el área foliar de cada individuo entre su peso seco.

CMS. Antes de ser secadas al horno, las hojas en fresco fueron pesadas. Con los valores de peso fresco (g) y los de peso seco (mg), se realizó una división para conocer la relación peso seco-peso húmedo de la hoja.

2.3.Rasgos funcionales de tallo

A los mismos árboles seleccionados para la evaluación de los rasgos foliares se les tomó una muestra de madera, siguiendo el protocolo para la medición de densidad de madera propuesto por (Williamson y Wiemann 2010). La muestra se tomó con un barrenado de Pressler de 5,15 mm de diámetro y 25,5 cm de largo. Las muestras fueron colocadas dentro de una fajilla plástica, selladas y codificadas respectivamente. El volumen se estimó con el método dimensional de desplazamiento de agua (Williamson y Wiemann 2010), el cual requiere la inmersión (usando aguja de disección con volumen despreciable), de la muestra de madera en un recipiente con agua colocado sobre una balanza analítica, donde la masa del agua desplazada es el volumen de la madera. Posteriormente las muestras se secaron al horno a 80°C por 72 horas y se pesaron inmediatamente. La densidad de la madera se obtuvo dividiendo su peso seco entre su volumen.

El grosor de corteza (cm), se midió con el medidor de corteza. Por cada árbol evaluado se tomaron cinco mediciones del espesor de su corteza; el valor para cada árbol fue el promedio de estos cinco valores.

2.4. Análisis estadístico

Para revelar el efecto del gradiente de precipitación sobre la variación de los valores de los rasgos funcionales, se utilizó un modelo lineal de efectos mixtos. Las variables DM, GC, CMS, AF y AFE se tomaron como variables respuesta. El sitio de muestreo se tomó como factor aleatorio y la zona de vida del gradiente como factor fijo. Posteriormente se hizo una prueba de comparación múltiple por el método LSD (Fisher) para conocer cuáles poblaciones difieren estadísticamente entre sí.

Para evaluar cómo los sitios se ordenan en el espacio de los rasgos se realizó un análisis de componentes principales. Para conocer la relación entre pares de rasgos se utilizó un modelo de efectos mixtos, donde las relaciones significativas se consideraron a partir de un $p < 0,05$.

Los datos se analizaron estadísticamente con el siguiente modelo:

$$Y_{ijkl} = \mu + Z_i + EA(S_j) + E_{ijkl}$$

Dónde:

μ : media del rasgo funcional

Z: Efecto de la zona del gradiente como factor fijo

EA Sitio: Efecto aleatorio del i ésimo sitio de muestreo de los rasgos funcionales

E_{ijkl} : término de error aleatorio que se supone independiente con media cero y única varianza

3. Resultados

3.1. Resultados generales

Los modelos lineales de efectos mixtos mostraron dos relaciones significativas entre pares de rasgos (CMS vs AFE, DAP vs GC). Así mismo, se evidenció que los cinco rasgos funcionales evaluados tuvieron efecto significativo del gradiente de precipitación sobre la variación de sus valores; sin embargo, el efecto del gradiente no fue continuo (Cuadro 3).

El análisis de componentes principales mostró que los rasgos funcionales como AFE, CMS, DM y GC son los mejores rasgos para clasificar las comunidades de *Cedrela odorata* en la península de Nicoya.

Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales evaluados de comunidades de *Cedrela odorata*, península de Nicoya, Costa Rica

Variable	n	media	E.E	C.V	Min	Max
GC (cm)	90	2.22	0.08	34.37	0.74	4.34
DM (g/cm ³)	90	0.4	0	11.78	0.27	0.48
CMS (mg/g)	90	242.16	6.04	23.65	114.88	372.16
AF (mm ²)	90	40287.07	871.99	20.53	22047.68	68566.01
AFE (mm ² /mg)	90	26.16	1	36.25	15.37	53.62

E.E: error estándar; C.V: coeficiente de variación

GC: grosor de corteza; DM: densidad de madera; CMS: contenido de materia seca; AF: área foliar; AFE: área foliar específica

En general para cada variable, los coeficientes de variación fueron muy similares en las tres zonas de vida del gradiente (Figura 7). El rasgo funcional que presentó mayor variabilidad fue el AFE seguido por el GC. Entre zonas, dicho coeficiente evidenció una mayor variabilidad de los valores de los rasgos en el BST. Esta zona de vida posee los valores máximos de C.V en GC (32.9%) y AFE (26.6%).

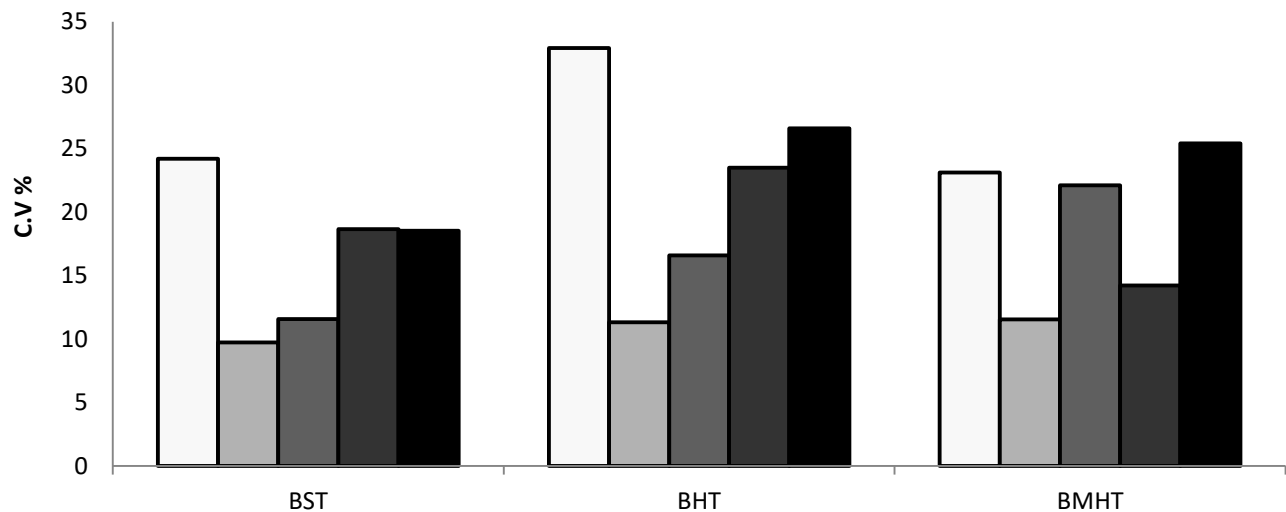


Figura 7. Coeficiente de variación de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* por zona de vida, península de Nicoya, Costa Rica
De izquierda a derecha: blanco: GC, gris claro: DM, gris: CMS, gris muy oscuro: AF y negro: AFE

Relaciones entre rasgos funcionales

El análisis de componentes principales explicó el 71,2% de la varianza de los datos en sus primeros dos ejes y muestra a los árboles de las tres zonas de vida del gradiente en función de los rasgos funcionales evaluados (Figura 8). El primer eje (51,7%) sugiere que CMS, GC y la DM están relacionadas positivamente entre ellos, sin embargo el análisis del modelo lineal mixto, demuestra que no existe relación entre dichos rasgos, así mismo, dentro de este mismo eje, el AFE muestra cierta relación negativa con los rasgos antes mencionados, no obstante, solo se encontró una relación significativa de este rasgo con el CMS ($p < 0,05$). Los árboles del BST y del BMHT se asemejan con valores altos de DM, CMS y GC. El AF no tiene relación con estos rasgos debido a que su varianza está asociada al eje 2 (19,5%) y es independiente de los otros rasgos. El BHT y el BMHT se asemejan en el tamaño mayor de su lámina foliar con respecto al BST. La única relación significativa encontrada fue AFE-CMS; no obstante, esta relación era esperada ya que ambos rasgos consideran el peso de la lámina foliar en seco para la estimación de sus respectivas magnitudes.

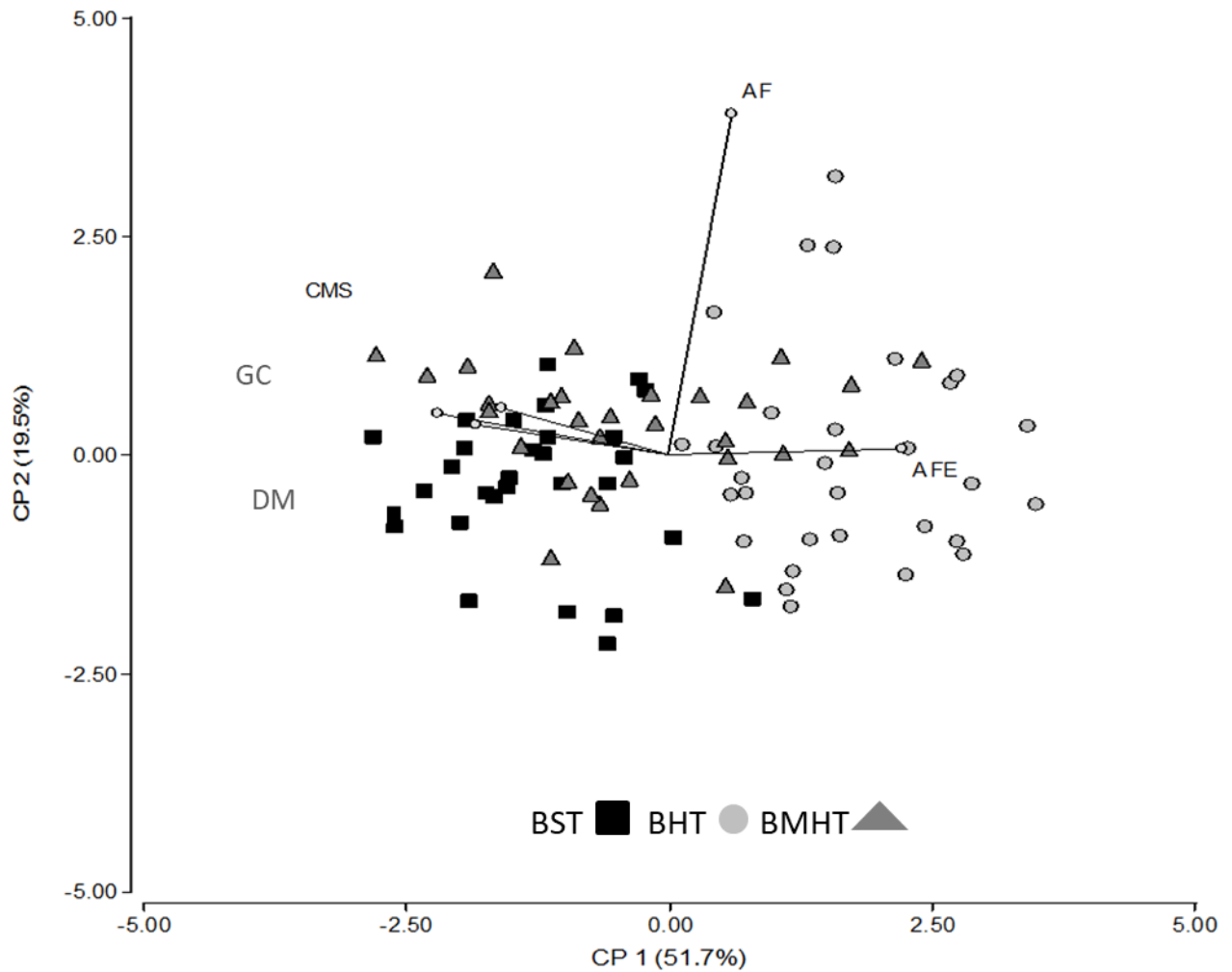


Figura 8. Análisis de componentes principales de *Cedrela odorata* en función de rasgos funcionales sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica

Se elaboró un modelo lineal de efectos mixtos para conocer la relación entre rasgos funcionales (Figura 9). Se encontró que el grosor de la corteza tiene una relación positiva con el dap ($R^2 = 0.46$, $F = 91.737$, $p < 0.0001$), que indica que los individuos con mayor diámetro a la altura del pecho tienen cortezas más gruesas. Aunque el análisis estadístico evidenció un efecto significativo de la zona de vida tipo de bosque sobre el grosor de la corteza y la gráfica del modelo lineal hace visual el efecto de cada bosque sobre este rasgo, no podemos asegurar la variable ambiental que influye de manera más fuerte sobre la variación en el espesor de este tejido. Este órgano externo de las especies vegetales cumple una amplia gama de funciones, por lo que su variación funcional no es explícita. Rosell (2016) demuestra que más allá de variables ambientales, el dap sigue siendo el mejor predictor de la variabilidad del grosor de la corteza.

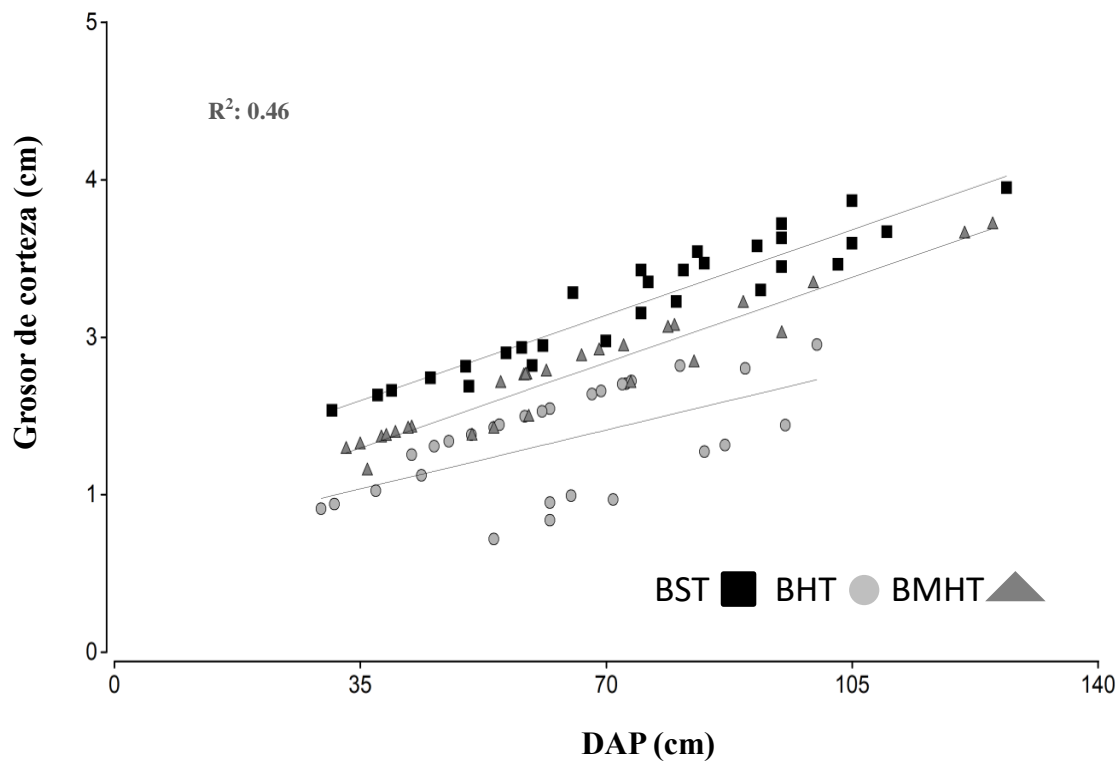


Figura 9. Modelo lineal de efectos mixtos de la relación grosor de corteza vs el diámetro a la altura del pecho de *Cedrela odorata* sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica

Así mismo existe una relación significativa entre el CMS y el AFE ($R^2=0.68$ $F=30.22$, $p<0.0001$), que indica que las hojas con un mayor contenido de materia seca tienen una área foliar específica menor. Esta relación era esperada ya que ambos rasgos utilizan el peso seco de la lámina foliar para el cálculo de sus respectivas magnitudes. Sin embargo, es interesante visualizar cómo las poblaciones de *C. odorata* ajustaron sus valores en ambos rasgos, manteniendo dicha relación, lo anterior concuerda con los estudios de De la Riva *et al.* (2014), estos autores sugieren la existencia de un espectro de economía de la planta, donde las especies del género *Querques* ajustaron los valores de sus rasgos en relación a las condiciones restrictivas del medio. En la gráfica se aprecia que el BST y el BMHT se asemejan en los valores de estos dos rasgos, teniendo así características un tanto más conservativas con respecto al BHT. Este último presenta valores de AFE y CMS más altos, evidenciado un uso de los recursos de manera más adquisitiva. Lo resaltante en esta figura es que permite apreciar como las poblaciones de *C. odorata* posiblemente adecuaron sus valores en estos dos rasgos para compensar los requerimientos y obstáculos que el entorno les representó; lo que probablemente repercutió en procesos como la tasa de fotosíntesis y crecimiento relativo.

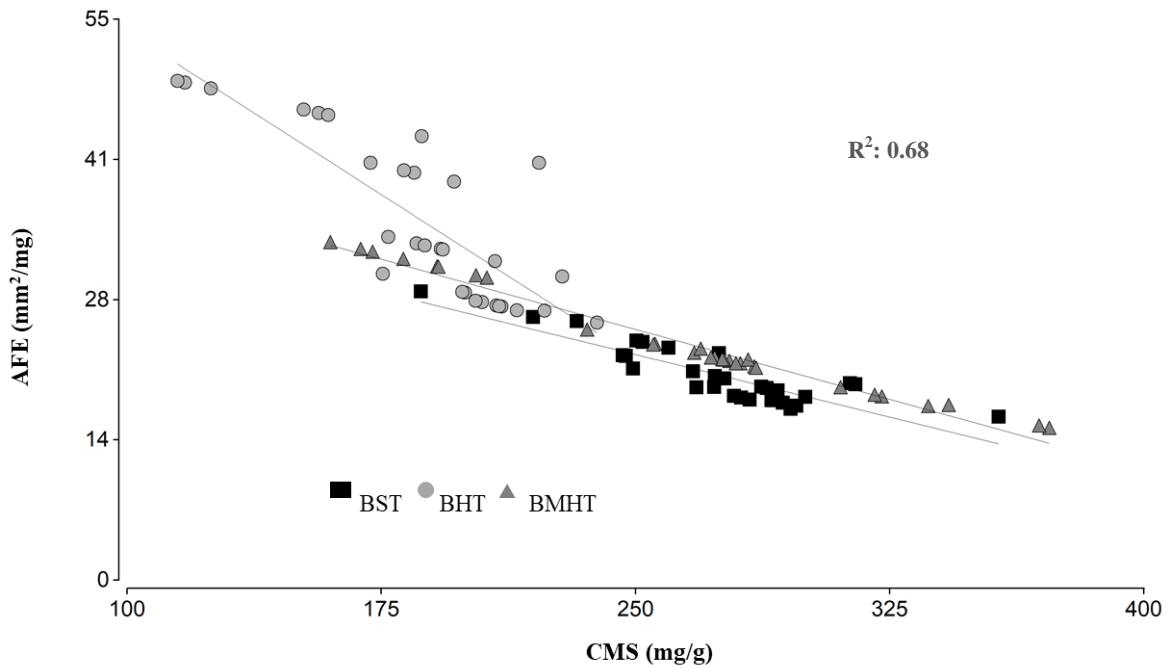


Figura 10. Modelo lineal de efectos mixtos de la relación área foliar específica vs contenido de materia seca de *Cedrela odorata* sobre un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica

3.2. Respuesta de los rasgos funcionales a lo largo del gradiente

Hubo un efecto significativo del gradiente sobre los cinco rasgos funcionales evaluados por zona de vida (Cuadro 4). El dap tuvo un efecto significativo sobre la DM y GC.

El BST y el BMHT fueron estadísticamente iguales con respecto a la DM, el GC, el CMS y el AFE (Figura 8). Los individuos de estas zonas de vida presentaron los valores más altos de densidad de madera, cortezas más gruesas, hojas con mayor contenido de materia seca y una baja área foliar específica, en contraste al BHT.

Para el caso del AF, el BHT y el BMHT son los que se asemejan estadísticamente y los que presentan los valores más altos; es decir, los individuos de *C. odorata* de estas dos zonas de vida tienen hojas más grandes en comparación con el BST que tiene individuos de hojas más pequeñas (Figura 7).

Cuadro 4. Efecto del gradiente climático sobre los rasgos funcionales evaluados en *Cedrela odorata*, península de Nicoya, Costa Rica. Prueba LSD Fisher con alfa = 0,05. Valores menores a este valor de P, indican efecto del gradiente sobre la variación de los rasgos

Rasgo	Covariable (dap)	F	P
Densidad de madera (g/cm ³)	0.029	3.99	0.0497
Grosor de corteza (cm)	0.0001	13.64	0.0011
Contenido de materia seca (mg/g)	0.8272	7.63	0.0083
Área foliar (mm ²)	0.576	4.95	0.0293
Área foliar específica (mm ² /mg)	0.4858	7.59	0.0085

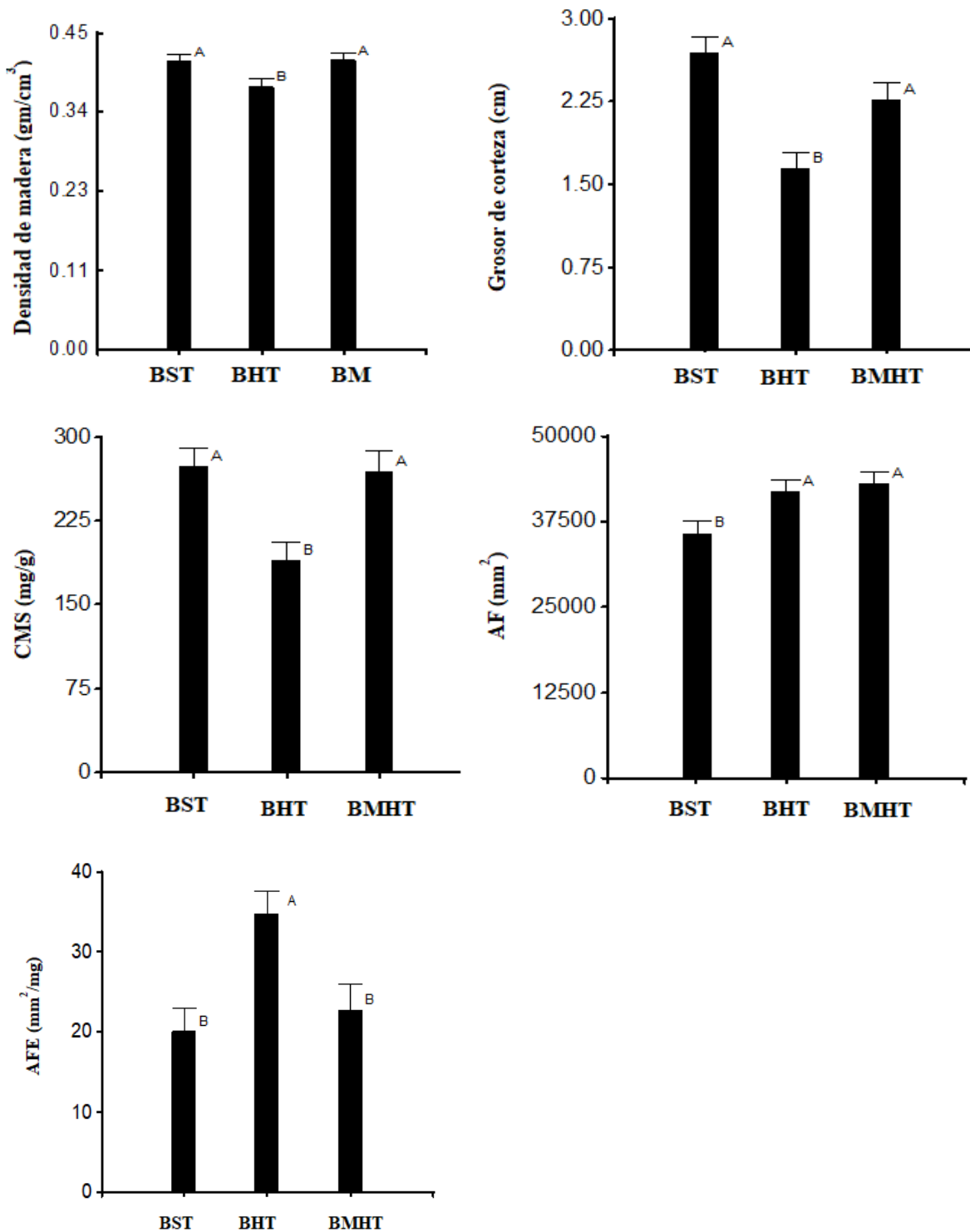


Figura 11. Valores de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* por zonas de vida en un gradiente climático en la península de Nicoya, Costa Rica. Medias con letras comunes son estadísticamente iguales

4. Discusión

4.1. Relaciones entre rasgos funcionales

El GC es una estructura compleja y propia para cada especie; tal complejidad se debe a la variedad de funciones que esta realiza, desde soporte estructural hasta protección contra amenazas bióticas y abióticas (Roth 1981). La variación de este rasgo, comúnmente es atribuida a las condiciones ambientales distintas entre sitios; sin embargo, también puede ser el resultado de procesos de compensación y coordinación entre las múltiples funciones de la corteza. Así mismo puede variar en conjunto con los rasgos de hojas y tallo como parte de una variación de toda la planta (Rosell 2014).

Se encontró una relación significativa entre el GC y el dap. Esta misma relación se encontró en los estudios realizados por Giménez *et al.* (1998) para la especie *Prosopis alba* y Laasasenaho *et al.* (2005) en *Picea abies*. Rossell (2016) argumenta que el dap es el mejor predictor del GC, por encima de otros factores ambientales.

El incremento en el espesor de la corteza se ha interpretado como una respuesta funcional al fuego (Lawes *et al.* 2011; Poorter *et al.* 2014; Pausas 2015). Para evitar el daño letal en los tejidos a causa del fuego, las plantas necesitan más de 10 mm de grosor de su corteza (Poorter *et al.* 2014), por lo que la población muestreada en este estudio, es susceptible a pasar dicho filtro ambiental. Sin embargo Paine *et al.* (2010), sugieren que esta tendencia no se puede extender a la mayoría de los bosques, por lo que la explicación funcional de la variación del espesor de la corteza no es clara aún.

En el presente estudio se encontró una relación estadísticamente significativa entre el AFE y el CMS. Según los resultados de este estudio, la primera decrece en individuos con un alto contenido de materia seca en sus hojas. Esto concuerda con los estudios realizados por Wilson *et al.* (1999); Shipley y Vu (2002); Vile *et al.* (2005); Yulin *et al.* (2005); Castellanos-Castro y Newton (2015). Dicha relación se debe a que los árboles con mayor contenido de materia seca en sus hojas necesitan menos lámina foliar para conformar una unidad de peso.

El AFE y el CMS son rasgos funcionales muy importantes para entender la ecología de las plantas, ya que están asociados a muchos procesos vitales como el crecimiento y la sobrevivencia (Garnier *et al.* 2001). Estos rasgos tienen un rol importante en la compensación entre la producción rápida de biomasa y la eficiencia de conservar nutrientes (Poorter y Jong 1999).

Bajo un enfoque general, las especies de rápido crecimiento tienen bajo CMS y una alta AFE. Las especies de crecimiento lento tienen alto CMS y bajo AFE (Garnier y Laurent 1994; Díaz *et al.* 2004). El área específica foliar tiene una fuerte relación positiva con la capacidad de fotosintetizar y el contenido de nitrógeno foliar (Reich *et al.* 1998). El crecimiento absoluto y relativo de las plantas está relacionado con el AFE (Poorter y van der Werf 1998; Shipley 2002; Poorter y Bongers 2006). Hodgson *et al.* (2011) agregan que el CMS es un mejor predictor de la fertilidad del suelo y no el AFE como se pensaba antes.

La variación del área foliar específica representa el *trade off* que realizan las especies de plantas para hacer frente a los recursos limitados como agua y nutrientes. A esta compensación se le conoce como espectro de variación foliar (Wright *et al.* 2004). En un extremo del espectro encontramos las especies de tipo adquisitivas (alto AFE y bajo CMS), que son especies de rápido crecimiento, hojas de una vida útil corta, estructuralmente baratas y con altos contenidos de nitrógeno y tasas fotosintéticas altas. En el otro extremo están las especies con características más conservativas (bajo AFE y alto CMS), de lento crecimiento, hojas de lenta descomposición, caras en tejidos estructurales y bajas tasas

de nitrógeno y fotosíntesis. Esta combinación de rasgos es la estrategia ecológica que siguen las especies para balancear el costo de producir hojas versus el beneficio que estas proveen en forma de carbono por medio de la fotosíntesis (Donovan *et al.* 2011).

Finalmente, Sterck *et al.* (2006), muestran que el AFE determina también la variación intraespecífica de crecimiento en altura y la sobrevivencia de la planta bajo un dosel cerrado, por lo que este rasgo funcional influye de manera directa en el desarrollo de las especies y en su coexistencia con otras.

4.2. Respuestas de los rasgos funcionales a lo largo del gradiente de precipitación

El análisis estadístico de los valores de los cinco rasgos funcionales evaluados, mostró un efecto del gradiente sobre la variación de los valores; no obstante, no se apreció una tendencia consistente, no se cumplieron las hipótesis propuestas para todos los rasgos evaluados.

La hipótesis de la investigación sugería que en la zona del gradiente de menor precipitación, *C. odorata* presentaría características funcionales más conservativas debido al estrés ocasionado por la escasez de lluvia. Así mismo, en las zonas del gradiente con mayor precipitación se esperaba encontrar individuos que mostraran características funcionales más adquisitivas, ya que el recurso hídrico no estaba limitado. Sin embargo, esto no sucedió y las zonas con la precipitación más contrastante (BST y BMHT), fueron estadísticamente iguales en cuatro de los cinco rasgos evaluados. Esto nos indica que posiblemente la variación en los valores de los rasgos esté asociada a condiciones ambientales locales, más que a la cantidad de agua precipitada en cada zona (Bergholz *et al.* 2017), McIntyre *et al.* (1999) sugieren que la relación entre rasgos y factores climáticos, puede ocultar sutiles mecanismos de respuesta que son específicos para ciertos tipos de filtros ambientales.

Por tal motivo, se pretende relacionar la variación en los valores de los rasgos funcionales con los factores bióticos y abióticos específicos de cada área de muestreo, no contemplados originalmente en este proyecto de investigación. Cabe mencionar que existe muy poca investigación sobre la variabilidad de valores de rasgos dentro de una misma especie (variación intraespecífica), por lo cual las relaciones establecidas en esta discusión son producto de investigaciones sobre la variabilidad de rasgos en comunidades o de tendencias mundiales; como es el caso de los manejadores del tamaño de la lámina foliar de Wright *et al.* (2017).

El AF fue el único rasgo funcional que mostró una tendencia consistente con el gradiente de precipitación. Este rasgo cumplió la hipótesis propuesta, pues las poblaciones de *C. odorata* en la zona de estudio, sugieren la existencia de un proceso de ajuste del tamaño de su lámina foliar de acuerdo a la disponibilidad de precipitación y necesidad de homeostasis. Se observó que en la zona de menor precipitación (BST), la superficie de la lámina foliar fue menor en comparación con el BHT y el BMHT con condiciones ambientales más húmedas. Otros estudios también han encontrado que este rasgo tiene una relación positiva con la precipitación (Hamann 1979; Mencuccini y Grace 1995; Yates *et al.* 2010; Wright *et al.* 2017). Xu *et al.* (2009), argumentan que la variación en el tamaño de la lámina foliar a lo largo de un gradiente climático, puede ser debido a las distintas demandas de evaporación, sin embargo, la variación en este rasgo también estaría estrechamente ligada a la disponibilidad de recursos en el ecosistema.

Esta relación se explica por la compensación entre la superficie de lámina foliar capaz de realizar fotosíntesis y la función de regular la temperatura y el intercambio gaseoso. La reducción en el tamaño de la lámina foliar generalmente se interpreta como adaptaciones funcionales a la sequía y a las altas radiaciones (Givnish 1987; Cornelissen *et al.* 2003).

La temperatura de las hojas es el principal control de los procesos metabólicos dentro de ella; una temperatura adecuada asegura la capacidad de realizar fotosíntesis (Jones 2013). La mayor tasa de fotosíntesis se lleva a cabo dentro de un rango intermedio de temperatura (Larcher 2003).

El tamaño reducido de la lámina foliar en el BST podría asegurar a los árboles de esta zona, no perder líquidos vía transpiración y mantendría una temperatura óptima para llevar a cabo la fotosíntesis. Para el caso del BHT y el BMHT, por ser más húmedos, el intercambio gaseoso es superior al del BST y por tal motivo, la lámina foliar probablemente tiende a ser mayor.

En el BST se encontraron los valores más altos de DM y de GC, características conservativas relacionadas al filtro ambiental de dicha zona de vida (menor precipitación). La densidad alta de la madera en esta zona, sugiere que los individuos son capaces de tolerar de mejor manera la falta de precipitación (Hacke *et al.* 2001; Baraloto *et al.* 2010).

Hegde *et al.* (1998) mencionan que en los bosques tropicales perennifolios y subperennifolios de India, existe una tendencia significativa donde las especies provenientes de hábitats con mayor grado de perturbación tienen cortezas más gruesas y son muy propensas a segregar ciertos látex o resinas. Por lo tanto este rasgo funcional podría ser utilizado para caracterizar comunidades arbóreas creadas por distintos grados de perturbación. Esto último concuerda con los estudios realizados en esta misma zona por Álvarez (2017), quien menciona que los múltiples eventos de fuego de origen humano se relacionan con un mayor espesor de la corteza en la comunidad vegetal.

Así mismo, los valores de CMS y de AFE de la zona de estudio, sugieren que los árboles compensaron su tasa de fotosíntesis por tener estructuras foliares más resistentes a los periodos largos de sequía. Probablemente en el BST estamos viendo una población de *Cedrela odorata* después de episodios de perturbación, con estrategias más conservativas para hacer un uso eficiente de los recursos limitados.

El BHT presentó valores de rasgos con características más adquisitivas (baja DM, bajo GC, alta AFE, bajo CMS), en comparación con el BST. Los valores en los rasgos evaluados apuntan a que los árboles de esta zona no estarían siendo afectados por el filtro ambiental de baja precipitación. Por su bajo CMS en las hojas y valores altos de AFE, podríamos argumentar la probable alta fertilidad de los suelos del BHT (Ordoñez *et al.* 2009), por lo cual; la falta de nutrientes no sería el filtro ambiental con mayor influencia sobre esta población. Los árboles de esta zona tienen características más adquisitivas, ya que los nutrientes en el suelo y la precipitación media anual de este piso permiten la alta tasa de renovación de nutrientes y un crecimiento más rápido en comparación con sus homólogos de los extremos del gradiente.

El BMHT presentó características funcionales conservativas al igual que su homólogo de condiciones más secas (BST). Siendo la zona con una mayor precipitación, los individuos de esta área, no estarían afectados por dicho filtro ambiental, el tamaño mayor de la lámina foliar lo evidencia. Sin embargo, se aprecian valores altos en DM y mayor GC, similares a los de la zona más seca, características funcionales encaminadas a tolerar la baja precipitación. Los valores de los rasgos funcionales de ambas zonas de vida indican una convergencia funcional para distintos filtros ambientales.

Una alta densidad de madera provee a los árboles de una mayor estabilidad mecánica (Poorter *et al.* 2008). Así mismo, maderas densas están asociadas a bajos índices de mortalidad en diversos bosques tropicales (King *et al.* 2006; Álvarez-Clare & Kitajima 2007; Chao *et al.* 2008). Por ejemplo Curran *et al.* (2008), encontraron que en los bosques húmedos tropicales de Australia, las especies de árboles con

densidades de madera baja fueron menos capaces de soportar los vientos de un huracán. Brokaw (1990), indicó que la mayor mortalidad por viento de árboles dentro de un bosque tropical ocurre dentro de la estación lluviosa. En los estudios de Schwartz *et al.* (2017), en la región del Amazonas peruano, se halló que los bosques secundarios y fragmentados sufrieron mayor daño por efecto de vientos, en comparación con bosques maduros; estos mismos autores indican que el daño por viento debería ser más severo en los bosques secundarios debido a la baja densidad de madera de las especies.

Todo lo anterior se puede ligar con el estudio de oleaje y vientos de Costa Rica realizados por Lizano (2007), en el cual se menciona que el área de estudio junto con la zona del caribe, son los lugares con mayor incidencia de fuertes vientos en el país. Por lo tanto, la mayor densidad de madera de *C. odorata* del BMHT proveería a estos individuos de la estabilidad mecánica para soportar el embate de los fuertes vientos alisios de la zona y por ende ayudaría a mermar su tasa de mortalidad en la época de lluvias.

De las tres zonas de vida muestreadas, el BMHT tiene el dosel más alto, con especies arbóreas que fácilmente sobrepasan los 30 metros de altura. Los individuos de *C. odorata* en esta zona están dominados por otros árboles más altos, lo cual limita la disponibilidad de luz para estas poblaciones. Como se mencionó anteriormente, el AFE tiene implicaciones sobre la mortalidad de individuos en un dosel cerrado; probablemente los individuos de *C. odorata* de esta zona tuvieron que reducir su tasa de fotosíntesis para compensar la disponibilidad de luz; los bajos valores de este rasgo en conjunto con el alto contenido de materia seca en las hojas, sugiere la existencia de esta compensación.

Debido a lo anterior, la población de *C. odorata* del BMHT, probablemente tiene características funcionales más conservativas para soportar el embate de los fuertes vientos de la zona y para compensar la baja disponibilidad de luz, debido a que dicha población se estableció en un dosel más alto.

Como se explica anteriormente, las poblaciones de *C. odorata* mostraron variabilidad en los valores de sus rasgos, probablemente como respuesta a los estímulos externos provocados por las diferentes condiciones ambientales de cada zona de muestreo. Esta variación puede deberse a un fenómeno de reciente investigación conocido como variación epigenética (Masuelli *et al.* 2011). Recientes estudios han demostrado que la variación heredable no necesariamente se basa en cambios en la secuencia de ADN (Richards 2006); es decir, puede haber cambios en la expresión de un gen que derivan cambios fenotípicos, sin variación del genotipo (Richards *et al.* 2010). Este mecanismo de variación estaría influenciado por el ambiente y un mismo genotipo podría mostrar fenotipos alternativos (Álvarez-Buylla *et al.* 2017). El estrés derivado de las distintas condiciones ambientales donde los individuos se desarrollan, inducirían cambios epigenéticos (McClintock 1984).

Según lo anterior, la variación intraespecífica de los rasgos funcionales de *C. odorata*, puede ser el resultado de la variación epigenética influenciada por el nivel y tipo de estrés al que cada población evaluada está sometida; así mismo, este estrés se derivó de los distintos filtros ambientales específicos de cada zona de muestreo.

4.3. Implicaciones de la variabilidad intraespecífica de rasgos funcionales de *C. odorata* y el cambio climático

En Latinoamérica existen cinco haplotipos diferentes de *C. odorata*, dos de los cuales se encuentran en México y Guatemala, uno se distribuye en Honduras, Nicaragua y el pacífico norte de Costa Rica (zona de estudio) y el último en la zona del Atlántico y Pacífico sur de Costa Rica y Panamá (Figura 12) (Cavers *et al* 2003b).

Los dos haplotipos encontrados en Costa Rica muestran una profunda diferenciación genética. El haplotipo 1 está adaptado a condiciones de mayor aridez, probablemente por proceder de las zonas secas de Honduras y Nicaragua y el haplotipo 2 de hábitats más húmedos provenientes del sur del continente (Cavers *et al.* 2003a).

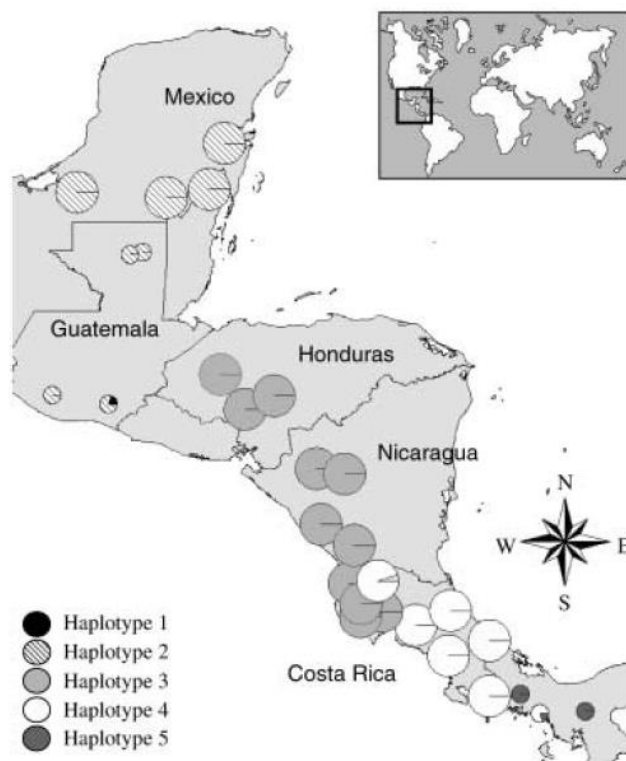


Figura 12. Mapa de las poblaciones y distribuciones de los haplotipos de *Cedrela odorata* muestreados en Mesoamérica. Los marcadores de población son proporcionales al número de muestras analizadas: círculos grandes (20 individuos), círculos pequeños (cinco individuos)
Fuente: Cavers *et al.* (2003b)

Navarro *et al.* (2002), encontraron diferencias morfológicas de las semillas, capacidad de germinación y vigorosidad de las plántulas entre los dos haplotipos de *C. odorata* presentes en Costa Rica. Estos autores evidencian que esta especie cuenta con una gran plasticidad ecológica, demostrada en la variación genética y fenotípica de sus poblaciones.

En esta investigación se pudieron apreciar diferencias fenotípicas en el haplotipo 1 (haplotipo proveniente de la zona seca). Esta variación intraespecífica fue el resultado de la acción de los distintos filtros ambientales sobre los individuos de *C. odorata* en la península de Nicoya. Dicha variación

dentro del mismo haplotipo se vio reflejada en los distintos atributos de los rasgos funcionales evaluados.

La diversidad biológica en todos sus niveles mejora la capacidad de resistencia de los ecosistemas, lo cual es importante para mantener los servicios ecosistémicos esenciales (Elmqvist *et al.* 2003). La variación intraespecífica provee la materia prima para la selección natural, por lo que es clave para los procesos evolutivos. Esta variabilidad podría tener un origen estocástico (Fox y Kendall 2002), inducidas por las condiciones del ambiente (Eberhard 2003), o podría ser de origen hereditario (Doebeli 1996).

El grado de especialización individual es muy amplio entre especies y entre poblaciones (Bolnick *et al.* 2003). Dicha variación puede tener considerables efectos ecológicos (Bolnick *et al.* 2011; sin embargo, esta variación se ha ignorado por mucho tiempo por los investigadores a la hora de realizar teorías o modelos ecológicos (Violle *et al.* 2012).

Pocos estudios hasta la fecha se han realizado para saber cómo afecta esta variación los procesos ecológicos. Por ejemplo, algunos estudios muestran que dependiendo del tipo de rasgo y asumiendo que estas características son hereditarias, podrían tener efecto sobre el riesgo a la extinción (Lloyd-Smith *et al.* 2005).

El cambio climático está alterando la disponibilidad de recursos y las condiciones que son cruciales para el rendimiento de las plantas (Nicotra *et al.* 2010). El estudio de la variación de los rasgos funcionales dentro de las especies es sumamente importante para conocer cómo estas especies van a responder ante estos cambios globales (McGill *et al.* 2006).

Centroamérica es la zona del continente más vulnerable al cambio climático (Neelin *et al.* 2006; Imbach *et al.* 2010; Bouroncle *et al.* 2017). Para el año 2030 se espera que en Costa Rica aumente la temperatura media y se reduzca la precipitación (Bouroncle *et al.* 2015). Estos cambios deberán tener repercusión en las poblaciones y en los atributos de los rasgos de *C. odorata* en la península de Nicoya.

Bajo escenarios de cambio climático Fung *et al.* (2016), estiman que el bosque seco de la península de Nicoya va a desplazar al bosque húmedo para el 2060. Este cambio aparentemente será rápido ya que el mismo relieve no montañoso de la zona favorecerá este proceso. Probablemente las poblaciones de *C. odorata* se adaptarán a las nuevas condiciones climáticas. Estas poblaciones tendrían que tener características más conservativas para prevalecer sobre las condiciones de escasez de lluvia y aumento de la temperatura.

Por ser una especie con un alto rango de distribución a lo largo del continente, así como por los resultados de esta investigación sobre la variación intraespecífica de sus rasgos como respuesta a distintos filtros ambientales, esta especie podría adaptarse a las condiciones climáticas del cambio global.

Sin embargo, hacen falta mayores esfuerzos en la investigación sobre la adaptación de esta especie a las condiciones de su entorno, para conocer hasta qué punto dicha especie se podría adaptar y, en el caso de no hacerlo, qué amenaza representaría para la permanencia de esta valiosa especie en los bosques de Costa Rica y el continente americano.

5. Conclusiones

A lo largo de la península de Nicoya, *C. odorata* presentó variación en las medias de los rasgos funcionales evaluados, lo que evidenció que esta especie arbórea tropical tiene cierto grado de variación intraespecífica en esta área geográfica. El uso de rasgos funcionales resultó ser un método bastante útil para demostrar que esta especie presenta variabilidad dentro de sus individuos.

Si bien *C. odorata* no cumplió con todas las hipótesis propuestas, si mostró un posible ajuste en los valores de los rasgos funcionales evaluados. Probablemente este “*trade off*”, es la compensación que esta especie adoptó para ser más apta de traspasar los filtros ambientales presentes en la península de Nicoya, siendo no necesariamente la cantidad de precipitación anual el filtro ambiental con el mayor efecto. Posiblemente otro o la sinergia de varios filtros fueron el motor que activó este proceso.

La variación dentro de las poblaciones e individuos de *C. odorata* a lo largo del área de estudio, puede ser el resultado de un proceso de reciente estudio, conocido como cambios epigenéticos. Dicho proceso comprueba que las especies pueden mostrar características fenotípicas distintas, sin necesidad de haber cambios en el código genético. El detonante de este proceso es el estrés derivado de las distintas condiciones ambientales que se presentan en los ecosistemas.

La variación intraespecífica de los rasgos funcionales que presentó *C. odorata*, sugieren que dicha variabilidad puede ser la explicación a la amplia distribución que esta especie presenta a lo largo del continente americano. Sin embargo, el grado de la variación intraespecífica difiere entre poblaciones, entre especies, entre individuos y entre rasgos; por lo que la metodología para su medición no es clara aún.

Los escenarios de cambio climático sugieren que la temperatura aumentará y los regímenes de lluvia cambiarían, provocando épocas de sequías prolongadas en la península de Nicoya. Esta condición aunada a la orografía de la zona, propiciaría la expansión del bosque seco tropical sobre la región. Posiblemente *C. odorata* sería una especie capaz de traspasar los filtros ambientales que el cambio climático iniciaría sobre esta área, ya que el haplotipo presente en la península proviene de antecesores adaptados a las condiciones de aridez de Honduras y Nicaragua.

6. Literatura citada

- Álvarez Calderón, FS. 2017. Caracterización de propiedades funcionales de bosques secundarios restaurados en potreros abandonados de la península de Nicoya, Costa Rica. Thesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Álvarez-Buylla, ER; Garay-Arroyo, A; de León, BG-P; de la Paz Sánchez, M; González-Ortega, E; Dávila-Velderrain, J; Martínez-García, JC; Piñeyro-Nelson, A. 2017. La ecología evolutiva del desarrollo en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:14-26.
- Álvarez-Clare, S; Kitajima, K. 2007. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology* 216:1044-1054.
- Baraloto, C; Timothy Paine, C; Poorter, L; Beauchene, J; Bonal, D; Domenach, AM; Hérault, B; Patiño, S; Roggy, JC; Chave, J. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13(11):1338-1347.
- Bergholz, K; May, F; Ristow, M; Giladi, I; Ziv, Y; Jeltsch, F. 2017. Two Mediterranean annuals feature high within-population trait variability and respond differently to a precipitation gradient. *Basic and Applied Ecology* 25:48-58.
- Bolnick, DI; Amarasekare, P; Araújo, MS; Bürger, R; Levine, JM; Novak, M; Rudolf, VH; Schreiber, SJ; Urban, MC; Vasseur, DA. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26(4):183-192.
- Bolnick, DI; Svanbäck, R; Fordyce, JA; Yang, LH; Davis, JM; Hulsey, CD; Forister, ML. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161(1):1-28.
- Bouroncle Seoane, C; Imbach Bartol, PA; Läderach, P; Rodríguez, B; Medellín, C; Fung, E; Martínez Rodríguez, MR; Donatti, CL. 2015. La agricultura de Costa Rica y el cambio climático: ¿Dónde están las prioridades para la adaptación? s. l., CGIAR
- Bouroncle, C; Imbach, P; Rodríguez-Sánchez, B; Medellín, C; Martínez-Valle, A; Läderach, P. 2017. Mapping climate change adaptive capacity and vulnerability of smallholder agricultural livelihoods in Central America: ranking and descriptive approaches to support adaptation strategies. *Climatic Change* 141(1):123-137.
- Brokaw, N. 1990. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo. In Leigh, EG; Ramd, AS; Windsor, DM (eds.). Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Balboa, República de Panamá, Smithsonian Tropical Research Institute, p. 163-172.*
- Castellanos- Castro, C; Newton, A. 2015. Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest (en línea). *Colombia Forestal* 18(1):117-

- Cavers, S; Navarro, C; Lowe, A. 2003a. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units in *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in Costa Rica. *Conservation Genetics* 45:571-580.
- Cavers, S; Navarro, C; Lowe, A. 2003b. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L., in Mesoamerica. *Molecular Ecology* 126:1451-1460.
- Cerrillo, RMN; Agote, N; Pizarro, F; Ceacero, CJ; Palacios, G. 2013. Elements for a non-detriment finding of *Cedrela* spp. in Bolivia—A CITES implementation case study. *Journal for Nature Conservation* 21(4):241-252.
- Chao, KJ; Phillips, OL; Gloor, E; Monteagudo, A; Torres-Lezama, A; Martínez, RV. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96(2):281-292.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4):351-366.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; Ter Steege, H; Morgan, HD; Van Der Heijden, MGA; 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.
- Cornwell, WK; Ackerly, DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79(1):109-126.
- Curran, TJ; Gersbach, LN; Edwards, W; Krockenberger, AK. 2008. Wood density predicts plant damage and vegetative recovery rates caused by cyclone disturbance in tropical rainforest tree species of North Queensland, Australia. *Austral Ecology* 33(4):442-450.
- De la Riva, EG; Pérez-Ramos, I; Fernández, CN; Olmo, M; Arana, TM; Villar, R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Revista Ecosistemas* 232:82-89.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science* 84:463-474.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11):646-655.
- Díaz, S; Cabido, M; Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9(1):113-122.
- Díaz, S; Hodgson, J; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Marti, G; Grime, J; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G;

- Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; Torres-Espuny, L de; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3):295-304.
- Doebeli, M. 1996. Quantitative genetics and population dynamics. *Evolution* 50(2):532-546.
- Elmqvist, T; Folke, C; Nyström, M; Peterson, G; Bengtsson, J; Walker, B; Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9):488-494.
- Fox, GA; Kendall, BE. 2002. Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology* 83(7):1928-1934.
- Fung, E; Imbach, P; Corrales, L; Vilchez, S; Zamora, N; Argotty, F; Hannah, L; Ramos, Z. 2017. Mapping conservation priorities and connectivity pathways under climate change for tropical ecosystems. *Climatic Change* 141:77-92.
- Garnier, E; Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128(4):725-736.
- Garnier, E; Shipley, B; Roumet, C; Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15(5):688-695.
- Giménez, A; Ríos, N; Moglia, G; López, C. 1998. Leño y corteza de *Prosopis alba* Griseb., algarrobo blanco, Mimosaceae, en relación con algunas magnitudes dendrométricas. *Bosque* 19(2):53-62.
- Givnish, TJ. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106:131-160.
- Guariguata, MR; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148(1-3):185-206.
- Hacke, UG; Sperry, JS; Pockman, WT; Davis, SD; McCulloh, KA. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126(4):457-461.
- Hamann, O. 1979. On Climatic Conditions, Vegetation Types, and Leaf Size in the Galápagos Islands. *Biotropica*:11(2):101-122.
- Hegde, V; Chandran, M; Gadgil, M. 1998. Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India. *Functional ecology* 12:313-318.
- Henao Bravo, E; Ordoñez, Y; Camino Velozo, R; Villalobos Soto, R; Carrera Gambeta, F. 2015. El bosque secundario en Centroamérica: un recurso potencial de uso limitado por procedimientos y

normativas inadecuadas (en línea). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 44 p. (Serie técnica. Boletín técnico 77). Consultado 30 ene. 2018. Disponible en http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/7242/el_bosque_secundario_en_ca.pdf?sequence=3&isAllowed=y

- Hodgson, J; Montserrat-Martí, G; Charles, M; Jones, G; Wilson, P; Shipley, B; Sharafi, M; Cerabolini, B; Cornelissen, J; Band, S. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of botany* 1087:1337-1345
- Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Corrales, L. 2010. Vulnerabilidad de los servicios ecosistémicos hidrológicos al cambio climático en Mesoamérica. *In*. Martínez-Alonso, C (ed.). Adaptación al cambio climático y servicios ecosistémicos en América Latina. Turrialba, Costa Rica, CATIE. p. 32-43. (Serie Técnica 99).
- Jones, HG. 2013. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. United Kingdom, Cambridge University Press.
- King, DA; Davies, SJ; Tan, S; Noor, NS. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94:670-680.
- Laasasenaho, J; Melkas, T; Alden, S. 2005. Modelling bark thickness of *Picea abies* with taper curves. *Forest Ecology and Management* 206(1-3):35-47.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. New York, Springer Science & Business Media.
- Lawes, MJ; Adie, H; Russell-Smith, J; Murphy, B; Midgley, JJ. 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere* 2(4):1-13.
- Lawes, MJ; Richards, A; Dathe, J; Midgley, JJ. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology* 212(12):2057-2069.
- Lizano, OG. 2007. Climatología del viento y oleaje frente a las costas de Costa Rica. *Ciencia y Tecnología* 25(1-2):43-56.
- Lloyd-Smith, JO; Schreiber, SJ; Kopp, PE; Getz, WM. 2005. Superspreading and the effect of individual variation on disease emergence. *Nature* 4387066:355.
- Lohbeck, M; Poorter, L; Paz, H; Pla, L; van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14(2):89-96.
- Masuelli, RW; Marfil, CF. 2011. Variabilidad epigenética en plantas y evolución. *BAG. Journal of Basic and Applied Genetics* 22(1):Versión On-line.

- McClintock, B. 1984. Significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226(4676):792-801.
- McGill, BJ; Enquist, BJ; Weiher, E; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21(4):178-185.
- McIntyre, S; Lavorel, S; Landsberg, J; Forbes, T. 1999. Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10(5):621-630.
- Mencuccini, M; Grace, J. 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* 15(1):1-10.
- Navarro, C; Ward, S; Hernández, M. 2002. The tree *Cedrela odorata* (Meliaceae): a morphologically subdivided species in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 50(1):21-29.
- Neelin, JD; Münnich, M; Su, H; Meyerson, JE; Holloway, CE. 2006. Tropical drying trends in global warming models and observations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(16):6110-6115.
- Nicotra, AB; Atkin, OK; Bonser, SP; Davidson, AM; Finnegan, E; Mathesius, U; Poot, P; Purugganan, MD; Richards, C; Valladares, F. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15(12):684-692.
- Ordoñez, JC; Van Bodegom, PM; Witte, JPM; Wright, IJ; Reich, PB; Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18(2):137-149.
- Paine, CET; Stahl, C; Courtois, EA; Patiño, S; Sarmiento, C; Baraloto, C. 2010. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology* 24(6):1202-1210.
- Pausas, JG. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29(3):315-327.
- Perez-Harguindeguy, N; Diaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, M; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234.
- Poorter, H; De Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *The New Phytologist* 143(1):163-176.
- Poorter, H; Van der Werf, A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. *In* Lambers, H; Poorter, H, van Vuuren, MMI (eds.). *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences.* Backhuys Publishers. p. 309-336.

- Poorter, L. 2008. The relationships of wood-, gas- and water fractions of tree stems to performance and life history variation in tropical trees. *Annals of Botany* 102(3):367-375.
- Poorter, L; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87(7):1733-1743.
- Poorter, L; McNeil, A; Hurtado, VH; Prins, HH; Putz, FE. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* 28(1):232-242.
- Poorter, L; Wright, SJ; Paz, H; Ackerly, DD; Condit, R; Ibarra-Manríquez, G; Harms, KE; Licona, J; Martínez-Ramos, M; Mazer, S. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89(7):1908-1920.
- Reich, P; Ellsworth, D; Walters, M. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12(6):948-958.
- Richards, CL; Bossdorf, O; Pigliucci, M. 2010. What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution? *BioScience* 60(3):232-237.
- Richards, EJ. 2006. Inherited epigenetic variation—revisiting soft inheritance. *Nature Reviews Genetics* 7(5):395-401.
- Rosell, JA. 2016. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytologist* 211(1):90-102.
- Rosell, JA; Gleason, S; Méndez-Alonzo, R; Chang, Y; Westoby, M. 2014. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist* 201(2):486-497.
- Roth, I. 1981. Structural patterns of tropical barks. *Encyclopedia of Plant Anatomy Vol. IX, Part 3. Structural patterns of tropical barks. Encyclopedia of Plant Anatomy Vol. IX, Part 3.*
- Schwartz, NB; Uriarte, M; DeFries, R; Bedka, KM; Fernández, K; Gutiérrez-Vélez, V; Pinedo-Vasquez, MA. 2017. Fragmentation increases wind disturbance impacts on forest structure and carbon stocks in a western Amazonian landscape. *Ecological Applications*.
- Shipley, B. 2002. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology* 16(5):682-689.
- Shipley, B; Vu, TT. 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist* 153(2):359-364.
- Sterck, F; Poorter, L; Schieving, F. 2006. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist* 167(5):758-765.

- Tapia-Arenas, CA. 2016. Análisis del cambio de cobertura forestal 2005-2015 en Guanacaste, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica
- van Bodegom, PM; Douma, JC; Verheijen, LM. 2014. A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38):13733-13738.
- Vile, D; Garnier, E; Shipley, B; Laurent, G; Navas, M-L; Roumet, C; Lavorel, S; Diaz, S; Hodgson, JG; Lloret, F. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96(6):1129-1136.
- Violle, C; Enquist, BJ; McGill, BJ; Jiang, L; Albert, CH; Hulshof, C; Jung, V; Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27(4):244-252.
- Violle, C; Navas, ML; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5):882-892.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159.
- Williamson, GB; Wiemann, MC. 2010. Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany* 97(3):519-524.
- Wilson, PJ; Thompson, K; Hodgson, JG. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist* 143(1):155-162.
- Wright, IJ; Dong, N; Maire, V; Prentice, IC; Westoby, M; Díaz, S; Gallagher, RV; Jacobs, BF; Kooyman, R; Law, EA. 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357(6354):917-921.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JH; Diemer, M. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Xu, F; Guo, W; Xu, W; Wei, Y; Wang, R. 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science* 19(12):1789-1798.
- Yates, MJ; Anthony Verboom, G; Rebelo, AG; Cramer, MD. 2010. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology* 24(3):485-492.
- Yulin, L; Johnson, DA; Yongzhong, S; Jianyuan, C; Zhang, T. 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 46.