

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA



**Variación intraespecífica e interespecífica de caracteres funcionales en
bosque seco y montano de la Región Madidi**

Tesis de grado para optar al título de licenciatura en biología

Presentada por:

Univ. Maria Belen Alvestegui Montalvo

Tutor: PhD. Carla Maldonado

Asesores: PhD. Sebastián Tello e Ing. Leslie Cayola

La Paz - Bolivia

2019

**Título: Variación intraespecífica e interespecífica de caracteres funcionales
en bosque seco y montano de la Región Madidi**

Por: Univ. Maria Belen Alvestegui Montalvo

TUTORA:

PhD. Carla Maldonado

ASESORES CIENTÍFICOS:

Ing. Leslie Cayola

PhD. Sebastián Tello

TRIBUNALES:

PhD. Mónica Moraes

Dr. Ramiro López

JEFE DE CARRERA:

PhD. Adriana Rico Cernohorska

La Paz – Bolivia

2019

Este trabajo está dedicado a mis papás

ÍNDICE

Resumen	1
1. Introducción	2
2. Objetivos	5
3. Metodología	6
3.1 Área de estudio.....	6
3.1.1 Bosque montano yungueño	7
3.1.2 Bosque seco interandino	8
3.2 Caracteres funcionales.....	9
3.3 Métodos.....	11
3.3.1 Muestreo de caracteres funcionales.....	11
3.3.2 Análisis estadístico	12
4. Resultados	15
5. Discusión	21
6. Conclusiones	34
7. Recomendaciones	35
8. Agradecimientos	37
9. Referencias.....	37

Índice de figuras

Figura 1. Red de 10 parcelas permanentes del Proyecto Madidi identificadas por el número de parcela y nombre de la población cercana	8
Figura 2. Gráficos de caja de la distribución de los caracteres funcionales	16
Figura 3. Gráficas de las variables y especies arbóreas estudiados en los análisis de componentes principales PCA realizados para bosque seco y montano.....	18
Figura 4. Partición de la variación total en niveles taxonómicos anidados: familia, género, especie e individuo, para caracteres funcionales en bosque seco y montano.....	20

Índice de tablas

Tabla 1. Estadísticos de los siete caracteres funcionales intraespecíficos promediados para cada tipo de bosque: la media, desviación estándar (sd), el coeficiente de variación (CV) y el rango del valor mínimo y máximo del carácter para cada bosque	15
Tabla 2. Media, desviación estándar (sd), coeficiente de variación (CV) y rango del valor mínimo y máximo de los caracteres funcionales de las 22 especies presentes en bosque seco y montano.	17
Tabla 3. Correlaciones de Pearson entre pares de caracteres funcionales.	17
Tabla 4. Eigenvectors de las variables (caracteres funcionales) para los componentes principales PC1 y PC2 de los PCAs	19

Índice de Anexos

ANEXO 1. Muestreo de caracteres funcionales.....	42
ANEXO 2. Especies compartidas por ambos tipos de bosques.....	47
ANEXO 3. Especies dominantes de bosque seco.....	49
ANEXO 4. Especies dominantes de bosque montano.....	51
ANEXO 5. Especies de bosque seco.....	54
ANEXO 6. Especies de bosque montano.....	56
ANEXO 7. Gráfico de caja de la distribución del SLA en bosque montano y seco	59
ANEXO 8. Variación de caracteres funcionales explicada por niveles taxonómicos	60

Resumen

El estudio de la ecología funcional se constituye como una herramienta que permitirá estudiar las estrategias adaptativas de especies arbóreas e inferir los procesos ecosistémicos en distintos tipos de vegetación. Y que en el futuro ayudará a entender y predecir el futuro de los ecosistemas frente a prácticas de conservación, de uso de recursos y al cambio climático. La variación interespecífica de los caracteres funcionales es la base para la coexistencia de especies mientras que, la variación intraespecífica es importante para el ensamblaje de comunidades. En este trabajo se formularon dos preguntas: (1) Cuáles son las estrategias adaptativas que muestran los patrones de covariación de caracteres funcionales en bosque seco y montano? y (2) La contribución de la variación intra e interespecífica, ¿es diferente entre ambos bosques? El muestreo de los caracteres funcionales se realizó con base en la información de 10 parcelas permanentes de 1 ha del Proyecto Madidi distribuidas en el valle alto del río Tuichi, PN-ANMI Madidi. Los caracteres funcionales seleccionados para el estudio son del espectro económico foliar, de crecimiento y de sobrevivencia. Se obtuvo que entre especies arbóreas de bosque montano y seco de la Región Madidi existen diferencias en el área foliar, la densidad del tallo, la tasa de crecimiento y altura máxima de la especie. Las especies arbóreas de ambos bosques obedecen a dos ejes principales de covariación de caracteres: “fast - slow continuum” entre especies conservativas y adquisitivas, y trade-off entre crecimiento – mortalidad. La variación intraespecífica es más importante para los caracteres funcionales de crecimiento y sobrevivencia que para los del espectro foliar. En estos grupos, la distribución de la variación intra e interespecífica tiende a ser equitativa; ambas son igual de importantes. Además, pudieron encontrarse señales de un efecto homogeneizador sobre la expresión de la tasa de crecimiento y la densidad del tallo a nivel de especie. Estos resultados apoyan la importancia del proceso ecosistémico del filtrado abiótico a nivel regional para el ensamblaje de comunidades vegetales.

Palabras clave: Ecología vegetal funcional, intraespecífico, interespecífico, bosque montano, bosque seco

1. Introducción

Un carácter funcional es cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica que influye directa o indirectamente sobre la eficacia biológica (crecimiento, reproducción y supervivencia) del individuo que lo presenta (Violle *et al.* 2012). Este comportamiento que ocurre a nivel del individuo es consecuencia de la plasticidad fenotípica, que en organismos como las plantas es un mecanismo importante de respuesta al ambiente a corto plazo (Hulshof & Swenson 2010, Read *et al.* 2014). Por lo tanto, los caracteres funcionales constituyen una aproximación entre la eficacia biológica y el ambiente que experimentan los individuos, constituyéndose así en herramientas útiles para desentrañar cuestiones relevantes de la ecología vegetal como el ensamblaje de comunidades o la partición de nicho (Rocafort 2015, Jiang *et al.* 2016).

En las últimas dos décadas se ha estudiado la funcionalidad como un instrumento para entender y predecir el futuro de los ecosistemas frente a prácticas de conservación, de uso de recursos y al cambio climático (Read *et al.* 2014). El cambio climático actúa como una fuerza selectiva sobre las especies, las cuales son forzadas a moverse, adaptarse o finalmente extinguirse localmente (Poorter *et al.* 2019). El movimiento de las especies hacia la cima de las montañas, que ha sido observado en las últimas décadas, da como resultado la reorganización de los genotipos, las especies y las comunidades de los paisajes (Siefert *et al.* 2015, Jiang *et al.* 2016). Conocer los patrones regionales de los caracteres funcionales será de utilidad para predecir las sustituciones en espacio y tiempo que sucederán (Read *et al.* 2014). Los bosques tropicales son considerados los ecosistemas de mayor diversidad en el mundo, así como también están extremadamente amenazados por fenómenos antropogénicos y de cambio climático (Cornejo-Mejía *et al.* 2011, Poorter *et al.* 2019). Es de especial importancia para la conservación el bosque seco neotropical ya que se desarrolla en formaciones aisladas o parches rodeados por ecosistemas contrastantes, como los bosques húmedos tropicales o los pastizales altoandino (Fuentes 2005), lo que le confiere una importante diversidad local (alfa) y paisajista (gamma) (Cornejo-Mejía *et al.* 2011).

Swenson (2013) unifica el estudio de los caracteres funcionales con la filogenia de especies co-ocurrentes como una solución para revelar la estructura y procesos de ensamblaje de comunidades en bosques tropicales. Este procedimiento integral tiene mayor poder para detectar procesos y estrategias (Kraft & Ackerly 2010). El uso de filogenias para evaluar la influencia de procesos ecosistémicos requiere conocer si los caracteres funcionales influenciados por la adquisición de

recursos y el hábitat demuestran convergencia o conservadurismo en su evolución (Chave *et al.* 2006, Swenson *et al.* 2007). En el último caso, si los caracteres están filogenéticamente conservados, especies cercanas entre si presentarán valores de caracteres funcionales más similares de lo esperado, dentro de un clado taxonómico superior (Antúnez *et al.* 2001, Swenson *et al.* 2007). Los procesos más reconocidos como promotores del ensamblaje de comunidades son dos: filtro ambiental y partición de nicho (Swenson *et al.* 2007, Jung *et al.* 2010, Cadotte *et al.* 2015, Gergel & Turner 2017, Chun & Lee 2018). El filtro ambiental selecciona un conjunto de especies con características funcionales similares, previniendo la dispersión de caracteres funcionales dentro de una comunidad. Por otro lado, la partición de nicho previene la coexistencia de especies ecológicamente similares, permitiendo la dispersión de caracteres funcionales en la comunidad (Swenson *et al.* 2007, Jung *et al.* 2010).

Los caracteres funcionales tienen una expresión diferencial que se traduce en la variación funcional en diferentes escalas ecológicas y taxonómicas (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), que surgen de la heterogeneidad ambiental que experimentan los individuos de una especie y de la diversidad genética (variación supra e interespecífica) y su capacidad de expresar distintos fenotipos (variación intraespecífica) (Albert *et al.* 2012, Rocafort 2015). En los diferentes ecosistemas, el ambiente fisicoquímico (filtro abiótico) y los organismos (filtro biótico) presentes actúan como filtros selectivos de las especies, que deberán cumplir con los requerimientos para habitar dichos ecosistemas (Gergel & Turner 2017). Por lo tanto, especies con características y funciones similares tienden a coexistir más comúnmente de lo que se esperaría por azar (Read *et al.* 2014). Como resultado se obtienen diferencias en la media y la variación de los valores de caracteres funcionales de especies entre distintos tipos de ecosistemas, ecorregiones o paisajes (Kang *et al.* 2014, Cadotte *et al.* 2015). Como esta variabilidad intraespecífica favorece la inclusión de las especies dentro de la comunidad, esta misma puede apoyar en la detección de los procesos de filtrado abiótico o partición de nicho (Kraft *et al.* 2008, Jung *et al.* 2010, Bolnick *et al.* 2011).

En anteriores estudios, como el de Jiang *et al.* (2016) y Poorter *et al.* (2019) se concluyó que especies de bosque siempre-verde y deciduo o seco exhiben típicamente distintos rasgos morfológicos y funcionales. En caracteres del espectro foliar se han registrado diferencias en el SLA (área fotosintética por unidad de biomasa invertida), LDMC (contenido de masa seca foliar), LA (área de captación de luz), LT (capacidad fotosintética e inversión de recursos en biomasa foliar) y en caracteres de crecimiento: como RGR (tasa relativa de crecimiento) y WD (densidad de la madera),

según el tipo de hábitat y la perturbación del mismo (Antúñez *et al.* 2001, Jung *et al.* 2010, Kröber *et al.* 2012, Méndez-Alonzo *et al.* 2012, Jiang *et al.* 2016). Esto se debe a que las especies particulares y el patrón de los caracteres funcionales son el resultado de los procesos de filtrado abiótico específico (distinto en bosque seco y siempre-verde) que actúan sobre los individuos (Poorter 2007, Kraft *et al.* 2008, Siefert *et al.* 2015). Por ejemplo, se ha observado que, plantas de taxa diferentes han evolucionado caracteres morfológicos y fisiológicos convergentes a menor y mayor altitud para resistir a gradientes de altitud (Swenson *et al.* 2007; Read *et al.* 2014, Umaña & Swenson 2019). Las plantas responden al conjunto de factores climáticos, como la precipitación y estacionalidad principalmente, dados por la altitud y latitud. Ambos factores provocan variabilidad en la disponibilidad de agua (Markesteyn *et al.* 2011) y son los más importantes que impiden que la vegetación de bosque seco se constituya en siempre-verde (Cayola 2004, Mayle 2004).

Cuando caracteres funcionales están relacionados por un trade-off o compensación de la asignación de sus recursos emergen patrones de covariación, conocidos como un espectro económico (Westoby *et al.* 2002, Reich 2014, Díaz *et al.* 2016). Los principales ejes de covariación de plantas arbóreas separan las especies que asignan sus recursos para su crecimiento rápido y reproducción temprana de aquellas cuyo crecimiento es lento y soportan mejor los cambios ambientales (Chave *et al.* 2006). Estos han sido descritos para los caracteres foliares (Wright *et al.* 2004) y del tallo (Chave *et al.* 2009, Poorter *et al.* 2019). El “espectro económico foliar” emerge del trade-off implicado en el uso de espacio de las paredes celulares que engrosan la hoja vs. espacio disponible para realizar fotosíntesis (Wright *et al.* 2004). El “espectro económico del tallo” es subyacente a un trade-off similar generado por la ocupación del volumen de los vasos del xilema por pared celular o lumen celular (Chave *et al.* 2009). Según la estrategia de adquisición de recursos, es de esperarse que especies en polos opuestos de los espectros, es decir, de hábito deciduo y siempre-verde difieran en su diseño foliar e hidráulico (Markesteyn *et al.* 2011, Méndez-Alonzo *et al.* 2012, Lohbeck *et al.* 2015, Poorter *et al.* 2019). Las especies deciduas resistentes a sequía deberían ser más eficientes en el transporte hidráulico pero vulnerables a cavitación que las siempre-verdes (Hacke *et al.* 2001). En cambio, las de tallo grueso favorecen la resistencia a cavitación en detrimento de la eficacia de conducción hidráulica (Hacke *et al.* 2001). La cavitación inducida por sequía ocurre por inversión negativa de la presión que provoca la absorción de aire dentro del xilema resultando en embolia (Markesteyn *et al.* 2011). Estas hipótesis aún no han sido totalmente comprobadas encontrándose trabajos contradictorios (Méndez-Alonzo *et al.* 2012).

Los valores de los caracteres funcionales no son solo una propiedad de la especie, sino de los individuos que se adaptaron fenotípicamente para ocupar cada hábitat (Jiang *et al.* 2016). Literatura reciente sugiere que las especies tienen el potencial de exhibir variación intraespecífica funcional tan importante como la interespecífica (Albert *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012, Siefert *et al.* 2015, Umaña *et al.* 2018, Umaña & Swenson 2019). La aproximación cuantitativa a la ecología de comunidades a través de los caracteres funcionales debe incluir la comparación de los rasgos funcionales entre especies, y también el análisis de la variación dentro de las especies. Entonces, surge la pregunta de si la funcionalidad individual debería ser estudiada a nivel de especie o a mayor escala, incluyendo la regional (Messier *et al.* 2010, 2017, Umaña & Swenson 2019). Si los filtros abióticos que modelan las distintas ecorregiones, por ejemplo, bosque seco interandino y bosque montano yungueño, actúan no solamente a nivel de las especies sino también sobre los individuos, por lo tanto, la variación intraespecífica e interespecífica contribuirán de manera importante a la composición de los caracteres funcionales. En este contexto, se plantea una investigación que se enfoque en la variación y covariación de los caracteres funcionales para visualizar las estrategias adaptativas de las especies arbóreas de distintos hábitats.

El objetivo general de este estudio es analizar la diferencia en la variación intra e interespecífica de los caracteres funcionales SLA, LA, LT, SSD, BT, Hmax y RGR entre bosque seco y húmedo de la Región Madidi. Para esto, se formularon dos preguntas: (1) Cuáles son las estrategias adaptativas que muestran los patrones de covariación entre caracteres funcionales en bosque seco y montano? y (2) La contribución de la variación intra e interespecífica, ¿es diferente en bosque seco y montano yungueño? Los resultados de este estudio permitirán estudiar las estrategias adaptativas de especies arbóreas, analizar los patrones de caracteres funcionales a nivel regional e inferir los procesos ecosistémicos en distintos tipos de vegetación poco perturbada de la Región Madidi.

2. Objetivos

Objetivo general:

- Analizar las diferencias en la variación de los caracteres funcionales tanto entre individuos arbóreos de la misma especie como entre especies, entre bosque seco interandino y bosque montano yungueño de la Región Madidi

Objetivos específicos:

- Evaluar los patrones de covariación entre caracteres funcionales (SLA, LA, LT, SSD, BT, Hmax y RGR) determinados para las especies de bosque seco y montano
- Comparar la contribución de la variación interespecífica e intraespecífica a la variación global de los caracteres funcionales de especies arbóreas pertenecientes a cada tipo de bosque

3. Metodología

3.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro del Parque Nacional y Área de Manejo Integral (PN - ANMI) Madidi, ubicada al noroeste de La Paz, provincia Franz Tamayo, y deriva de la instalación de parcelas ubicadas en el área de influencia de la cuenca del río Tuichi (uno de los principales cursos de agua de la subcuenca del río Beni) por el proyecto “Inventario florístico de la Región Madidi”. La región se caracteriza por una estacionalidad marcada, distinguiéndose una época de lluvias y una seca, característica de bosques secos y semi-húmedos (Cayola 2004, Fuentes 2016). La baja precipitación en época seca se origina por dos factores: la ubicación climática general y la situación orográfica local; la serranía de Azariamas y la cordillera de Apolobamba impiden el paso de los vientos cargados de humedad, además de los vientos secos que bajan del Altiplano (Cayola 2004, Cayola *et al.* 2005). La estación climatológica más próxima al área de estudio es la de Apolo, localidad que tiene una precipitación media de 1.558 mm durante la época de lluvia prolongada entre noviembre y marzo (Navarro 2002). Mientras que entre junio y agosto el promedio es menor a 40 mm. La temperatura media anual es de 20.5°C, con una mínima de 5°C y máxima de 32°C (Suárez 2001, Navarro 2002).

Fisiográficamente, el bosque montano se encuentra en la provincia fisiográfica de la cordillera Oriental y el subandino, mientras que el bosque seco interandino ocupa las provincias de la cordillera Oriental hasta el Altiplano (Ibisch *et al.* 2003, Fuentes 2005). La provincia fisiográfica de la cordillera Oriental consiste en la faja montañosa entre el Altiplano (oeste) y el subandino (este). Dentro de esta unidad se encuentran los nevados de Apolobamba, las serranías altas y los valles profundos de bosque montano hasta pedemontano (Suárez 2001). La segunda provincia fisiográfica, para tomar en cuenta en el estudio, es la subandina, al este de la cordillera Occidental.

Es un complejo sistema de serranías longitudinales estrechas separadas por valles sinclinales. Está formada por serranías altas paralelas, colinas convexas moderadamente altas a bajas con pendientes accidentadas, y valles amplios con terrazas aluviales como los de los ríos Tuichi y Beni (Suárez 2001).

3.1.1 Bosque montano yungueño

Según Jørgensen *et al.* (2005), el bosque montano se encuentra por encima de los 500 hasta 3.500 m en la región del Madidi, que incluye los PN-ANMI Madidi, ANMI Apolobamba y RB-TCO Pílon Lajas. De manera general, el bosque montano es una vegetación boscosa principalmente húmeda presente en las laderas orientales de la cordillera oriental y faja subandina, y que limita al este con bosques amazónicos y al oeste con la vegetación altoandina (Fuentes 2005). Este tipo de bosque cubre aproximadamente 12.000 km² en el Madidi (Kessler & Beck 2001).

Dentro se encuentran los pisos altitudinales del bosque basimontano, bosque seco, bosque semi-húmedo, bosque húmedo (Fuentes 2005) y ceja de monte (Mueller *et al.* 2002). Es decir, el bosque montano es una agrupación de hábitats que ocurren en una montaña y que varían en múltiples dimensiones geobotánicas, florísticas y bioclimáticas: precipitación, temperatura, estacionalidad, humedad atmosférica, vientos, fertilidad, textura y profundidad de suelos, duración e intensidad de insolación (Apaza-Quevedo *et al.* 2015). Sin embargo, en este estudio se distingue del bosque seco interandino por la marcada estacionalidad climática sujeta a la altitud. Una variable ambiental regional que influye en la formación de patrones de caracteres funcionales. Entonces para este estudio, el bosque montano se lo encuentra entre 1.000–2.000 m; bajo la clasificación de Fuentes (2016), pertenece a los bosques yungueños basimontanos pluviestacionales húmedos y sub-húmedos.

La vegetación de este bosque siempre-verde presenta mayor densidad de árboles, número de especies y heterogeneidad florística (promedio de 55 spp. / 0,1 ha en Fuentes 2005), que en bosque seco. A pesar de tener una extensión menor a la del bosque amazónico, presenta mayor número de especies raras, aquellas que presentan distribución restringida a unas condiciones específicas del hábitat y baja densidad poblacional (Cornejo-Mejía *et al.* 2011). Esta diversidad de especies raras ocurre debido a una alta heterogeneidad de hábitat dada por el relieve y fisiografía del terreno (Cornejo-Mejía *et al.* 2011). Las familias dominantes del dosel son Ericaceae, Cyatheaceae, Fabaceae, Moraceae, Lauraceae y Sapotaceae; y las de sotobosque son Melastomataceae,

Areaceae, Pteridophyta, Rubiaceae y Euphorbiaceae, principalmente. Las especies más abundantes en las parcelas del estudio son *Juglans boliviana*, *Capparis coimbrana*, *Garcinia macrophylla*, *Gallesia integrifolia*, *Pouroma guianensis*, *Tapirira guianensis*, *Pouteria bilocularis* y *Licania* sp.

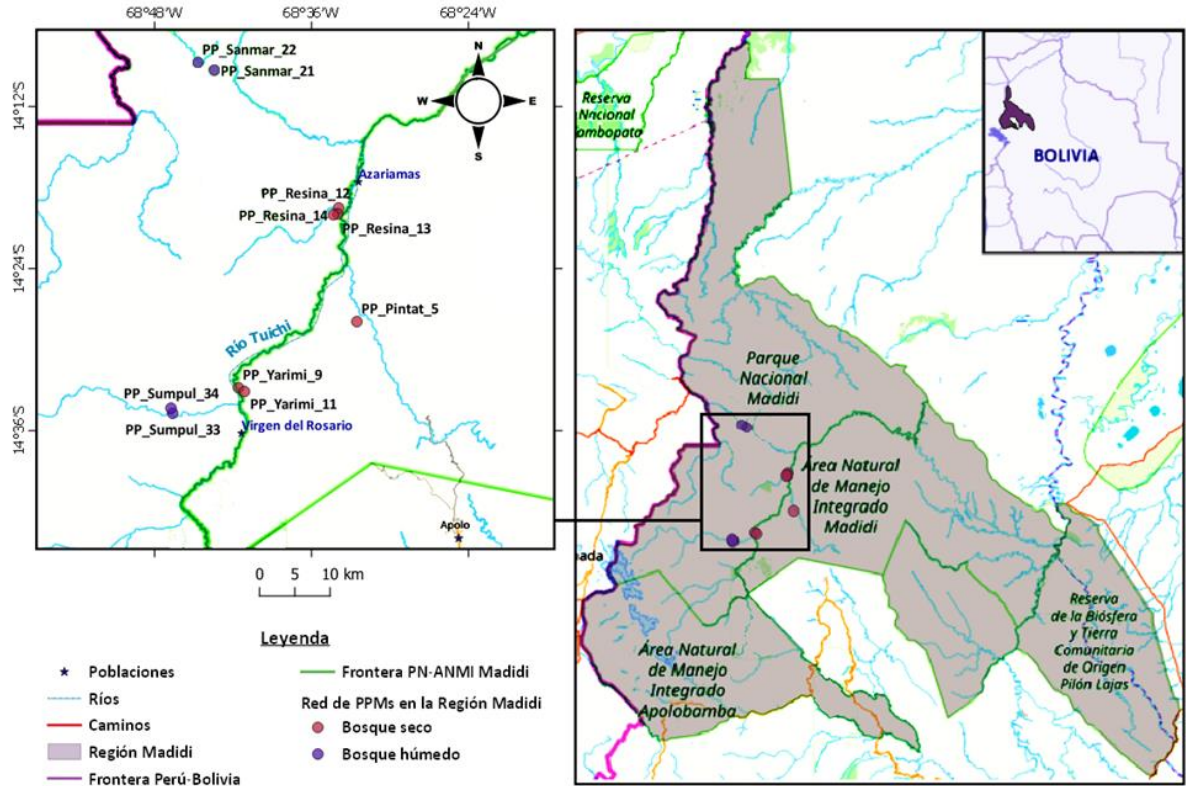


Figura 1. Red de 10 parcelas permanentes del Proyecto Madidi identificadas por el número de parcela y nombre de la población cercana. Los puntos rojos indican las pertenecientes a bosque seco (altitud mínima entre 600-1.200 m) y los azules a bosque húmedo (altitud mínima entre 1.100–1.300 m), siguiendo la clasificación de Ibisch et al. (2003). Imagen de elaboración propia en mapa plantilla de OpenStreetMap.

3.1.2 Bosque seco interandino

En la Región Madidi, el bosque seco se extiende desde la serranía de Azariamas hasta la cordillera de Apolobamba y de Bahuaja – Sonene del Perú por debajo de los 1.800–2.000 m. Según Killeen *et al.* (2005), ocupa una extensión de 1.442 km² que se divide entre las mesetas de Apolo y el área del valle del Alto Tuichi, de aproximadamente 700 km² (Fuentes *et al.* 2004, Cayola *et al.* 2005). Este último es el bosque seco de mayor extensión en Bolivia y de los mejores conservados en Sudamérica; está ubicado entre la comunidad de Mojos y Virgen del Rosario (Cornejo-Mejía *et al.*

2011). Las parcelas del estudio pertenecen a esta área y se encuentran por debajo de los 1.250 m en los valles de clima pluviestacional a xérico.

La precipitación y estacionalidad son los factores más importantes que impiden que la vegetación se constituya en bosque siempre-verde (Cayola 2004, Mayle 2004). En el valle seco del Tuichi, la precipitación fluctúa alrededor de los 1.400 mm, y en época seca de hasta 4 meses de duración, es menor a los 100 mm (Mueller *et al.* 2002). Según el estudio de Tello *et al.* 2019, en los bosques secos del valle del río Tuichi la precipitación anual es muy baja, especialmente durante los meses más secos, en comparación con el clima del bosque montano.

Esta formación tropical, semiárida hasta xerofítica en ciertas zonas, existe en formaciones aisladas o parches rodeados por ecosistemas contrastantes, como los bosques húmedos tropicales o los pastizales altoandinos (Fuentes 2016). Para la biogeografía, constituyen refugios actuales de bosques secos que antiguamente contaban con mayor cobertura espacial y que, probablemente, contienen especies endémicas (de distribución restringida dentro de unas determinadas condiciones de hábitat) que han evolucionado en este aislamiento natural (Mayle 2004).

Los bosques secos interandinos tienen una composición florística particular combinada con relictos de otras unidades biogeográficas de la provincia de los Yungas (Navarro 2011) y del arco Pleistocénico (Cayola *et al.* 2005, Fuentes 2016); y una estructura estratificada en un dosel cerrado en época húmeda, mientras que, en época de estiaje, los árboles deciduos o semideciduos pierden las hojas, notándose una abundancia de tallos y hojarasca (Cayola 2004, Fuentes 2016). La vegetación es típicamente espinosa intercalada con cactáceas columnares. Las familias más importantes son Fabaceae, Meliaceae y Myrtaceae. Los de hábito más bajo son Euphorbiaceae y las lianas de Bignoniaceae. Las especies más importantes son *Anadenanthera colubrina*, *Myracrodruon urundeuva*, *Oxandra espintana*, *Opuntia brasiliensis*, *Trichilia catigua*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Capparis polyantha* y *Zanthoxylum fagara* (Cornejo-Mejia *et al.* 2011).

3.2 Caracteres funcionales

Los caracteres funcionales seleccionados para el estudio son del espectro económico foliar: área foliar específica SLA (mm^2/mg), área foliar LA (mm^2) y grosor de hoja LT (mm), de crecimiento: tasa de crecimiento relativo RGR (mm/año) y altura máxima Hmax (m), y de sobrevivencia: grosor de la corteza BT (mm) y densidad específica del tallo SSD (mg/mm^3).

La planta debe invertir en la construcción de follaje que, según la superficie disponible para captación, almacenará suficiente energía solar para su conversión en energía química dentro del proceso fotosintético (Bongers & Popma 1990). Esta energía será utilizada para mantener los procesos metabólicos y para la construcción de otros órganos de crecimiento y de reproducción (Bongers & Popma 1990). Por lo tanto, el área disponible (LA) para la captura de luz solar, el grosor del tejido foliar (LT) para el almacenamiento de energía y agua, y el nexo entre ambas (SLA) (Shipley 1995, Torrez *et al.* 2013) se constituyen como parámetros de inversión dentro del “espectro económico foliar” (Wright *et al.* 2004).

El valor de SLA dependerá de los componentes que, en parte, definirán la tasa fotosintética (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Como este carácter es una función de la inversión en biomasa de la hoja por área foliar, mientras menor la masa de la hoja (menor grosor foliar), el SLA es mayor (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). El LA y el LT tienen una relación inversa con el SLA. Ambos caracteres capturan las mismas tendencias que éste (Torrez *et al.* 2013); la variación dada por alometría, ontogenia, edad y plasticidad fenotípica (Wright *et al.* 2004). Westoby *et al.* (2002) propone al LT como un parámetro tan o más importante que el SLA, ya que contiene también información de la expectativa de vida de la hoja. A través de los taxa, el LT está muy relacionado con el clima. Para especies siempre-verdes decrece con la temperatura media anual, y en deciduas aumenta (Reich 2014).

El LA y el LT dependen tanto de las variables globales creadas por la latitud y longitud: temperatura, precipitación y estacionalidad, como de las condiciones locales (estrés por calor, frío, sequía, alta radiación y exposición solar) (Bongers & Popma 1990, Cornelissen *et al.* 2003, Torrez 2011). El LA en bosques tropicales está correlacionado negativamente con la latitud y altitud, y positivamente con la precipitación; contrario a lo que favorece al LT y al SLA (Bongers & Popma 1990). El SLA está correlacionado positivamente con la tasa fotosintética máxima según la masa y, por consiguiente, a la tasa de crecimiento relativo RGR (Bongers & Popma 1990, Torrez *et al.* 2013).

Mientras más gruesa sea la corteza externa al tallo, mejor actúa como un aislante del estrés ambiental (Pinard & Huffman 1997). Es decir, permite aislar los meristemas y tejido primordial de actividad patógena y microbiana, de herbívora, de estrés por congelamiento y sequía, y de exposición a altas temperaturas o incluso, incendios forestales que podrían ser letales (Pinard & Huffman 1997, Cornelissen *et al.* 2003). Entonces, el BT es una forma de cuantificación de la

sobrevivencia (Hegde *et al.* 1998), cuya eficacia protectora a su vez, va a depender de factores (diámetro del tronco y rama, posición de tejido vital y la bioquímica de la corteza) que, también influirán en la SSD (Pinard & Huffman 1997, Hegde *et al.* 1998, Cornelissen *et al.* 2003).

La SSD es el cociente entre la masa seca y el volumen fresco del tallo. Es decir, describe la proporción en el tallo de tejido y paredes celulares (paredes de los vasos) y el espacio dentro de las paredes (vasos) (Swenson & Enquist 2007). La SSD también es un carácter que cuantifica la sobrevivencia, ya que provee de la fuerza estructural para el crecimiento y durabilidad del individuo para sobrevivir (Wright *et al.* 2010). Por lo tanto, contrasta con la RGR; es decir, mientras menor la densidad del tallo, mayor es el crecimiento y la altura alcanzada por la planta. Como el grosor del tejido externo al tallo concierne al incremento de la biomasa, BT está correlacionado positivamente con la RGR y la Hmax e inversamente con la SSD (Cornelissen *et al.* 2003).

3.3 Métodos

3.3.1 Muestreo de caracteres funcionales

Los datos utilizados para el estudio pertenecen a la base de datos del Proyecto “Inventario florístico de la Región Madidi”. Esta base de datos se dispuso para la investigación bajo los términos de una beca para tesis, donde se acuerdan dos viajes de campo para la remediación de parcelas y el reconocimiento completo de la metodología de recolección de caracteres funcionales, además de entrenamiento para el procesamiento de datos en laboratorio y gabinete.

El Proyecto tiene actualmente una red de 50 parcelas permanentes de muestreo que abarcan diferentes tipos de vegetación en un amplio rango altitudinal (Jørgensen *et al.* 2015). En esta red se realiza trabajo de campo para la medición de caracteres funcionales de las especies leñosas. Estos datos son una parte clave de la biodiversidad, utilizada para tratar preguntas centrales en ecología.

El muestreo de los caracteres funcionales se realizó con base en la información de 10 parcelas permanentes de 1 ha distribuidas en el valle alto del río Tuichi: seis de bosque seco (PPMs: 5, 9, 11, 12, 13 y 14) y cuatro de bosque montano húmedo (PPMs: 21, 22, 33 y 34) (Figura 1). Estas parcelas fueron clasificadas según la altitud mínima tomada en el sitio de estudio y el tipo de ecorregión a la que pertenece según las clasificaciones de Ibisch *et al.* (2003) y Fuentes (2016), el último quien definió los tipos de vegetación para la Región Madidi.

Para cada especie fueron seleccionados aleatoriamente cinco individuos arbóreos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm en cada parcela permanente, omitiendo las especies de cactáceas, palmeras y helechos arbóreos. Esto debido a la dificultad de su colecta, distinto procesamiento de las muestras o a que no se disponían de suficientes réplicas. En el Anexo 1 se explica a detalle la obtención del material para la medida de los caracteres.

La base de datos utilizada está disponible en Tropicos® (<http://www.tropicos.org/>), la cual contiene los datos de la red de parcelas del Proyecto (Madidi Project). La limpieza de esta base se hizo en dos etapas para detectar inconsistencias en los valores: una durante el filtrado en cada columna de las variables y la segunda agrupando por especies para ver la consistencia de los datos. En el caso de datos erróneos o NA (No disponible) en alguna variable, el individuo fue descartado del análisis. En cambio, si se podía realizar la corrección, ésta era realizada directamente en Tropicos®, previa comprobación de los datos originales de las planillas.

Previo al análisis estadístico, las múltiples mediciones del SLA, LA y LT dentro de un mismo individuo fueron promediadas, para que cada árbol represente la unidad estadística. Para el cálculo de RGR, Hmax, BT y SSD se utilizaron datos únicos obtenidos para cada individuo o unidad estadística. La altura máxima Hmax por especie fue calculada como el percentil 90 (Kunstler *et al.* 2012) de las alturas estimadas para todos los individuos de cada especie perteneciente a un tipo de bosque.

3.3.2 Análisis estadístico

Para explorar las diferencias de los siete caracteres funcionales (SLA, LA, LT, BT, SSD, RGR y Hmax) entre bosque seco y montano, se realizó la prueba de Wilcoxon (Mann-Whitney) para cada variable, ya que ésta no necesita cumplir el supuesto de normalidad de datos. Además, se obtuvieron los estadísticos de los siete caracteres funcionales intraespecíficos promediados para cada tipo de bosque: la media, desviación estándar (sd) y el coeficiente de variación (CV) según la fórmula $CV = (sd/media) \times 100\%$ (Jung *et al.* 2010).

Fue examinado el supuesto de distribución normal de las variables (caracteres funcionales) a través de histogramas, gráficos de caja y de Cleveland y de la prueba de normalidad “lillie test”, que es una variante de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Salazar *et al.* 2018). Cuando los datos no correspondían a una distribución normal bajo estos criterios, se realizaba una transformación de \log_{10} o raíz cuadrada. La base de datos utilizada para realizar el análisis de componentes principales

PCA presenta el promedio asignado por especie. En cambio, la base para el análisis de partición de varianza contiene los valores de cada individuo. Por esta razón, la transformación de datos para ajustar a la normalidad en cada base fue diferente.

Análisis de componentes principales - covariación intra-específica entre caracteres funcionales en bosques seco y montano

Para responder la primera pregunta del estudio, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) que describe la relación entre los caracteres funcionales de las especies en cada tipo de bosque. Para estos análisis, los caracteres funcionales fueron promediados para cada especie que tuviera un mínimo de tres réplicas (individuos). De 927 y 929 individuos fueron obtenidas 79 y 106 especies en bosque seco y montano, respectivamente. Todas las variables utilizadas para este análisis fueron transformadas con \log_{10} , a excepción de la SSD que no lo necesitaba.

El PCA permite estudiar la relación multivariable (covariaciones) de los caracteres funcionales y reducir o identificar las variables o combinación de variables que explican la mayoría de la variación en cada tipo de bosque (Lohbeck *et al.* 2015). Esta combinación de variables define las estrategias de vida de las especies arbóreas para cada tipo de bosque por separado. Para el PCA, todas las variables fueron incluidas, porque presentaban valores bajos a medios de correlación estadística (coeficiente de correlación de Pearson $< \pm 0.58$). El número de componentes principales significativos o no-triviales fue determinado siguiendo a Wang *et al.* (2018), donde una vez que la prueba de Bartlett define al primer componente como significativo se evalúan los demás componentes por el método de aleatorización basada en eigenvalues. Estas pruebas se realizaron con el paquete “PCDimension” de R.

Se obtuvieron dos PCAs para cada tipo de bosque, el primero consideró todas las especies colectadas, y el segundo más conservador consideró únicamente las especies que en conjunto representaron el 40% superior dominante. El área basal de cada individuo fue calculada con la fórmula $BA = \pi DAP^2/4$; y a partir de ésta, se obtuvo la dominancia relativa para cada especie $D\% = (BA \text{ total de sp.} / \Sigma BA \text{ total de todas spp.}) \times 100\%$. Ambas gráficas permiten considerar y eliminar el efecto de las especies raras.

En ambos bosques, especialmente en montano, existen especies “raras” y otras de amplia distribución que no son representativas a nivel de ecorregión. Por lo tanto, se vio la necesidad de

ponderar su adición a la variabilidad. Esto se hizo a través del cálculo de la dominancia relativa para cada especie, y fueron seleccionadas las que en conjunto representaban el 40% más dominante de su tipo de bosque. Este número fue considerado como el mínimo que nos permitirá estudiar las estrategias adaptadas al ambiente y a la interacción entre especies co-ocurrentes específicas de la ecorregión.

Partición jerárquica de la variación intra- vs. inter-específica en caracteres funcionales en bosques seco y montano

Para responder la segunda pregunta del estudio, se realizó una partición de la variación de caracteres funcionales que revela el porcentaje de contribución de los niveles taxonómicos a la variación total. Se utilizaron 741 y 717 individuos para el análisis en bosque seco y montano, respectivamente. Todas las variables utilizadas para el análisis de partición de varianza fueron transformadas por \log_{10} , y estandarizadas a una media igual a 0. La clasificación taxonómica utilizada sigue al APG IV; sistema utilizado por Tropicicos®.

Para cada variable (cada carácter como factor fijo) se calculó el porcentaje de variación total explicado por niveles taxonómicos en orden decreciente: familia, género, especie e individuo (Chave *et al.* 2006). Esto se realizó mediante un análisis de partición de la variación en niveles taxonómicos anidados con el ajuste de máxima verosimilitud restringida REML de la función lme (modelo lineal generalizado) del paquete “nlme” de R (Messier *et al.* 2017). La variación atribuible a cada jerarquía taxonómica es expresada como un porcentaje de la variación total. Se hizo bootstrapping de los datos en 500 corridas para calcular el intervalo de confianza de 95% (Messier *et al.* 2010).

La identificación del porcentaje de contribución intra e interespecífico a la variación global de cada carácter se basa en que los niveles taxonómicos se reparten la variación interespecífica entre familia, género y especie, mientras que la variación intraespecífica se mantiene dentro de la variación residual (de los individuos) (Messier *et al.* 2010, Swenson 2014). Todos los análisis fueron realizados en R versión 3.5.3 (R Core Team 2019).

4. Resultados

Las pruebas de Wilcoxon muestran diferencias significativas ($p < 0.001$) entre bosque seco y montano para cuatro variables: LA, SSD, RGR y Hmax (Fig. 2). Para las variables LA, RGR y Hmax de las especies de bosque montano, los valores son mayores que en bosque seco. Al contrario, la SSD de bosque montano presenta valores relativamente menores que en bosque seco (Tabla 1). Para el resto de variables (SLA, LT y BT), los resultados sugieren que especies en bosques secos y montanos no son distintas.

Tabla 1. Estadísticos de los siete caracteres funcionales intraespecíficos promediados para cada tipo de bosque: la media, desviación estándar (sd) y el coeficiente de variación (CV). Se presenta el rango del valor mínimo y máximo del carácter para cada bosque.

		media \pm sd	CV	mín. - máx.
SLA ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$)	seco	16.1 \pm 4.7	29.1	4.1 - 206.9
	montano	14.2 \pm 2.9	21.9	5.3 - 173.7
LA (mm^2)	seco	2840.5 \pm 1002.7	38.2	2.2 - 20903.1
	montano	7059.6 \pm 2100.5	31.2	10.7 - 32415.7
LT (mm)	seco	0.0201 \pm 0.004	19.3	0.0092 - 0.0414
	montano	0.0205 \pm 0.003	15.7	0.0105 - 0.0343
BT (mm)	seco	1.55 \pm 0.53	36.3	0.56 - 5.10
	montano	1.49 \pm 0.48	32.9	0.42 - 3.58
SSD (mg mm^{-3})	seco	0.853 \pm 0.354	36.5	0.418 - 2.030
	montano	0.679 \pm 0.146	21.4	0.393 - 1.037
RGR (mm año^{-1})	seco	0.0093 \pm 0.0067	73.9	0.0019 - 0.0285
	montano	0.0129 \pm 0.0086	69.8	0.0010 - 0.0752
Hmax (m)	seco	15.9 \pm 3.7	22.8	5.7 - 30.6
	montano	20.1 \pm 4.7	23.1	7.4 - 34.0

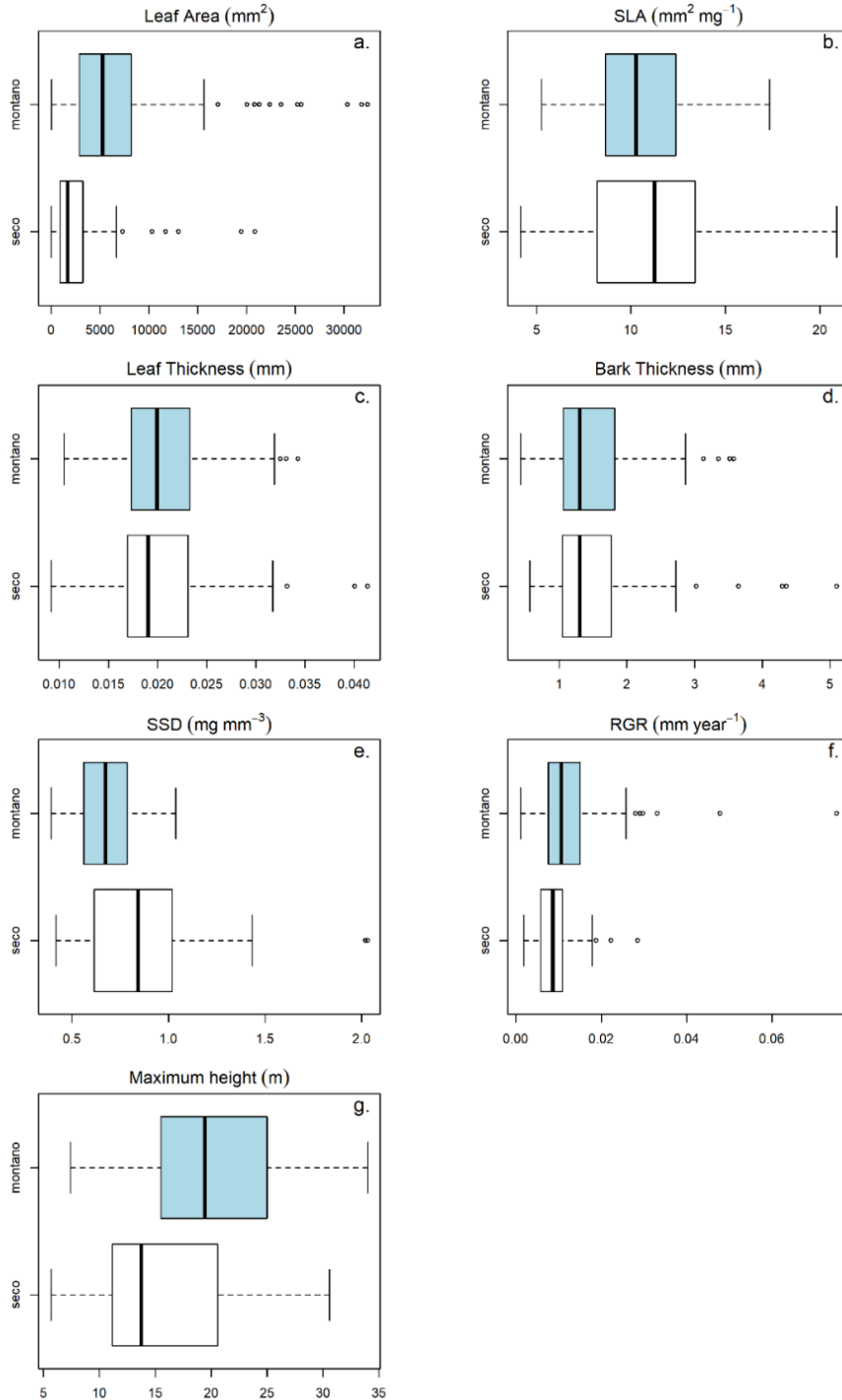


Figura 2. Boxplots (en inglés, gráficos de caja) de la distribución de los caracteres funcionales **a.** LA, **b.** SLA*, **c.** LT, **d.** BT, **e.** SSD, **f.** RGR y **g.** Hmax en bosque seco y montano. Los resultados de la prueba de Wilcoxon para SLA ($p \gg 0.1$), LT ($p \gg 0.1$) y BT ($p \gg 0.1$) indican que no hay diferencia en estos

caracteres según el tipo de bosque; en cambio para LA ($p < 0.001$), SSD ($p < 0.001$), RGR ($p = 0.001$) y Hmax ($p < 0.001$) si hay diferencia significativa. *La gráfica no contiene los datos “outliers”.

Tabla 2. Media, desviación estándar (sd), coeficiente de variación (CV) y rango del valor mínimo y máximo de los caracteres funcionales de las 22 especies presentes en bosque seco y montano.

		media \pm sd	CV	mín. - máx.
SLA ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$)	seco	174 \pm 5.4	25.2	5.3 - 131.6
	montano	19.7 \pm 4.0	23.7	6.2 - 173.7
LA (mm^2)	seco	3992.2 \pm 1481.6	36.2	17.2 - 20903.1
	montano	4982.7 \pm 1204.1	27.6	10.7 - 31792.1
LT (mm)	seco	0.0175 \pm 0.0036	19.5	0.0098 - 0.0251
	montano	0.0181 \pm 0.0031	17.6	0.0125 - 0.0253
BT (mm)	seco	1.44 \pm 0.50	34.8	0.73 - 3.65
	montano	1.51 \pm 0.47	32.6	0.83 - 3.58
SSD (mg mm^{-3})	seco	0.731 \pm 0.325	35.6	0.422 - 2.017
	montano	0.685 \pm 0.139	21.0	0.393 - 1.037
RGR (mm año^{-1})	seco	0.0100 \pm 0.0084	83.7	0.0046 - 0.0178
	montano	0.0124 \pm 0.0100	77.3	0.0010 - 0.0297
Hmax (m)	seco	19.7 \pm 4.6	23.5	10.4 - 29.2
	montano	22.0 \pm 5.2	23.5	9.7 - 32.7

Tabla 3. Correlaciones de Pearson entre pares de caracteres funcionales. Los valores en verde corresponden al bosque montano y en amarillo a bosque seco.

	SLA	LA	LT	BT	SSD	RGR	Hmax
SLA		-0.584	-0.536	-0.201	-0.058	0.194	0.165
LA	-0.480		0.354	0.338	-0.254	0.032	-0.004
LT	-0.552	0.463		0.265	0.130	-0.109	-0.465
BT	-0.272	0.333	0.272		-0.188	0.041	-0.086
SSD	-0.306	-0.153	0.170	-0.349		-0.153	-0.317
RGR	0.118	-0.063	-0.127	0.267	-0.243		0.198
Hmax	-0.039	-0.225	-0.036	0.236	-0.034	0.203	

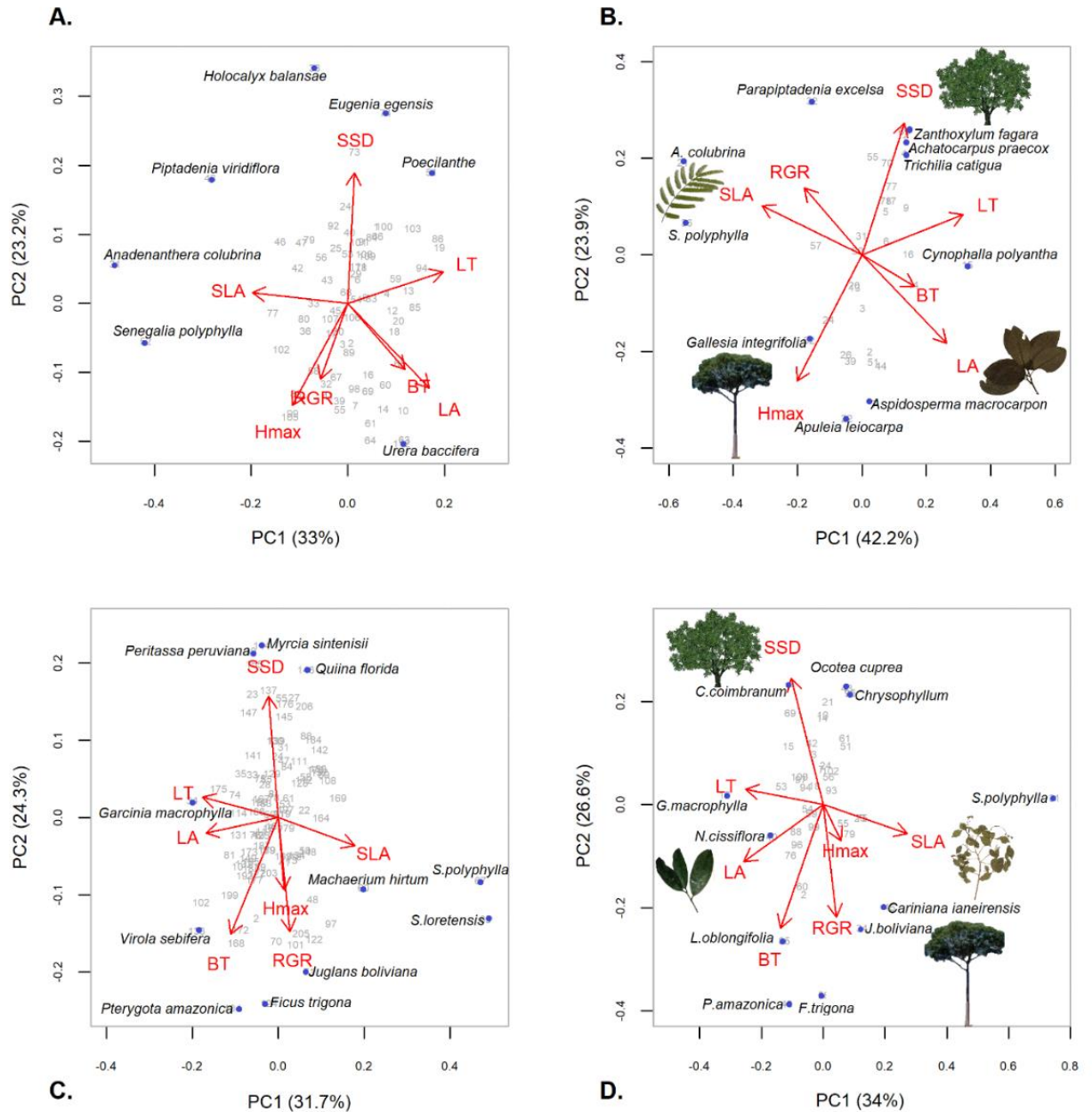


Figura 3. Gráficas de las variables y especies arbóreas (biplots en inglés) estudiados en los Análisis de Componentes Principales PCA realizados para bosque seco y montano. **A y B.** PCAs de bosque seco, el primero es un análisis con 79 especies y el segundo con 32 especies dominantes. **C y D.** PCAs de bosque montano, el primero es un análisis con 106 especies y el segundo con 43 especies dominantes.

Fueron obtenidos dos PCAs para cada bosque (Fig.3). Para el segundo PCA fueron seleccionadas las especies que en conjunto representaban el 40% más dominante de su tipo de bosque. Según este

criterio, las especies “dominantes” en bosque seco son 32 de un total de 79 especies y en bosque montano son 43 de 106 especies. El PCA que considera todas las especies y el PCA más conservador que solo toma en cuenta las dominantes difieren apenas en el porcentaje de variación explicada por cada componente (eigenvalues en la Fig. 3) y en los eigenvectors de las variables sobre los componentes principales PC1 y PC2 (Tabla 4). Esta diferencia ocurre en los resultados para bosque seco y montano. El número de componentes significativos para ambos PCAs de bosque montano y para el PCA con todas las especies de bosque seco son los dos primeros, mínimamente. En el caso del PCA conservador de bosque seco la aleatorización se limita al primer componente como importante estadísticamente, pero como hasta el segundo componente se acumula más del 50% total de la variación de los caracteres, ambos serán tomados en cuenta.

Los biplots de la figura 3 y tabla 4 indican que las estrategias son similares para las especies en bosque seco y montano. Para ambos casos, el primer componente es una combinación de SLA, LA y LT, los caracteres pertenecientes al “espectro económico foliar”. Por otro lado, el segundo componente principal es la combinación del SSD y Hmax en el caso de bosque seco; y de BT, SSD y RGR para bosque montano. BT y SSD pertenecen al “espectro económico del tallo”. El BT es el único carácter que contribuye de manera considerable a ambos componentes (eigenvector > 0.30).

Tabla 4. Eigenvectors de las variables (caracteres funcionales) para los componentes principales PC1 y PC2 de los PCAs. Las columnas en fondo gris corresponden a los eigenvectors obtenidos del análisis con todas las especies y las de fondo blanco corresponden a los del análisis realizado con las especies dominante. Los valores en letra roja indican una contribución (eigenvector) del carácter al componente principal mayor a 0.40

	Bosque seco				Bosque montano			
	PC1		PC2		PC1		PC2	
SLA	-0.53	-0.50	0.05	0.22	0.55	0.56	-0.13	-0.13
LA	0.46	0.43	-0.39	-0.39	-0.52	-0.53	-0.07	-0.26
LT	0.53	0.51	0.15	0.18	-0.54	-0.51	0.09	0.07
BT	0.32	0.27	-0.31	-0.14	-0.34	-0.28	-0.53	-0.55
SSD	0.04	0.21	0.61	0.59	-0.07	-0.21	0.55	0.57
RGR	-0.15	-0.29	-0.35	0.30	0.08	0.09	-0.52	-0.50
Hmax	-0.31	-0.33	-0.48	-0.56	0.04	0.12	-0.33	-0.16

La partición de la variación explicada en niveles taxonómicos forma patrones diferentes para los tipos de caracteres funcionales: del espectro foliar (SLA, LA y LT), de sobrevivencia (BT y SSD) y de crecimiento (RGR y H) (Fig. 4). Para SLA, LA y LT, la variación supra-específica en bosque seco y montano es dominante, 75-82%, 92-90% y 58-62% respectivamente. Las variables BT y SSD, presentan una distribución de la variación intra e interespecífica que tiende a ser más equitativa, aunque mayor para la intraespecífica. La variación intraespecífica de BT es de 49.8-45.8%, mientras que en SSD es de 68.8–64.2%. Las variables de crecimiento (RGR y H) muestran una distribución de la variación intraespecífica diferente para cada bosque. La RGR presenta la mayor variación, y junto con H muestran una diferencia entre, 49.4 y 91% para bosque seco, y 64.4 y 81.8% para montano (Tabla 4).

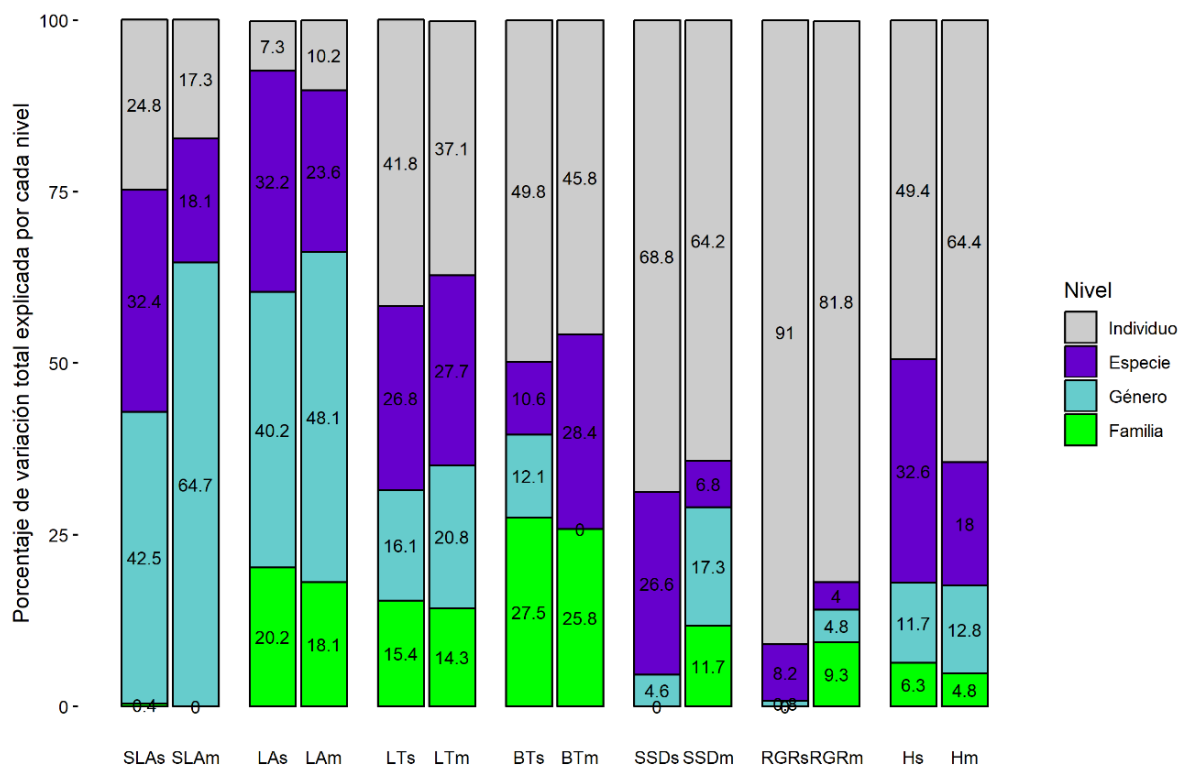


Figura 4. Partición de la variación total en niveles taxonómicos anidados: familia, género, especie e individuo, para caracteres funcionales foliares (SLA, LA, LT), de crecimiento (RGR y H) y de sobrevivencia (BT y SSD) en bosque seco (s) y montano (m).

La variación supra-específica sigue la misma distribución según el tipo de carácter observada para la variación intra e interespecífica, excepto para SSD y RGR. Para ambos caracteres, hay una división clara según el tipo de bosque. La variación de SSD y RGR explicada por familia es 0 en bosque seco mientras que, en bosque montano es 11.7 y 9.3%, respectivamente. Y su variación explicada por especie es mayor en bosque seco (26.6 y 8.2%) que en montano (6.8 y 4%).

5. Discusión

Las diferencias en caracteres funcionales están dadas por las distintas condiciones ambientales del tipo de bosque

La diferencia entre tipos de bosque es significativa para cuatro caracteres funcionales: LA, SSD, RGR y Hmax (Fig. 2). La media de LA en bosque seco es tres veces menor a la de montano (Tabla 1). Este resultado se debe principalmente, a que las hojas pequeñas son favorecidas en bosques secos, porque disipan el calor por convección más fácilmente que las grandes (Cornelissen *et al.* 2003, Lecerf & Chauvet 2008). Sin embargo, el área foliar no está correlacionado con el grosor de la hoja LT, como se creía; en ambos bosques la media de LT ronda los 0.020 mm. A pesar que se esperaba una diferencia de LT dada por las especies de hoja compuesta y hábito deciduo que por su abundancia en bosque seco deberían tender a disminuir su rango y media (Vile *et al.* 2005). Las especies de hábito deciduo pierden hojas en la época seca, hay una baja inversión en biomasa de la hoja ya que no necesitan ser gruesas estructuralmente y esto debería estar reflejado en un LT menor para bosque seco (Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004, Vile *et al.* 2005). Asimismo, se esperaba encontrar una diferencia en el SLA, pero como es una medida que depende del grosor de la hoja, tampoco fue significativa. El SLA promedio obtenido para ambos bosques entra en el rango definido por Cornelissen *et al.* (2003) para las especies arbóreas deciduas de hojas suaves, con un SLA mayor a 15 mm²/mg. Una explicación para que no haya una diferencia en SLA y LT puede deberse a que el bosque montano y el seco comparten especies (22 ssp.) e incluso, algunas de estas son deciduas (Anexo 2).

En el trabajo de Apaza-Quevedo *et al.* (2015) en bosques montanos de Bolivia con un gradiente altitudinal de 1.900-2.500 m se obtuvo una media de SLA = 12.10 mm²/mg (\pm 2.28) y LA = 9062.03 mm² (\pm 1938.16). Comparado con nuestros datos del bosque montano, el SLA es mayor (SLA = 14.1 mm²/mg (\pm 2.9)) y el LA es menor (LA = 7059.6 mm² (\pm 2100.50)). Los datos entran en el rango de la desviación estándar. En parte, la diferencia puede deberse a que las parcelas tomadas en nuestro

estudio para bosque montano tienen una altitud menor a los 1.800 m. Sin embargo, bajo este criterio debería esperarse una tendencia a incrementar el tamaño de la hoja a menor altitud y latitud (Bongers & Popma 1990, Givnish 2002, Cornelissen *et al.* 2003).

La media de SSD = 0.679 mg/mm³ (\pm 0.146) para bosque montano es próxima a la media SSD = 0.645 mg/mm³ obtenida por Chave *et al.* (2006), quien analizó este carácter en 2.456 especies neotropicales, entre las cuales incluía a árboles del bosque montano de los Andes. No obstante, para bosque seco se obtuvo SSD = 0.853 mg/mm³ (\pm 0.354), mientras que Chave *et al.* (2006) reporta una media de SSD = 0.695 mg/mm³ para el mismo tipo de bosque. Sin embargo, los datos presentados aquí se aproximan a las medias de SSD fresco = 0.86 y 1.01 mg/mm³ de Sterck *et al.* (2006) obtenidas en bosque decíduo de Bolivia.

Por otro lado, RGR y Hmax son menores en bosque seco que en el húmedo, al contrario de la media de SSD que es mayor en bosque seco. Un alto valor de SSD provee de fuerza estructural para el crecimiento vertical y durabilidad del individuo para sobrevivir (Chave *et al.* 2009). Su valor contrasta con RGR; es decir, mientras menor la SSD, mayor es el crecimiento de la planta. La alometría relaciona las densidades de madera más elevadas con plantas más grandes (Cornelissen *et al.* 2003). Sin embargo, en bosques tropicales, ésta no es la regla. King *et al.* (2006) obtuvo una correlación negativa entre la tasa de crecimiento por especie y la densidad de la madera en varios estudios en bosque siempre-verde. Es decir, las especies de bosque seco requieren mayor inversión en biomasa de soporte de follaje (alta densidad del tallo y menor tasa de crecimiento) (King *et al.* 2006, Chave *et al.* 2009, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). En cambio, en bosque montano, los árboles pueden desarrollar follajes más amplios por unidad de biomasa sintetizada, potenciando así la captura de luz y el futuro crecimiento (King *et al.* 2006). Adicionalmente, debe considerarse que la tasa de crecimiento también es favorecida por la elevada disponibilidad de recursos (Westoby *et al.* 2002), y esta condición es reflejada por el alto contenido de materia orgánica de los suelos del valle alto del río Tuichi (Fuentes 2016).

Por otro lado, BT no presenta una diferencia significativa entre bosques, pero el CVpromedio = 34.5 demuestra una elevada variabilidad para ambos bosques. Esto podría deberse a que el grosor de la corteza depende de su morfología y esta es una característica muy variable dentro de una comunidad vegetal (Rosell *et al.* 2014).

La altura del dosel observada por Fuentes (2016) en el bosque seco varía entre 12–15 m. Fue la menor altura en comparación con otros bosques y coincide con la mediana de nuestros datos (Fig. 1). En general, se observa que los CV en bosque seco son mayores para todos los caracteres, excepto para Hmax. La mayor variación entre individuos a nivel regional del bosque seco, sugiere que los organismos presentes tienen una capacidad substancial de ajuste a las condiciones ambientales (Umaña & Swenson 2019). De esta manera, se puede explicar que SSD y RGR presenten una diferencia de casi 10% mayor en el CV de bosque seco comparado con montano. Esto a pesar que ambos caracteres están restringidos por las limitantes biofísicas propias de su especie como la altura máxima Hmax que pueden alcanzar (Antúnez *et al.* 2001, Bolnick *et al.* 2011, Siefert *et al.* 2015). Este mayor rango de variación entre individuos para bosque seco puede ser explicado, probablemente en parte, por su composición florística que incluye elementos de otros tipos de vegetación (especies comunes con montano y amazónico). En los anexos 3 y 4, muchas especies analizadas para bosque seco y montano tienen una amplia distribución en otras zonas de vegetación de bosque chiquitano y bosque húmedo de tierras bajas.

Adicionalmente, fueron seleccionadas las 22 especies compartidas por ambos bosques; de estas se obtuvieron los estadísticos: media \pm sd y CV (Tabla 2). Se pudo observar cualitativamente que incluso en las mismas especies los valores de caracteres funcionales varían según el tipo de hábitat que los individuos ocupan. De hecho, se repiten las tendencias evidenciadas en el análisis para todas las especies; las variables LA, RGR y Hmax en el bosque montano son mayores que en el seco, mientras que, como ya se había visto, la SSD es menor en el bosque montano. Adicionalmente, los demás caracteres SLA, LT y BT también demuestran ser mayores para este bosque. Las diferencias para estos tres caracteres no fueron comprobadas estadísticamente con todas las especies. Sin embargo, concuerdan con los resultados esperados. Como los caracteres SLA, LT y BT están correlacionados positivamente con la inversión en biomasa y la tasa de crecimiento (Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004), deben seguir la misma tendencia de RGR en bosque montano. A pesar de que no pueden realizarse pruebas estadísticas concluyentes (por el bajo número de réplicas por especie) para esta divergencia en características morfológicas de una misma especie según el tipo de hábitat, podría explorarse esta tendencia en futuros trabajos. Su estudio podría contribuir con evidencia de la importancia de la variación intraespecífica a gran escala espacial.

Especies arbóreas de bosque seco y montano obedecen a dos ejes principales de variación: fast-slow continuum y trade-off entre crecimiento – mortalidad

Se realizaron dos PCAs por tipo de bosque porque se observaron varias especies de bosque seco y montano compartidas entre sí y por otras zonas de vegetación, con base en una revisión de los trabajos de Jørgensen *et al.* (2005) y Fuentes (2016). Por lo tanto, se vio la necesidad de tomar en cuenta la importancia de la representación de cada especie sobre la ecorregión en la que se presenta. Esto se hizo a través del cálculo de la dominancia relativa para cada especie, y se seleccionaron las que en conjunto representaban el 40% más dominante de su tipo de bosque. Este número fue considerado como el mínimo que nos permitiría estudiar las estrategias adaptadas al ambiente y a la interacción entre especies co-ocurrentes específicas de la ecorregión.

En el caso de bosque seco, se obtuvieron 32 especies dominantes. Sin embargo, esta definición como especies dominantes no es excluyente para elementos compartidos con otros bosques. Por ejemplo, *Anadenanthera colubrina*, *Aspidosperma cylindrocarpon*, *Capparidastrum coimbranum*, *Machaerium nyctitans*, *Phyllostylon rhamnoides* y *Trichilia elegans* son también dominantes a frecuentes en los bosques secos chiquitanos de Bolivia, así como *Parapiptadenia excelsa* es dominante del pedemontano y andino; e incluso la mayoría de estas especies se extienden hasta bosque montano de 500–1.500 m (Ver Anexo 3). También se observaron especies y familias que marcan la originalidad de esta formación en el valle alto del río Tuichi: *Trichilia catigua* (Meliaceae), *Celtis loxensis* (Cannabaceae), *Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae) y *Oxandra espiñana* (Annonaceae), que no son dominantes ni frecuentes en otros bosques secos (Fuentes 2016).

El bosque montano (1.000–2.000 m) bajo la clasificación de Fuentes (2016) pertenece a los bosques yungueños basimontanos pluviestacionales húmedos y sub-húmedos. Un rango altitudinal para el cual las 43 especies dominantes de bosque montano no son exclusivas de esta región (Anexo 4). Se encuentran especies de tierras bajas como bosque amazónico (*Ampelocera ruizii* y *Ceiba speciosa*), sabana y bosque inundado (*Sarcaulus brasiliensis*), bosques pluviestacionales secos a semidecuidos, y bosque semi-húmedo o húmedo (*Garcinia macrophylla*, *Nectandra cissiflora*, *Pseudolmedia rigida*, *Pouteria bilocularis* y *Chrysophyllum gonocarpum*) (Jørgensen *et al.* 2005, Fuentes 2016). Si bien en este estudio se compararon dos tipos de bosque distintos, se observa que la composición florística no es totalmente contrastante. Algunas especies dominantes a frecuentes de bosque montano como *Capparidastrum coimbranum*, *Trichilia pleeana*, *Chrysophyllum gonocarpum* e

Hirtella lightioides son favorecidas por condiciones edáficas más secas en pendientes elevadas y suelos poco profundos sobre sustratos rocosos (Fuentes 2016). Por lo que su dominancia podría deberse a las condiciones ambientales especiales del valle del río Tuichi. Por esta misma razón, *C. coimbranum*, *Cariniana ianeriensis*, *Apuleia leiocarpa*, *Hymenaea courbaril*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Sapindus saponaria*, *Copaifera langsdorffii* y *Pterygota amazonica* figuran como especies compartidas en ambos tipos de bosque (Anexo 2).

En el bosque seco y montano, el primer componente principal PC1 obtenido por los análisis con todas las especies y con solamente las dominantes está compuesto mayormente por tres caracteres: SLA, LA y LT (Fig. 3). El LA y el LT están inversamente relacionados con el SLA (Tabla 3 y 4), como se esperaba según Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) y Lohbeck *et al.* (2015). Los valores más extremos del LA que son demostrados por las especies *Garcinia macrophylla* y *Nectandra cissiflora* en el bosque montano y, por otro lado, *Urera baccifera* y *Aspidosperma macrocarpon* en el seco, corresponden a aquellas de mayor superficie laminar. Mientras que las especies que se encuentran al otro extremo del eje y que correlacionan con un mayor SLA, como *Anadenanthera colubrina*, *Piptadenia viridiflora* y *Parapiptadenia excelsa* en el bosque seco, *Cariniana ianeriensis*, *Senegalia lorentensis* y *Machaerium hirtum* en el montano y *Senegalia polyphylla* en ambos, corresponden a las especies de hoja compuesta o bi-compuesta y de hábito deciduo (excepto *C. ianeriensis* que es simple). Es decir, en ambos bosques se tienen especies que presentan la estrategia de menor superficie foliar y menor inversión en grosor estructural de la hoja; por lo tanto, con mayor SLA. Este eje demuestra el espectro continuo de estrategias funcionales de las especies adquisitivas vs. especies conservadoras que Lohbeck *et al.* (2015) obtuvo en bosque seco y húmedo en México y Panamá.

Este espectro de estrategias funcionales define a las especies vegetales de crecimiento rápido y demandantes por recursos, y que tienden a presentar hojas caducas como adquisitivas; mientras que, las especies conservadoras son de crecimiento lento (Reich 2014) y elevado costo para construcción de órganos por la mayor inversión de carbono en hojas durables y gruesas (Vile *et al.* 2005, Read *et al.* 2014). La disponibilidad de recursos del suelo también define tendencias en los caracteres funcionales (Wright *et al.* 2004). Un valor bajo del SLA corresponde a hojas más gruesas (LT alto), tendencia correlacionada con suelos más pobres (especies conservadoras) y a una mayor inversión de biomasa en órganos de defensa o persistencia de vida de la hoja (Cornelissen *et al.* 2003, Rocafort 2015). Si, por el contrario, se trata de sitios con baja precipitación y suelos ricos en

recursos (Westoby *et al.* 2002) como los del bosque seco en el valle Tuichi, los valores del SLA son altos, propiedad de las hojas livianas con mesófilo delgado, con menor vida útil y sustitución rápida de los órganos de la planta (especies adquisitivas) (Westoby *et al.* 2002). Los suelos de bosque seco en el valle del río Tuichi son ricos, presentando texturas variables, desde franco arenosas hasta arcillosas, tienen pH ácido, contenido de materia orgánica alta y capacidad de intercambio catiónico moderada a alta (Cayola *et al.* 2005, Fuentes 2016).

En el bosque seco y montano el segundo componente principal explica alrededor del 24.5% de variación y está definido por la densidad específica del tallo SSD (Fig. 3). La SSD contrasta con la Hmax en el bosque seco y, con el BT y la RGR en el montano (Tabla 4). En el montano, las especies con mayor RGR y BT son *Juglans boliviana*, *Ficus trigona* y *Pterygota amazonica*; estas tres especies dominantes aparecen en ambos PCAs. Mientras que, las de menor crecimiento y mayor SSD son *Peritassa peruviana*, *Myrcia sintenisii*, *Quiina florida*, *Capparidatrum coimbranum*, *Ocotea cuprea* y *Chrysophyllum sp.* En el bosque seco las especies *Apuleia leiocarpa* y *Gallesia integrifolia* tienen mayor Hmax, contrastando con *Holocalyx balansae*, *Eugenia egensis*, *Poecilanthe*, *Zanthoxylum fagara*, *Achatocarpus praecox* y *Trichilia catigua*, las cuales coinciden con un mayor SSD.

Este segundo PC está definido por los caracteres que pertenecen al “espectro económico del tallo” (Chave *et al.* 2009). Para las especies arbóreas, la densidad del tejido es un carácter central que abarca muchos aspectos de la forma de la planta, función y diversidad (Chave *et al.* 2009). La variación en la densidad del tallo está fuertemente ligada a la de la tasa de crecimiento, mortalidad, tiempo de reproducción, capacidad hidráulica de los vasos y el soporte de la planta (Swenson & Enquist 2007). El incremento del costo en la construcción de paredes gruesas de los vasos para evitar la pérdida de conductividad hidráulica por cavitación, actúa en detrimento de la inversión de carbono disponible para el crecimiento vertical (Swenson & Enquist 2007). Además, la altura máxima posible para un DAP determinado antes de que la planta ceda al peso del follaje depende de la densidad del tallo (Chave *et al.* 2009). Entonces, este componente principal es un mecanismo de compensación entre la capacidad de crecimiento y la apuesta sobre la sobrevivencia del individuo. Un alto valor de la SDD provee de fuerza estructural del individuo para sobrevivir por lo que su valor contrasta con RGR (Sterck *et al.* 2006). El producto de la relación entre ambos caracteres es la altura máxima (Hmax) a la que el individuo puede llegar (Swenson & Enquist 2007, Chave *et al.* 2009). La estatura del árbol juega un rol determinante en la historia de vida de árboles tropicales: para alcanzar una mayor altura (Hmax), las especies deben ser seleccionadas por su

longevidad y mayor crecimiento (RGR) (Rüger *et al.* 2018). Es decir, un rápido crecimiento está compensado por la reducción de la tasa de sobrevivencia de la especie (King *et al.* 2006). Este trade-off entre crecimiento-mortalidad está mantenido por las diferencias inherentes de las especies y su tolerancia a la sombra, en combinación con la variabilidad espacial y la disponibilidad de luz, dados por la caída de árboles, deslizamientos y otras perturbaciones naturales del dosel (Wright *et al.* 2010).

Un factor que también modela este eje es la disponibilidad de luz dada por la estructura del bosque (Poorter *et al.* 2019). La hipótesis de Reich (2014) plantea que el tamaño del dosel influye en la habilidad de interceptar luz y utilizarla para realizar fotosíntesis, y en paralelo, la magnitud de flujo de agua necesaria para soportar la fotosíntesis que ocurre en el follaje. La relación de la altura de la planta y la densidad de los tejidos recae en esta última parte, donde la conductividad del agua es determinada por el grosor de paredes, número y diámetro de los vasos del xilema. La relación entre densidad de la madera y competencia por luz indica que especies tolerantes a la sombra presentan tallos densos (Russo *et al.* 2010, Kunstler *et al.* 2012).

La contribución del BT a este segundo PC y su posición correlacionada con Hmax e inversa a SSD permite observar la importancia de este carácter para definir el trade-off del crecimiento vs. sobrevivencia. El rol de la corteza para el soporte mecánico del tallo es muy poco estudiado (Rosell *et al.* 2014) y aún existe incertidumbre respecto a su coordinación con otros caracteres (Chave *et al.* 2009). Debido a que se considera que el grosor depende principalmente de la morfología de la corteza, y la forma de la corteza es muy variable dentro de las comunidades vegetales (Rosell *et al.* 2014). Sin embargo, la corteza también puede contribuir significativamente para el soporte del follaje de la rama a pesar de ser menos rígida que la madera (Sterck *et al.* 2006). Este soporte será dado por una corteza densa poco gruesa, es decir, mientras menor BT, mayor es la contribución a la rigidez de la rama (Rosell *et al.* 2014). Esta relación es una compensación entre la construcción de paredes rígidas y lumen celular para almacenamiento de agua (Rosell *et al.* 2014), de la misma manera que ocurre para la densidad del tallo. Entonces, es un carácter correlacionado inversamente con SSD y positivamente con Hmax y RGR. Esta hipótesis es demostrada en el PCA de bosque montano por su contribución promedio de 0.54 al PC mantenido por el “espectro económico del tallo”. Sin embargo, su contribución de 0.14-0.31 a este eje en el PCA de bosque seco no es tan evidente. Por el contrario, se observa que para bosque seco el grosor de la corteza contribuye a ambos PCs en casi la misma proporción: 0.27-0.32 al primer componente y 0.14-0.31

al segundo. De hecho, es el único carácter que contribuye de manera considerable a ambos PCs en ambos tipos de bosque. Lo que sugiere que BT no refleja solamente el trade-off entre crecimiento-sobrevivencia (PC2), sino que también define el continuo entre especies adquisitivas y conservadoras (PC1). Un mayor BT corresponde a las especies cuya estrategia de rápido crecimiento y baja inversión de recursos y carbono en órganos como el tallo es adquisitiva (Rosell *et al.* 2014). En cambio, las especies conservadoras presentan una corteza densa y delgada junto con una SSD alta (Chave *et al.* 2009). Además, puede inferirse la relación de este carácter con otros del espectro foliar (Rosell *et al.* 2014). En ambos PCAs se observa que una corteza gruesa tiende a coincidir con las especies de área foliar grande. Estas especies en bosque seco perderán las hojas en época de sequía debido a la escasez de agua, altas temperaturas y embolismo de los vasos del xilema. El grosor de la corteza puede estar correlacionado con un LA alto porque ofrece una fuente de almacenamiento de agua a costa de perder rigidez de las paredes celulares de la corteza (Méndez-Alonzo *et al.* 2012, Rosell *et al.* 2014). Esta fuerza selectiva sobre el BT explicaría porque este carácter contribuye a ambos PCs en bosque seco.

Los PCAs indican que los caracteres foliares están mayormente ubicados bajo un primer eje del “espectro económico foliar” que explica la mayor parte de la variación; y los caracteres de sobrevivencia y crecimiento bajo un segundo eje del “espectro económico del tallo”. Sin embargo, existen relaciones entre ambos ejes que integran la forma y función de toda la planta (Méndez-Alonzo *et al.* 2012, Díaz *et al.* 2016). Esta relación puede ser mejor explicada observando los extremos de los ejes, donde las especies conservadoras y adquisitivas demuestran un comportamiento evidente. En el eje del “espectro económico del tallo”, las especies con tallo denso son las conservadoras, por lo tanto, el costo de construcción de órganos de tallo y foliares es alto. Sus hojas gruesas serán de pérdida tardía o retenidas durante la época seca gracias a la resistencia a la cavitación dada por las paredes gruesas del xilema (Méndez-Alonzo *et al.* 2012). Es decir, los delgados vasos favorecen la mayor persistencia de hojas para la fijación de carbono, como una compensación de la reducida eficacia de transporte hidráulico. Puede verse esta relación integral en los PCAs, especialmente para bosque seco, donde LT tiende a apuntar al extremo del eje de SSD. A pesar que la contribución de la variable a este eje es de 0.7-0.18, se observa que a mayor densidad de tallo es mayor el grosor de las hojas de estas especies. Tal es el caso de *Cynophylla polyantha* en bosque seco y *Garcinia macrophylla* en montano.

Por otro lado, la caducidad de las hojas también va a depender del área foliar. Esto se concluye observando la contribución del LA sobre el “espectro económico del tallo”. La contribución del LA al segundo PC es mayor en bosque seco (0.39) que en montano (0.7-0.26). Asimismo, esta es paralela a la Hmax. Es decir, hay una codependencia mayor entre el tamaño de la hoja y la tasa de crecimiento de la planta en bosque seco. Esta relación en parte es producto de la alometría. Así como también es producto de la estrategia adquisitiva de las especies (Poorter & Rozendaal 2008). Estas tienen tallos delgados con vasos de xilema eficientes para la conducción hidráulica que favorecen la tasa fotosintética y el crecimiento de los órganos de la planta (Méndez-Alonzo *et al.* 2012). Y que, por su baja inversión en biomasa de la hoja deberán presentar hojas delgadas de lámina mediana a grande. Esto se cumple en bosque montano donde las hojas no necesitan ser reducidas para soportar altas temperaturas, más al contrario, el área laminar es favorecida por la facilidad del crecimiento de órganos foliares y estacionalidad poco marcada (Méndez-Alonzo *et al.* 2012). Como ocurre con *Cariniana ianeirensis*. Sin embargo, el tamaño de la hoja cumple un rol más importante en bosque seco. La reducción de tamaño incrementa la pérdida de calor por convección, reduce la transpiración y mantiene una temperatura óptima intracelular para la fotosíntesis (Poorter & Rozendaal 2008). Las especies de lámina reducida, las compuestas y bicompuestas correlacionan con una menor Hmax, es decir, con mayor SSD y SLA y menor LT. Esto se observa en las especies *Anadenanthera colubrina*, *Parapiptadenia excelsa* y *Senegalia polyphylla* en bosque seco. Las cuales tienen alta a mediana densidad de tallo y hojas bicompuestas deciduas en época seca. En este resultado, se puede observar una diferencia de las estrategias de vida de especies entre bosque montano y seco que, si bien siguen al continuo entre especies adquisitivas y conservadoras, la retención de hojas pequeñas, foliolos o foliolulos es una característica más exclusiva de especies de bosque seco.

Otro ejemplo de la integración de los ejes es la contribución de la altura máxima Hmax al eje del “espectro económico foliar” que varía entre 0.31-0.33 y 0.4-0.12 en bosque seco y montano, respectivamente. La altura máxima demuestra ser importante en bosque seco. Esto se debe a que Hmax es una variable determinante de la competencia por luz (Wright *et al.* 2004). A mayor altura de la planta, mayor su habilidad competitiva de captura de luz sobre las plantas que se encuentran debajo (Kunstler *et al.* 2012). Su integración en el espectro foliar fue estudiada por Poorter & Rozendaal (2008) y Reich (2014) que, determinaron diferencias en la longevidad foliar (dada por el LT) y el SLA según el comportamiento de especies demandantes de luz y tolerantes a la sombra. El

tamaño de la hoja tiene importantes consecuencias para la escala y precisión de captura de luz; las especies de hoja grande interceptan grandes cantidades de luz, mientras que, las pequeñas posicionan sus hojas en parches micro ambientales expuestos a luz (Poorter & Rozendaal 2008). La relación de la competencia por luz y los caracteres funcionales según los resultados obtenidos en bosque seco indica que especies tolerantes a la sombra de tallos densos y menor altura máxima (Russo *et al.* 2010, Kunstler *et al.* 2012) presentan hojas reducidas y deciduas. Se trata de una estrategia adaptativa integral más específica para bosque seco.

Anadenanthera colubrina y *Senegalia polyphylla* figuran como las especies que ayudaron a definir la estrategia adquisitiva de follaje deciduo, LA reducida, SSD alto y RGR bajo para bosque seco. Ambas son especies de distribución amplia y su importancia está reflejada en nuestros datos. *S.polyphylla* es dominante en bosque montano y seco. *A.colubrina* se encuentra como la más dominante contando con 26% en las seis parcelas de bosque seco. Esta última aparece en Markesteijn *et al.* (2011) como resistente contra la cavitación inducida por sequía. Probablemente, ambas especies tengan la misma resistencia contra cavitación además de que conservan una buena eficacia de conducción hidráulica del xilema, lo que contribuiría a su presencia dominante en los bosques pluviestacionales de Sudamérica (Fuentes 2016). Otra especie de comportamiento interesante es *Juglans boliviana* la cual es de aprovechamiento forestal por su valiosa madera (Fuentes 2016). Por esta característica, se esperaba encontrarla en el extremo de SSD que corresponde a las especies de mayor densidad de tallo, sin embargo, se encuentra en el otro extremo entre RGR y Hmax. A pesar de que tiene un SSD mediano a alto también se caracteriza por un crecimiento rápido llegando a alcanzar los 34m como Hmax. Esta especie, como las anteriores probablemente consigue equilibrar las compensaciones fisiológicas entre los caracteres lo que le permite constituirse como dominante y emergente en el dosel del bosque estudiado.

La variación intraespecífica es más importante para los caracteres funcionales de sobrevivencia y crecimiento

La partición de la variación explicada en niveles taxonómicos forma patrones diferentes para los tipos de caracteres funcionales: del espectro foliar (SLA, LA y LT), de sobrevivencia (BT y SSD) y de crecimiento (RGR y Hmax) (Fig. 4). Para SLA, LA y LT, la variación supra-específica (variación explicada por familia, género y especie) es dominante. El mayor porcentaje de la variación de SLA y LA es explicada por género (rango entre 40.2-64.7%) y en el caso de LT por especie (26.8-27.7%).

Reich (2014) concluyó que las restricciones genéticas no limitan la expresión de los caracteres del “espectro económico foliar” y, por lo tanto, la selección natural es probablemente el factor más importante que influye en su evolución. Estos caracteres son influenciados por la altitud, precipitación, estacionalidad y riqueza de nutrientes del suelo (Vile *et al.* 2005, Read *et al.* 2014), como se podría inferir por la diferencia estadísticamente significativa obtenida entre LAs de distintos bosques. Sin embargo, según los resultados del presente estudio, los valores individuales de LA y SLA son mejor explicados cuando se los reúne según su género y especie. Es decir, la expresión de estos caracteres obedece mayormente a su antecedente genético. La variación supra-específica de LT (58-63%) también indica dominancia comparada con la variación intraespecífica. Sin embargo, cuando se compara la distribución de la variación para cada nivel, la intraespecífica o individual explica el mayor porcentaje (promedio de 39.5%). Esta variación es producto de la plasticidad fenotípica del individuo que, presenta hojas más gruesas o delgadas según la estrategia conservadora o adquisitiva de la especie a la que pertenece (Reich 2014). La combinación de ambos factores provoca la distribución proporcionada de la variación de LT entre niveles taxonómicos y del individuo.

La variación de BT es el primer carácter que demuestra que la intraespecífica es tan importante en magnitud como la interespecífica. Que la mitad de la variación sea explicada por el individuo concuerda con la baja señal filogenética obtenida por Rosell *et al.* (2014) para varios caracteres de la corteza. Esta considerable contribución de la variación del individuo puede deberse a que BT está sujeto a variables que no fueron tomadas en cuenta para el estudio, como resistencia a frecuentes incendios y protección contra herbívora, parasitación y patógenos (Hegde *et al.* 1998). Además, BT presenta una distribución de la variación proporcionada entre niveles taxonómicos y es el carácter con mayor variación supra-específica explicada por familia. Esto sugiere que la expresión del grosor de la corteza también está limitada por su genética. Un resultado congruente con Chave *et al.* (2009) quien observó que la diversidad de morfologías de corteza está definida taxonómicamente y por esta razón, confieren gran variabilidad dentro de una comunidad. Esto explicaría por qué no obtuvimos una diferencia significativa entre BT de bosque seco y montano.

Las variables de crecimiento (RGR y H) demuestran una distribución de la variación intraespecífica diferente para cada bosque. La RGR presenta la mayor variación, y junto con H muestran una diferencia entre 49.4 y 91% para bosque seco, y 64.4 y 81.8 % para montano. La variación entre individuos de los caracteres de crecimiento y sobrevivencia se debe a factores alométricos,

ontogénicos y de edad (Cornelissen *et al.* 2003, Rocafort 2015). Por lo que, en parte, se esperaba y se justifica la gran variabilidad explicada por el individuo. Sin embargo, ambas demuestran distinta partición de la variación taxonómica entre bosques, lo que es señal de la acción de distintos procesos ecosistémicos.

Una predicción del modelo de filtro ambiental es que si especies co-ocurrentes comparten un conjunto similar de adaptaciones al ambiente entonces reflejarán un conjunto de caracteres funcionales compartido (Kraft & Ackerly 2010, Kunstler *et al.* 2012). En la medida que estos caracteres exhiban una huella filogenética, este filtrado debería resultar en la co-ocurrencia de especies cercanamente emparentadas (Kraft *et al.* 2008, Kraft & Ackerly 2010). Por otro lado, una dispersión regular o balanceada de estrategias adaptativas y funcionales es el resultado esperado por la partición de nicho producto de la exclusión competitiva (Kunstler *et al.* 2012). Si la competencia ocurre a menor escala que la del análisis (como en este estudio), debería esperarse encontrar una dispersión pareja de estrategias según el uso de recursos (Kunstler *et al.* 2012). Y que estas a su vez, reflejen la heterogeneidad ambiental entre sitios de muestreo (Kraft & Ackerly 2010).

RGR y H son determinantes de la competencia por luz y están correlacionadas positivamente, por lo tanto, presentan un comportamiento paralelo (Westoby *et al.* 2002, Kunstler *et al.* 2012). En la mayoría de los bosques tropicales, un recurso limitante del crecimiento y sobrevivencia de la planta es la partición espacial y temporal de la radiación (Poorter & Rozendaal 2008). En época húmeda, el dosel de bosque pluviestacional es cerrado, la vegetación es densa (Cayola *et al.* 2005) y las especies de sotobosque compiten por luz (Markesteyn *et al.* 2011). Esta competencia por luz es prolongada en bosque montano donde la época seca es menos incidente y dura menos tiempo (Cornejo-Mejia *et al.* 2011). Especies demandantes de luz tienden a presentar altas tasas de crecimiento (Markesteyn *et al.* 2011). Esta competencia por luz entre especies provoca dispersión de estrategias de caracteres funcionales (partición de nicho) (Kraft *et al.* 2008). Considerando que, las estrategias funcionales son más parecidas ecológicamente entre especies emparentadas (Kraft & Ackerly 2010) se puede justificar que la partición taxonómica explique el doble de la variación de RGR (18.1%) en bosque montano y alrededor del 43% de la variación de H en ambos bosques.

Cuando se observa la distribución de la variación supra-específica, RGR y SSD demuestran diferencias entre tipos de bosque. En el bosque seco se observa que de RGR y SSD, la familia explica 0% mientras que especie explica 8.2 y 26.6%. La expresión de los individuos en bosque seco es

mejor explicada cuando se los reúne por especie. En cambio, cuando se reúne a las de bosque montano, la variación es mejor explicada por familia. La variación de SSD y RGR explicada por familia en bosque montano es 11.7 y 9.3%, respectivamente. La agrupación de la variación dentro de especie indica que la huella filogenética de SSD y RGR es débil, ambos caracteres son lábiles en su expresión (Kang *et al.* 2014). Adicionalmente, la distinta partición de la variación para bosque montano indica que una fuerza selectiva sobre estos caracteres provoca el desplazamiento de la expresión hacia un mayor rango de valores. Este desplazamiento fue observado por la diferencia significativa en la distribución de SSD entre bosque montano y seco. En comunidades vegetales con patrones de dispersión de estrategias funcionales pareja (PCAs de la fig.3) y supuesta baja señal filogenética (patrones filogenéticos al azar), los caracteres funcionales pueden demostrar un comportamiento convergente (Kraft & Ackerly 2010). Es decir, la fuerza selectiva que proviene de las condiciones del bosque seco tiene un efecto homogeneizador sobre las especies y sobre los individuos, provocando una mayor variación dada por los individuos y las especies. En anteriores trabajos, se ha discutido que el efecto de un ambiente adverso, sobre todas las especies de la comunidad, debería resultar en convergencia evolutiva de estrategias similares (Kraft & Ackerly 2010).

Como ya se mencionó anteriormente, la SSD engloba a muchos aspectos fisiológicos y de estrategia de vida de la planta. Entre estos, es un carácter relacionado con la optimización del transporte hidráulico de los vasos, por lo que se esperaría que sea filogenéticamente conservado desde la división entre angiospermas y gimnospermas (Chave *et al.* 2009). Es decir, debería ser menos variable dentro de un clado taxonómico superior de lo que se esperaría por azar (Chave *et al.* 2006, Swenson & Enquist 2007). Entonces, bajo este modelo podría esperarse que la partición de la variación en niveles taxonómicos para el carácter SSD y por ende RGR, por su estrecha relación inversa, deberían presentar un considerable porcentaje de explicación dentro de la jerarquía superior: familia o género. Chave *et al.* (2006) encontró que, para las especies arbóreas neotropicales la densidad de la madera está fuertemente conservada dentro de género. Esto mismo ocurre para SSD y RGR de bosque montano. Sin embargo, en la figura 4 la variación de SSD del bosque seco está mayormente explicada por el individuo y la especie, resultado que coincide con la variabilidad encontrada en especies arbóreas neotropicales de bosques seco por Chave *et al.* (2006). Este resultado apoya la hipótesis de dominancia por estrés formulada por Swenson & Enquist (2007), que se enfoca en cómo el estrés hídrico ambiental influencia la anatomía de los

vasos conductores para mejorar la habilidad competitiva sobre otras especies. Es decir, habría un filtro ambiental selectivo que homogeniza la SSD y por ende la RGR, de las especies arbóreas que pueden habitar bosque seco. Podría observarse convergencia ecológica en estos caracteres funcionales. Sin embargo, el alcance de este estudio no es conclusivo sobre el aspecto filogenético.

La densidad del tallo revela que los individuos con tejido de ramas denso para soporte de mayor follaje, es decir, corona ancha (Sterck *et al.* 2006), tejido denso alrededor de los vasos que optimiza el transporte hidráulico y tronco grueso que ocupa mayor área basal, son los que sobreviven en el bosque seco. Estos resultados coinciden con variables del filtro ambiental en este bosque, como una elevada pendiente, topografía accidentada, estrés hídrico por estacionalidad y rápido drenaje de los suelos. Es muy conocida la influencia que tienen la topografía y el drenaje de los suelos en la composición florística de los bosques secos en Bolivia (Cayola *et al.* 2005, Killeen *et al.* 2005, Navarro 2011, Fuentes 2016). En el trabajo de Fuentes (2016), la variable topográfica de pendiente y los porcentajes de arena y limo, estrechamente relacionados con el drenaje, se encuentran entre las cinco variables más significativamente correlacionadas con la ordenación florística.

La variación entre individuos de los caracteres de crecimiento y sobrevivencia se debe a factores alométricos, ontogénicos y de edad (Cornelissen *et al.* 2003, Rocafort 2015). Esto sin descartar que la variación intraespecífica también es causada por la diversidad genética y plasticidad fenotípica, por lo que tiene una importante contribución a la variación global. Las desventajas de considerar a los caracteres como valores de una media por especie son: una subestimación de la habilidad de dicha especie para permanecer frente a la presencia de otras especies en la comunidad, un sesgo de la fracción de recursos que la población realmente requiere y la desestimación del grado de solapamiento de nicho entre las especies (Read *et al.* 2014, Rocafort 2015, Pigot *et al.* 2016). En otras palabras, se debe tomar en cuenta la variación entre individuos para evitar sobreestimar las diferencias entre las especies (Cornelissen *et al.* 2003, Violle *et al.* 2012).

6. Conclusiones

Los caracteres funcionales en bosque montano y seco de la Región Madidi muestran que:

1) Existen diferencias en LA, SSD, RGR y Hmax entre especies arbóreas de bosque montano y seco. Aparentemente, los caracteres SLA, LT y BT no presentan diferencias. Esto podría ocurrir por la composición florística del bosque seco que comparte elementos con el bosque montano e incluso

amazónico. Los coeficientes de variación para todos los caracteres, menos Hmax, son mayores en bosque seco que en montano. La mayor variación entre individuos a nivel regional del bosque seco, sugiere que los organismos presentes tienen una capacidad substancial de ajuste a las condiciones ambientales.

2) Especies arbóreas de bosque seco y montano obedecen a dos componentes principales de covariación de caracteres: “fast - slow continuum” entre especies conservadoras y adquisitivas, y trade-off entre crecimiento – mortalidad, según el conjunto de caracteres utilizado para este estudio. El primer componente está definido por el “espectro económico foliar” y el segundo componente por los caracteres de crecimiento y del “espectro económico del tallo”. La distinta contribución de la covariación entre caracteres para cada componente principal aporta evidencia de la independencia entre ejes, especialmente para bosque montano. El grosor de la corteza es un carácter integral importante ya que fue el único que demostró contribuir a ambos ejes de manera significativa. En bosque seco se observó mayor coordinación entre los caracteres provocada por una estrategia adaptativa integral que responde a la inversión de recursos, demanda de luz y variabilidad hídrica dada por la estacionalidad. Esta estrategia es propia de las especies adquisitivas que presentan reducción de lámina foliar, alta inversión en biomasa de la hoja, corteza delgada y densa, crecimiento en altura rápido y densidad del tallo baja.

3) La variación intraespecífica es más importante para los caracteres funcionales de crecimiento (RGR y Hmax) y sobrevivencia (BT y SSD) que para los del espectro foliar. Dentro de estos grupos, el grosor de la hoja y de la corteza y la altura de la planta presentan una distribución de la variación intra e interespecífica equitativa; ambas son igual de importantes. Además, pudieron encontrarse señales de un efecto homogeneizador sobre los individuos para los caracteres de tasa de crecimiento y densidad del tallo, provocado por el filtro abiótico de bosque seco. Este filtro abiótico podría ser el estrés hídrico provocado por la estacionalidad.

7. Recomendaciones

- El análisis para caracteres funcionales de especies arbóreas de bosque seco y montano no muestra diferencias para los caracteres SLA, LT y BT. Podría realizarse un estudio más profundo del comportamiento de estos caracteres seleccionando las especies restringidas a cada tipo de bosque. También podrían separarse las especies según el tipo de hábito (deciduas o no) o incluso por el estrato vertical que ocupan.

- La divergencia en la distribución de caracteres funcionales observada para 22 especies de amplia distribución sugiere que la variación intraespecífica podría ser tan o más importante que la interespecífica. Un estudio que compare ambas variaciones en especies de amplia distribución podría contribuir con evidencia concluyente sobre la importancia de la variación del individuo.
- Se realizaron varios PCAs para considerar y eliminar las especies “raras” locales que regionalmente, no se constituirían como representantes de bosque seco interandino o bosque montano yungueño (500 – 2.000 m). Podría realizarse un estudio de las estrategias funcionales que las especies presentan para cada tipo de bosque a través de análisis de PCA con los valores de “community weighted mean” (CWM) asignados para cada especie. Este valor asignado para la especie según área basal o abundancia de una especie es una manera de clasificar las especies en grupos funcionales.
- Junto con los dos ejes principales de covariación de caracteres obtenidos “fast - slow continuum” entre especies conservadoras y adquisitivas, y trade-off entre crecimiento – mortalidad, existen estudios para bosques tropicales que describen otro: trade-off entre reclutamiento y tamaño de semilla vs. apuesta sobre crecimiento y sobrevivencia. Podría hallarse evidencia de esta tendencia en la Región Madidi en un estudio con caracteres funcionales de reproducción.
- El porcentaje de variación global explicada por la variación entre individuos es la residual del modelo de efectos mixtos utilizado. En parte, esta variación residual también puede ser atribuida a la producida por el ambiente. Esta variabilidad ambiental en el estudio proviene de las condiciones locales de las parcelas que, aunque se las trataba como parte de una escala mayor (regional), también podrían tener un efecto cuantificable diferencial sobre los caracteres funcionales.
- El análisis de partición de variación permitió visualizar conservadurismo en caracteres del espectro económico foliar y convergencia en caracteres de crecimiento y sobrevivencia. Para determinar que efectivamente estos grupos de caracteres revelan esto, es necesario hacer análisis filogenéticos que sean comparados con modelos de expectativa nula del pool regional de especies, para determinar cuán probable es que dos especies poco emparentadas converjan en sus valores de SSD y RGR.
- Las interpretaciones de análisis de caracteres funcionales y filogenética deben considerar la escala espacial. Para este estudio, los tipos de bosque fueron definidos siguiendo la

clasificación de Ibisch *et al.* (2003), quien separa las ecorregiones montano yungueño y seco interandino. Para cada ecorregión el número de parcelas fue representativo dentro del valle del río Tuichi. Esto puede estar sujeto a discusión. Deben realizarse más estudios que demuestren que la escala espacial definida como regional en este estudio difiere de los análisis a escalas espaciales menores o locales.

- Como se obtuvo que efectivamente la SSD es un carácter central e importante para entender las adaptaciones al filtro ambiental al que están sujetas las especies arbóreas de bosque seco, podría realizarse mayor exploración en este sentido. Es decir, estudiar otras características que capturen aspectos de la forma de la planta, función y diversidad, y que evidencien este filtrado abiótico específico de bosque seco. A través de otros caracteres funcionales que estén más relacionados con la captación de agua y nutrientes del suelo, como los del transporte hidráulico de los vasos: diámetro, número o densidad de vasos; y del sistema radicular: longitud o ramificación de raíz, asociación con micorrizas.

8. Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al apoyo y financiamiento del Proyecto Madidi, del Herbario Nacional de Bolivia y del Missouri Botanical Garden. La base de datos empleada es propia del trabajo y esfuerzo de los científicos del Proyecto Madidi, quienes me aceptaron y creyeron en mí desde un principio. Agradezco en particular a mis mentores Carla Maldonado, Sebastián Tello y Leslie Cayola quienes, me brindaron su apoyo en cada etapa de la realización de la tesis y me brindaron la confianza para escribirla. Agradezco de todo corazón a mi familia por su apoyo, cariño y paciencia durante todo el transcurso de la carrera y la elaboración de la tesis. Gracias en especial a mis padres, Alfonso y Rita quienes me motivan a aspirar a más.

9. Referencias

- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 217–225.
- Albert, C.H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S. & W. Thuiller. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121 (1): 116–126.
- Antúnez, I., Retamosa, E.C. & R. Villar. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128: 172–180.
- Apaza-Quevedo, A., Lippok, D., Hensen, I., Schleuning, M., & S. Both. 2015. Elevation, topography, and edge effects drive functional composition of woody plant species in tropical montane Forests. *Biotropica* 47: 449–458.

- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., *et al.* 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 183–192.
- Bongers, F. & J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest Flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151: 354–365.
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W. & S.-L.E. Yasui. 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 510–511.
- Cayola, L. 2004. Composición y estructura florística del Bosque Seco Semideciduo Andino, Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi. Tesis de licenciatura en ingeniería agrónoma, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba. 74p.
- Cayola, L., Fuentes, A. & P.M. Jorgensen. 2005. Estructura y composición florística de un bosque seco subandino yungueño en el valle del Tuichi, Parque Nacional y Área Natural De Manejo Integrado Madidi, La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia* 40(3): 396–417.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Steege, H. & C.O. Webb. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356–2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & A.E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chun, J.-H. & C.-B Lee. 2018. Partitioning the regional and local drivers of phylogenetic and functional diversity along temperate elevational gradients on an East Asian peninsula. *Scientific Reports* 8: 1-12.
- Cornejo-Mejia, P.M. Jorgensen, M.J. Macia, I. Loza, A. Fuentes & L. Cayola. 2011. Memorias de los 10 años de investigación botánica realizada en la Región Madidi: “conociendo una de las regiones más biodiversas del mundo.” Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, La Paz. 59p.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 1-46.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., *et al.* 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Fuentes, A. 2005. Una introducción a la vegetación de la región de Madidi. *Ecología en Bolivia* Vol. 40(3): 1–31.
- Fuentes, A. 2016. Flora y vegetación leñosa de los bosques de los Andes en Región Madidi, La Paz (Bolivia). Tesis de doctorado. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Biológicas. Departamento de biología vegetal, Madrid. Madrid. 338p.
- Fuentes, A., Murakami, A.A., Condarco, H.C., Canqui, F., Cayola, L. & C. Maldonado. 2004. Estructura, composición y variabilidad del bosque subandino xérico en un sector del valle del río Tuichi, ANMI Madidi, La Paz (Bolivia). *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental* 15: 1-23.
- Gergel, S.E. & M.G. Turner (Eds.). 2017. *Learning landscape ecology: a practical guide to concepts and techniques*. 2da Edic. Editorial Springer, New York, Nueva York. 347p.
- Givnish, T. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36 (3):703-743.
- Hacke, U., Sperry, J., & W. Pockman. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Oecologia* 126: 457.
- Hegde, V., Chandran, M.D.S. & M. Gadgil. 1998. Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India. *Functional Ecology* 12: 313–318.

- Hulshof, C.M. & N.G. Swenson. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24: 217–223.
- Ibisch, Beck, S. G, Gerkmann, B. & A. Carretero. 2003. Ecorregiones y ecosistemas. Biodiversidad: la riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Editorial FAN, Santa Cruz. 318 p.
- Jiang, Y., Chen, X., Ma, J., Liang, S., Huang, J., Liu, R., *et al.* 2016. Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broadleaved mixed forests in Karst topography, Guilin, Southwest China. *Tropical Conservation Science* 9(4): 1-9.
- Jørgensen, P.M., Fuentes, A.F., Miranda, T., & L. Cayola. 2015. Manual de trabajo: Proyecto Madidi, Inventario botánico de la Región Madidi. Herbario Nacional de Bolivia, La Paz. 329p.
- Jørgensen, P.M., Macía, M.J., Fuentes, A., Beck, S.G., Kessler, M., Paniagua, N., *et al.* 2005. Lista anotada de las plantas vasculares registradas en la región de Madidi. *Ecología en Bolivia* Vol. 40(3): 70–169.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134–1140.
- Kang, M., Chang, S.X., Yan, E.-R. & X.-H. Wang. 2014. Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests. *Journal of Vegetation Science* 25: 703–714.
- Kessler, M. & S.G. Beck. 2001. Bolivia. En: Kappelle, M. & A.D. Brown (eds.). *Bosques nublados del Neotrópico*. INBio, FUA, UICN, Santo Domingo de Heredia 581–622.
- Killeen, T.J., Siles, T.M., Soria, L. & L. Correa. 2005. Estratificación de vegetación y cambio de uso de suelo en los Yungas y Alto Beni de La Paz. *Ecología en Bolivia* 40(3): 12–38.
- King, D.A., Davies, S.J., Tan, S. & N.S.M. Noor. 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, N.J.B. & D.D. Ackerly. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80 (3): 1-22.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & D.D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322: 580–582.
- Kröber, W., Böhnke, M., Welk, E., Wirth, C. & H. Bruelheide. 2012. Leaf trait-environment relationships in a subtropical broadleaved forest in south-east China. *PLoS ONE* 7(4):1-11.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., *et al.* 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters* 15: 831–840.
- Lecerf, A. & E. Chauvet. 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic and Applied Ecology* 9: 598–605.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Poorter, L. & F. Bongers. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLOS ONE* 10 (4): 1-15.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. & F. Bongers. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34: 137–148.
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science* 19: 713–720.

- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Zuluaga, R.C., Rosell, J.A. & M.E. Olson. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397–2406.
- Messier, J., McGill, B.J. & M.J. Lechowicz. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology: How do traits vary across ecological scales? *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Messier, J., McGill, B.J., Enquist, B.J. & M.J. Lechowicz. 2017. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography* 40: 685–697.
- Mueller, R., Beck, S.G. & R. Lara. 2002. Vegetación potencial de los bosques de Yungas en Bolivia, basado en datos climáticos. 37(2): 10.
- Navarro, O.G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión, Fundación Simón I. Patiño, Santa Cruz. 300 p.
- Navarro, O.G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. In: Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño. Editorial Departamento de difusión. Cochabamba. 500 p.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3): 167–234.
- Pigot, A.L., Trisos, C.H. & J.A. Tobias. 2016. Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1822): 1-9.
- Pinard, M.A. & J. Huffman. 1997. Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 727–740.
- Poorter, L. 2007. Are Species Adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* 169: 433–442.
- Poorter, L. & D.M.A. Rozendaal. 2008. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia* 158: 35–46.
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Álvarez, F.S., *et al.* 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*:1-22. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena.
- Read, Q.D., Moorhead, L.C., Swenson, N.G., Bailey, J.K. & N.J. Sanders. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology* 28: 37–45.
- Reich, P.B. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Rocafort, A.G.E. 2015. Copa y concierto: variabilidad de caracteres funcionales foliares en *Olea europaea*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias biológicas, Departamento de Ecología, Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 288p.
- Rosell, J.A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y., & M. Westoby. 2014. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist* 201: 486–497.
- Rüger, N., Comita, L.S., Condit, R., Purves, D., Rosenbaum, B., Visser, M.D., *et al.* 2018. Beyond the fast-slow continuum: demographic dimensions structuring a tropical tree community. *Ecology Letters* 21: 1075–1084.
- Russo, S.E., Jenkins, K.L., Wiser, S.K., Uriarte, M., Duncan, R.P. & D.A. Coomes. 2010. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand: Tree growth, mortality and woody traits. *Functional Ecology* 24: 253–262.

- Salazar, P.C., Navarro-Cerrillo, R.M., Cruz, G. & R. Villar. 2018. Intraspecific leaf functional trait variability of eight *Prosopis pallida* tree populations along a climatic gradient of the dry forests of northern Peru. *Journal of Arid Environments* 152: 12–20.
- Shipley, B. 1995. Structured Interspecific Determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology* 9: 298–312.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., *et al.* 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419.
- Sterck, F.J., Van Gelder, H.A. & L. Poorter. 2006. Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *Journal of Ecology* 94: 1192–1200.
- Suárez, R. 2001. Mapa geológico de Bolivia. Servicio Nacional de Geología y Minería & Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, La Paz. 218p.
- Swenson, N.G. 2013. The assembly of tropical tree communities - the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography* 36 (3): 264–276.
- Swenson, N.G. 2014. Functional and Phylogenetic Ecology in R. In: *Use R!* Springer New York, New York. Nueva York. 217p.
- Swenson, N.G. & B.J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94: 451–459.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J., Zimmerman, J.K. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* 88: 1770–1780.
- Tello, J.S., Fuentes, A.F., Cayola, L. & S. Baez. 2019. Environmental conditions explain gradients in tree mortality, but not recruitment in Andean tree communities. *Manuscrito*.
- Torrez, V., Jørgensen, P.M. & A.E. Zanne. 2013. Specific leaf area: a predictive model using dried samples. *Australian Journal of Botany* 61(5): 350–357.
- Torrez, V. 2011. Functional traits and grain size in species assemblages of a neotropical dry forest. Tesis de maestría. University of Missouri-St. Louis. St. Louis. 34p.
- Umaña, M.N. & N.G. Swenson. 2019. Does trait variation within broadly distributed species mirror patterns across species? A case study in Puerto Rico. *Ecology*. Artículo en prensa. DOI: 10.1002/ecy.2745
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & N.G. Swenson. 2018. Quantifying the role of intra-specific trait variation for allocation and organ-level traits in tropical seedling communities. *Journal of Vegetation Science* 29: 276–284.
- Vile, D., Garnier, É., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.-L., Roumet, C., *et al.* 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129–1136.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., *et al.* 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 244–252.
- Wang, M., Kornblau, S.M. & K.R. Coombes. 2018. Decomposing the apoptosis pathway into biologically interpretable principal components. *Cancer Informatics* 17: 1–13.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of ecology and systematics* 33: 125–159.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., *et al.* 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664–3674

ANEXO 1. Muestreo de caracteres funcionales.

Los parámetros obtenidos en campo para los caracteres funcionales son:

- Diámetro a la altura del pecho DAP

Este es medido a los 1,3 m del suelo de cada individuo con $DAP \geq 10$, previa limpieza de musgos, epifitos, lianas y materia orgánica que cubra alrededor del tronco y que puedan sobrevalorar la medida. La medida debe tomarse con el dapímetro, al milímetro completo como máxima medida de precisión. Considerándolo como unidad mayor de medida para registrar los cambios que se producirán en el diámetro y el área basal de cada individuo a través del tiempo.

Los datos de DAP que son obtenidos en un intervalo de tiempo permitirán obtener la tasa de crecimiento relativo RGR. Este se calculará con el DAP de cada individuo durante los viajes de medición y remediación, donde son tomados como parte de la evaluación y monitoreo de los individuos en las parcelas permanentes de muestreo.

- Selección de una rama de 30 cm

La colecta de cada individuo sirve para la toma de muestras de caracteres funcionales y para la muestra testigo (voucher). La rama de la cual se tomará las muestras de caracteres funcionales debe tener un largo mínimo de 30 cm, sin considerar el brote foliar, preferiblemente debe estar estéril, es decir sin botones, flores o frutos. Esta rama será cortada en tres segmentos, el primero de 25 cm de largo, el segundo y el tercero de 2.5 cm de largo. El primer segmento servirá para calcular la masa seca de la rama, el segundo para la densidad del tallo SSD y el grosor de la corteza BT, y el tercero para el estudio de la anatomía (no considerado en el presente estudio).

- Masa seca de la rama y conteo de hojas

Entonces, el segmento de 25 cm de la rama se procesa: se cuentan y retiran al mismo tiempo las hojas pertenecientes a este segmento. Se anota en la planilla el número de hojas presentes en esta pieza y se etiqueta la rama ya sin hojas, se la guarda en un sobre de papel kraft, se prensa y seca. Cuando llega de campo la rama de 25 cm será procesada para obtener la masa seca. Si existieran botones, flores o frutos, estos deben ser retirados de la rama incluyendo su pedúnculo.

Las hojas separadas del segmento serán seleccionadas y utilizadas para trabajo de gabinete, que consiste en calcular el área específica foliar SLA y área total foliar LA. En el caso de las hojas compuestas, además de contar todas las hojas se cuenta todos los folíolos de 5 hojas, y en el caso de hojas bicompuestas, se cuentan todas las hojas de la rama, los folíolos de 5 hojas seleccionadas y los foliolulos de los 5 folíolos.

- Rama para el cálculo del grosor de la corteza y de la densidad de la madera

El segundo segmento cortado de la rama de 30 cm, el de 2,5 cm de longitud, se procesa de la siguiente manera: una vez cortada esta pieza de la rama principal, se señala con un marcador indeleble la parte apical para evitar confusiones, ya que, es de este lado que se tomarán las medidas de diámetro con corteza y sin corteza. Con el vernier, se mide el diámetro máximo con corteza, y posteriormente con un estilete se desprende la corteza, para medir el diámetro sin corteza. La diferencia de ambos datos permitirá calcular el grosor de la corteza BT.

En ambos casos, el diámetro debe ser medido cuántas veces sea necesario, girando la sección del tallo hasta encontrar el lado más ancho, ya que la medida que se anota en la planilla es la máxima encontrada con y sin corteza. A la pieza se le coloca una etiqueta con hilo y es colocada dentro de un sobre pequeño (coin envelope) también debidamente etiquetado. Se debe guardar este, dentro del sobre que contiene la muestra de rama de 25 cm, para prensar y secar en campo. En el caso de que la rama sea muy delgada, para que la medida de su densidad sea perceptible posteriormente en laboratorio, se puede duplicar la longitud de esta pieza. El material que llegue de campo será utilizado para el cálculo de la densidad de la madera SSD.

- Selección de hojas para medir el grosor y para la obtención de fotografías

De la muestra de rama de 25 cm que fue deshojada, se escogen y extraen 5 hojas con sus peciolas. En el caso de las hojas compuestas los foliolos son considerados como la unidad muestral para esta característica funcional. De la misma manera, para hojas bicompuestas, los foliolulos son la unidad muestral. Tomando en cuenta, que los raquis de las hojas compuestas también fotosintetizan se mantienen los raquis y raquillas de cada hoja seleccionada. Los caracteres deben ser medidos en plantas robustas jóvenes a crecidas, libres de patógenos y herbivoría, preferiblemente que estén bien expuestas al sol, para asegurarse de que las hojas y foliolos son los más productivos fotosintéticamente.

Para las hojas bicompuestas son seleccionadas 5 hojas completas, de cada una de estas se extrae un foliolo, y de cada foliolo se mantienen hasta 15 foliolulos. El resto de los foliolos y foliolulos son guardados en un sobre para su secado. Se registra el número de foliolulos de cada foliolo seleccionado. Foliolos y/o foliolulos deben ser extraídos al azar del ápice, del centro y de la base de la hoja/foliolo. Al final se cuenta con 5 raquis, 5 raquillas y 5 - 15 foliolulos que deben ser fotografiados. Las hojas/folios/foliosulos son acomodadas con preferencia por orden de tamaño.

Para medir el grosor de la lámina de la hoja se utiliza el micrómetro, evitando la nervadura principal y las secundarias. Se gira el tornillo del micrómetro suavemente hasta que la lámina de la hoja quede ajustada, no perforada, y se procede a la lectura respectiva. En el caso de hojas pubescentes se toma la medida incluyendo los tricomas. Si hubiera el caso de las hojas bicompuestas, se toman los promedios de grosores de 5 a 15 foliolulos seleccionados.

Para tomar las fotografías, las hojas extraídas o foliolos/foliosulos con raquis y raquillas deben ser colocados entre dos hojas de plexiglás respetando el mismo orden de tamaño que se les designo durante la toma del grosor de la lámina. Las hojas deben estar completamente expandidas y del

envés, para así poder reconocer mejor el límite del peciolo y que la hoja tenga menos brillo al tomar la fotografía. Es recomendable colocar todas las hojas o folíolos y los raquis y raquillas de un individuo en la misma toma con su respectiva numeración. Sin embargo, esto depende del tamaño de las hojas. En caso de que las hojas no puedan ser aplanadas y su lámina se encuentre sobrelapada o plegada (como ocurre con hojas coriáceas, gruesas o muy grandes), se corta el área plegada con tijeras, de manera que los pedazos puedan ser puestos de forma aplanada sobre el plexiglás.

El plexiglás cuenta con 2 bordes forrados con papel milimetrado para mostrar la escala de la hoja. Las fotografías deben tener buena resolución, y mostrar el margen completo de las hojas. Después de tomar las fotografías necesarias de la muestra, todas las hojas o folíolos, raquis y raquillas fotografiados son guardados en un sobre de papel correctamente etiquetado, que adicionalmente tenga escrito el número de fotografías de la muestra. Luego, estos sobres son prensados y guardados como especímenes de herbario en campo.

Una vez que llega el material al herbario se realizará el trabajo de gabinete para obtener el área total específica SLA y área total de la lámina LA.

Los cálculos realizados en gabinete para la obtención de los caracteres funcionales son:

- Tasa de crecimiento relativo RGR

El RGR se calcula con los datos del DAP obtenidos en la instalación de la parcela y en la remediación de esta. Ambos eventos, ocurrieron en un intervalo de 8 a 10 años. La fórmula de la RGR es la siguiente:

$$\text{Tasa de crecimiento relativa} = \frac{\ln(DAP_f/DAP_i)}{(t_f - t_i)/365}, (\text{Wright et al. 2010})$$

Dónde: DAP = Diámetro a la altura del pecho, t = día del centenal, i = inicial, f = final

- Grosor de la corteza BT

El grosor de la corteza en mm es obtenido calculando la diferencia de las mediciones del diámetro del tallo sin y con corteza, hechas en campo. Esta medición se realiza en el tronquito de 2.5 cm: con el vernier, se mide el diámetro máximo con corteza, y posteriormente con un estilete se desprende la corteza, para medir el diámetro sin corteza.

- Densidad específica del tallo SSD

La densidad específica del tallo SSD es la masa seca de una sección del tallo dividida por el volumen de la misma sección en fresco, expresada en mg/mm³ o kg/dm³, o su equivalente.

Las muestras de rama de 2.5 cm (rama de la densidad) llegadas de campo, se secan en grupo a 103°C durante 15 horas. Una vez que enfrían son pesadas en la balanza digital. El volumen de la muestra (tallo fresco) se determina por el principio de Arquímedes (Hacke *et al.* 2001, Jorgensen et

al. 2015). Si la muestra tiene médula notoria se la corta longitudinalmente y se remueve la médula, se mide el volumen de ambas mitades y se las suma. Primeramente, se debe rehidratar los troncos previamente secados (peso seco) durante 6 horas para troncos delgados y hasta 24 para troncos más gruesos. Se pesa un recipiente con agua, posteriormente con una aguja se sumerge el trozo de madera (sin corteza y sin médula) y se vuelve a pesar.

Se determinará el volumen del tronquito según la siguiente fórmula:

$$\text{Volumen del tronco} = \frac{\text{Peso del desplazamiento (g)}}{0.998 \text{ (g/cm}^3\text{)}} = \frac{\text{Volumen 2} - \text{Volumen 1}}{0.998 \text{ (g/cm}^3\text{)}},$$

(Jorgensen *et al.* 2015)

dónde: 0,998 g/cm³ es la densidad del agua a 20°C, volumen 2 es el peso del tronco sumergido, volumen 1 es el peso seco del tronco.

Una vez, obtenido el dato se procede a calcular la densidad: el peso del tronco seco dividido entre el volumen del tronco en húmedo.

- Área total de la lámina LA

El área total de la lámina foliar está representada por la superficie de la cara abaxial de una o varias hojas, expresado en mm². El LA de un individuo es la media de áreas totales obtenidas de cinco hojas del follaje del individuo. Para el cálculo de la superficie de la lámina se utiliza el programa ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>), donde se proyectan las 5 hojas fotografiadas en campo. Las fotografías tomadas en campo fueron subidas a la base de datos, donde están separadas por expedición y parcela.

Para la búsqueda de las fotografías se debe observar el código, el número de foto anotado en las planillas originales, con el cual se busca el rango de fotografías correspondiente a la placa. A partir de estas imágenes en ImageJ se edita, para eliminar brillo, sombra o contraste, y se delimita la lámina. Se procede de la misma manera para foliolos y foliolulos. En el último caso, la delimitación del foliolulo se hace de forma manual en el programa, ya que este no lo reconoce automáticamente, debido a su pequeño tamaño.

Para el cálculo de LA, a la imagen ya editada, se quita el área correspondiente al peciolo con ayuda del lápiz, pincel o borrador, y el programa calcula la superficie. Entonces se procede a llenar la base de datos. Para hojas simples y compuestas los datos serán máximo 5 Áreas totales, mientras que para hojas bicompuestas serán máximo 15.

- Área foliar específica SLA

El área foliar específica SLA es el área de una cara de la hoja fresca dividida por la masa de la hoja seca, expresado en m²/kg o mm²/mg. Representada en la siguiente fórmula del SLA:

$$\text{Área foliar específica} = \frac{AF}{MS},$$

dónde: AF = Área de la lámina y peciolo, MS = Masa seca de la hoja

El área fresca es la suma de la lámina más el peciolo, más el raquis en hojas compuestas y de raquillas si la hoja es bi-compuesta, ya que estos órganos también realizan fotosíntesis. Entonces este carácter foliar requiere de dos procedimientos:

- i. Para el cálculo del área fresca se utiliza el programa ImageJ, donde se proyectan las 5 hojas fotografiadas en campo (de la misma manera que para LA). Las fotografías tomadas en campo fueron subidas a la base de datos, donde están separadas por expedición y parcela. Para la búsqueda de las fotografías se debe observar el código, el número de foto anotado en las planillas originales, con el cual se busca el rango de fotografías correspondiente a la placa.
A partir de estas imágenes en ImageJ se edita, para eliminar brillo, sombra o contraste, y se delimita la lámina. Se procede de la misma manera para foliolos y foliolulos. En el último caso, la delimitación del foliolulo se hace de forma manual en el programa, ya que este no lo reconoce automáticamente, debido a su pequeño tamaño. Entonces sobre la imagen ya editada, el programa calcula el área correspondiente a la lámina más el peciolo. Luego, se procede a llenar la base de datos. El procedimiento para el cálculo de área del raquis y/o raquilla en las hojas compuestas o bicompuestas es el mismo que para las hojas.
Para hojas simples y compuestas los datos serán máximo 5 Áreas de SLA, mientras que para hojas bicompuestas serán máximo 15. Y a su vez, para hojas compuestas y bicompuestas los datos serán 5 áreas de raquis para SLA y/o 5 áreas de raquillas para SLA.
- ii. Para el peso seco de las hojas, foliolos y/o foliolulos, se utilizan las muestras prensadas y secadas en campo. Cuando llegan al laboratorio, estas deben ser colocadas en bandejas de horno para su secado a 70°C por 2 horas. Una vez haya secado se deja enfriar por 2 horas. Mientras tanto, se revisan las fotografías tomadas en campo para identificar el orden de las hojas, foliolos y foliolulos (con sus respectivos raquis y raquillas), y así realizar el pesaje en el orden que se tomaron las áreas de la lámina.
Es importante contar con más de cinco foliolos y muchos más foliolulos, para que el peso sea mayor al de la precisión de la balanza digital y así pueda registrarlo. Para las hojas bicompuestas se pesan alrededor de 40 foliolulos para sacar el promedio.
Si las muestras se encuentran muy dañadas y no es posible reconstruirlas e identificarlas, se pesan las hojas en conjunto para posteriormente sacar el peso promedio por hoja. Para hojas simples y compuestas los datos serán máximo 5 pesos de hojas/foliolos, mientras que para hojas bicompuestas serán máximo 15. Y a su vez, para hojas compuestas y bicompuestas los datos serán 5 pesos de raquis para SLA y/o 5 pesos de raquillas para SLA.

ANEXO 2. Especies (22) compartidas por ambos tipos de bosques.

	Familia - Especie	n	SLA (mm ² mg ⁻¹)			LA (mm ²)			LT (mm)			BT (mm)			SSD (mg mm ⁻³)			RGR (mm año ⁻¹)			Hmax (m)		
			media	sd	CV	media	sd	CV	media	sd	CV	media	sd	CV	media	sd	CV	media	sd	CV	media	sd	CV
1	Cannabaceae <i>Celtis_loxensis</i>	s	11,5	2,1	24,6	3582,1	1504,1	42,1	0,0186	0,0042	22,8	0,98	0,40	1,03	0,644	64,2	0,0084	0,0072	85,2	27,2	6,9	25,5	
		m	10,4	1,0	10,0	3424,6	483,7	14,1	0,0189	0,0031	16,4	1,59	0,2236	0,897	0,105	11,7	0,0111	0,0067	150,9	32,7	6,8	20,8	
2	Capparaceae <i>Capparidastrum_coi mbranum</i>	s	8,8	2,1	24,4	6665,1	1540,1	23,1	0,0236	0,0056	24,0	1,83	0,3056	0,842	0,247	28,7	0,0071	0,0061	86,3	15,0	3,2	21,1	
		m	9,3	1,4	14,8	9361,7	2207,1	23,98	0,0136	0,0035	17,7	1,48	0,3959	0,668	0,095	14,2	0,0010	0,0009	87,3	14,6	4,0	27,5	
3	Fabaceae <i>Apuleia_leiocarpa</i>	s	9,9	3,3	13,5	1311,4	475,7	36,3	0,0163	0,0028	17,1	1,34	0,4662	0,422	15,66	10,7	0,0046	0,0043	93,4	29,2	7,0	24,0	
		m	7,2	2,0	27,7	696,1	78,3	11,2	0,0218	0,0044	20,3	1,10	0,3944	0,824	0,098	9,8	0,0064	0,0026	41,0	32,4	0,4	12,6	
4	Fabaceae <i>Copaifera_langsdorf fii</i>	s	8,4	1,7	19,9	896,8	263,7	29,4	0,0130	0,0023	17,8	0,92	0,3939	0,466	0,797	64,8	0,0068	0,0027	40,4	23,8	2,9	12,4	
		m	10,3	3,4	33,3	513,8	218,2	42,5	0,0159	0,0037	23,3	1,98	0,2856	0,642	0,106	10,0	0,0164	0,0069	42,2	30,8	9,5	30,9	
5	Fabaceae <i>Hymenaea_courbari l</i>	s	8,4	3,6	43,2	2946,8	1298,8	44,1	0,0169	0,0027	16,1	1,26	0,6279	0,486	0,065	13,5	0,0100	0,0060	60,4	23,0	4,7	20,5	
		m	10,8	8,3	77,3	2718,9	815,1	30,31	0,0160	0,0035	21,7	1,13	0,5061	0,520	0,050	9,7	0,0091	0,0047	51,4	25,9	9,9	39,21	
6	Fabaceae <i>Machaerium_hirtum</i>	s	7,9	2,1	73,8	115,8	36,9	31,9	0,0172	0,0050	29,0	1,70	0,2543	0,658	0,355	9,9	0,0046	0,0046	99,4	14,0	3,0	21,4	
		m	20,9	8,3	39,6	87,9	20,3	23,1	0,0155	0,0012	9,9	1,45	0,3551	0,438	0,196	44,8	0,0164	0,0125	76,2	16,0	2,9	18,0	
7	Fabaceae <i>Senegalia_polyphyll a</i>	s	131,6	48,1	36,6	17,2	5,4	31,1	0,0098	0,0008	8,5	0,91	0,27	0,43	0,192	23,5	0,0165	0,0112	67,7	26,1	4,1	15,9	
		m	173,7	26,8	15,4	10,7	4,2	39,2	0,0125	0,0025	20,2	0,83	0,3939	0,473	0,163	34,5	0,0116	0,0093	80,4	26,6	4,5	16,7	
8	Fabaceae <i>Sweetia_fruticosa</i>	s	7,9	2,9	37,0	514,2	151,2	29,4	0,0190	0,0057	29,7	1,04	0,416	0,910	0,259	28,4	0,0071	0,0070	99,6	12,4	4,0	31,6	
		m	12,8	4,4	34,4	634,2	134,3	21,2	0,0169	0,0050	29,5	0,96	0,2625	0,799	0,202	25,3	0,0098	0,0070	71,4	24,3	7,1	29,1	
9	Lecythidaceae <i>Cariniana_ianeirensi s</i>	s	13,2	5,9	44,5	2930,6	571,2	19,5	0,0151	0,0044	29,2	1,55	0,48	2,017	2,215	109,8	0,0148	0,0151	102,2	25,8	8,0	30,9	
		m	22,9	3,8	16,4	5418,3	2710,3	50,28	0,0128	0,0027	20,7	1,50	0,42	0,452	0,038	8,3	0,0183	0,0056	30,5	19,6	8,5	44,3	
10	Malvaceae <i>Ceiba_speciosa</i>	s	7,6	2,3	29,6	1	1	37,0	0,0197	0,0025	12,7	3,03	0,99	0,396	0,290	46,76	0,0097	0,0038	142,2	25,0	4,4	29,6	
		m	10,6	0,8	7,9	1702,4	358,4	21,1	0,0159	0,0032	20,0	2,45	0,2973	0,393	0,084	21,4	0,0104	0,0079	76,1	27,6	11,0	39,7	
11	Malvaceae <i>Pterygota_amazonic a</i>	s	11,2	0,2	2,1	1947,1	2977,1	15,3	0,0155	0,0015	9,7	2,72	1,25	0,460	0,470	16,7	0,0053	0,0043	80,4	23,8	3,8	16,6	
		m	10,9	1,4	12,5	2006,83	6602,9	32,9	0,0242	0,0049	20,4	3,58	0,13	0,396	0,043	8,6	0,0281	0,0235	83,9	32,6	3,2	9,8	
12	Meliaceae <i>Trichilia_clausenii</i>	s	6,6	1,3	19,0	2249,8	785,2	34,9	0,0143	0,0015	10,8	1,22	0,36	0,236	0,092	14,8	0,0128	0,0087	67,6	17,6	6,6	26,2	
		m	8,1	1,7	21,1	2788,1	652,9	23,4	0,0145	0,0030	20,8	1,06	0,34	0,322	0,168	19,0	0,0111	0,0071	64,4	13,2	3,3	25,1	
13	Meliaceae <i>Trichilia_elegans</i>	s	8,3	1,5	17,7	1302,7	518,0	39,8	0,0171	0,0071	27,8	1,30	0,35	1,082	0,722	66,7	0,0112	0,0049	43,9	14,8	3,3	35,5	
		m	9,1	1,3	14,8	1626,4	379,3	23,3	0,0146	0,0044	30,0	1,29	0,49	0,380	0,742	15,2	0,0090	0,0067	75,2	15,5	2,5	16,0	
14	Meliaceae <i>Trichilia_pleeana</i>	s	5,3	0,8	15,3	4069,0	949,3	23,14	0,0233	0,0018	8,4	1,20	0,32	0,264	0,605	10,8	0,0001	0,0058	67,8	27,5	8,8	21,6	
		m	6,2	2,6	41,9	5384,0	1784,4	33,53	0,0231	0,0031	12,3	1,58	0,38	0,239	0,656	22,5	0,0080	0,0063	78,0	25,0	6,4	25,7	
15	Myrtaceae <i>Eugenia_uniflora</i>	s	20,4	5,3	21,3	924,0	148,1	16,3	0,0119	0,0020	16,9	0,73	0,31	0,431	0,741	9,9	0,0145	0,0162	112,0	13,0	2,1	17,5	
		m	18,7	5,1	27,3	1451,0	540,9	37,4	0,0133	0,0070	17,8	1,08	0,13	0,121	0,803	24,6	0,0074	0,0033	44,5	16,8	4,6	27,1	
16	Myrtaceae <i>Myrcianthes_mato</i>	s	7,2	1,5	20,4	1083,8	485,6	44,8	0,0251	0,0043	17,1	0,79	0,42	1,002	0,416	41,6	0,0144	0,0138	95,8	13,0	2,5	19,5	

		m	5	8,8	1,0	11,7	1031,8	135,9	13,2	0,0219	0,0013	6,0	1,02	0,38	37,6	1,037	0,243	23,4	0,0136	0,0173	127,1	18,0	0,9	5,0
1	Petiveriaceae	s	1	18,3	20,3	3800,6	2057,4	54,2	0,0143	0,0018	12,5	0,84	0,14	17,0	0,446	0,081	18,1	0,0105	0,0106	100,7	22,3	6,4	6,4	28,6
	<i>Galesia_integrifolia</i>		1	15,4	25,0	4400,6	1438,2	32,7	0,0179	0,0027	15,3	0,95	0,32	33,2	0,578	0,175	30,4	0,0130	0,0079	60,5	27,5	6,6	6,6	23,7
		m	1	15,4	25,0	4400,6	1438,2	32,7	0,0179	0,0027	15,3	0,95	0,32	33,2	0,578	0,175	30,4	0,0130	0,0079	60,5	27,5	6,6	6,6	23,7
1	Rubiaceae	s	5	12,3	0,8	4524,8	1018,1	22,5	0,0196	0,0015	7,6	1,68	0,46	27,4	0,607	0,101	16,6	0,0129	0,0087	67,7	17,2	2,9	2,9	16,7
	<i>Ixora_brevifolia</i>		7	11,0	1,9	5372,4	1431,6	26,6	0,0239	0,0023	9,5	1,44	0,48	33,2	0,926	0,197	21,3	0,0297	0,0394	132,5	14,5	3,7	3,7	25,7
		m	7	11,0	1,9	5372,4	1431,6	26,6	0,0239	0,0023	9,5	1,44	0,48	33,2	0,926	0,197	21,3	0,0297	0,0394	132,5	14,5	3,7	3,7	25,7
1	Sapindaceae	s	7	15,8	2,8	5289,9	2515,2	47,5	0,0107	0,0016	15,2	1,14	0,45	39,4	0,529	0,138	26,0	0,0087	0,0083	95,6	26,6	8,3	8,3	31,0
	<i>Sapindus_saponaria</i>		7	9,4	3,4	4517,2	2066,7	45,8	0,0163	0,0038	23,3	1,44	0,83	57,5	0,792	0,141	17,8	0,0118	0,0050	42,2	28,8	5,6	5,6	19,4
		m	7	9,4	3,4	4517,2	2066,7	45,8	0,0163	0,0038	23,3	1,44	0,83	57,5	0,792	0,141	17,8	0,0118	0,0050	42,2	28,8	5,6	5,6	19,4
2	Sapotaceae	s	6	12,7	1,9	1751,1	1504,8	85,9	0,0177	0,0026	14,7	0,90	0,18	19,9	0,628	0,181	28,8	0,0087	0,0057	65,0	14,5	3,6	3,6	25,0
	<i>Chrysophyllum_gonocarpum</i>		1	10,3	1,4	5669,3	2598,2	45,8	0,0198	0,0025	12,6	1,87	0,60	32,3	0,670	0,133	19,3	0,0056	0,0047	83,9	17,0	3,0	3,0	17,5
		m	1	10,3	1,4	5669,3	2598,2	45,8	0,0198	0,0025	12,6	1,87	0,60	32,3	0,670	0,133	19,3	0,0056	0,0047	83,9	17,0	3,0	3,0	17,5
2	Sapotaceae	s	7	12,0	3,4	1117,2	308,9	27,7	0,0235	0,0028	12,0	1,06	0,36	34,5	0,736	0,250	33,9	0,0056	0,0044	79,6	10,4	3,1	3,1	29,7
	<i>Chrysophyllum_RS2701468</i>		6	12,3	2,2	949,9	107,5	11,3	0,0179	0,0020	11,3	0,92	0,48	52,3	0,882	0,094	10,7	0,0128	0,0086	67,1	15,5	3,3	3,3	21,1
		m	6	12,3	2,2	949,9	107,5	11,3	0,0179	0,0020	11,3	0,92	0,48	52,3	0,882	0,094	10,7	0,0128	0,0086	67,1	15,5	3,3	3,3	21,1
2	Urticaceae	s	1	16,4	4,1	2090,2	1260,3	60,3	0,0247	0,0171	69,3	3,65	1,23	33,8	0,440	0,223	50,8	0,0179	0,0159	89,1	11,9	2,2	2,2	18,3
	<i>Urera_baccifera</i>		4	23,3	2,8	3179,2	1722,8	5,4	0,0183	0,0018	9,7	2,46	1,48	60,0	0,562	0,337	59,9	0,0122	0,0164	134,1	9,7	2,1	2,1	21,7
		m	4	23,3	2,8	3179,2	1722,8	5,4	0,0183	0,0018	9,7	2,46	1,48	60,0	0,562	0,337	59,9	0,0122	0,0164	134,1	9,7	2,1	2,1	21,7

ANEXO 3. Especies dominantes de bosque seco.

	Familia – Especie	También presente en...	Área basal BA (m ²)	Dominancia %
1	Achatocarpaceae_ <i>Achatocarpus_praecox</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m	1,4	1,0
2	Anacardiaceae_ <i>Myracrodruon_urundeuva</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m	8,1	6,0
3	Anacardiaceae_ <i>Schinopsis_brasiliensis</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m	3,7	2,7
5	Annonaceae_ <i>Oxandra_espintana</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	4,3	3,2
6	Apocynaceae_ <i>Aspidosperma_cylindrocarpon</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m	2,0	1,4
7	Apocynaceae_ <i>Aspidosperma_macrocarpon</i>	Bosque húmedo de tierras bajas	1,7	1,2
9	Bignoniaceae_ <i>Handroanthus_chrysanthus</i>	Sin información	1,4	1,0
13	Cannabaceae_ <i>Celtis_loxensis</i>	Bosque montano < 1.200 m	1,5	1,1
14	Capparaceae_ <i>Capparidastrum_coimbranum</i>	Bosque montano < 1.200 m Bosque seco chiquitano	1,5	1,1
15	Capparaceae_ <i>Cynophalla_polyantha</i>	Bosque montano 1.500 – 2.000 m Bosque seco chiquitano	3,4	2,5
16	Celastraceae_ <i>Monteverdia_floribunda</i>	Sin información	0,7	0,6
17	Combretaceae_ <i>Terminalia_triflora</i>	Bosque montano 500 -1.500 m	1,0	0,7
20	Fabaceae_ <i>Amburana_cearensis</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque húmedo de tierras bajas	1,6	1,1
21	Fabaceae_ <i>Anadenanthera_colubrina</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque húmedo de tierras bajas Bosque inundado Bosque seco chiquitano	35,5	26,2
22	Fabaceae_ <i>Apuleia_leiocarpa</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	1,1	0,8
24	Fabaceae_ <i>Copaifera_langsdorffii</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Sabana inundada	2,4	1,8
26	Fabaceae_ <i>Hymenaea_courbaril</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	2,0	1,5
30	Fabaceae_ <i>Machaerium_nyctitans</i>	-	8,0	5,9
31	Fabaceae_ <i>Myroxylon_peruiferum</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m	1,4	1,1
32	Fabaceae_ <i>Parapiptadenia_excelsa</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m	2,7	2,0
36	Fabaceae_ <i>Senegalia_polyphylla</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m	1,5	1,1
39	Lecythidaceae_ <i>Cariniana_estrellensis</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m	2,8	2,1
44	Malvaceae_ <i>Ceiba_speciosa</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas Bosque seco chiquitano	5,5	4,1
48	Meliaceae_ <i>Trichilia_catigua</i>	Bosque montano < 1.200 m	4,2	3,1
51	Meliaceae_ <i>Trichilia_pleana</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	0,9	0,7
55	Myrtaceae_ <i>Myrcianthes_mato</i>	Sin información	1,6	1,2

57	Myrtaceae_ <i>Siphoneugena occidentalis</i>	Bosque montano < 1.200 m Bosque boliviano -tucumano	1,0	0,8
62	Petiveriaceae_ <i>Gallesia integrifolia</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque húmedo de tierras bajas	4,2	3,1
69	Rutaceae_ <i>Zanthoxylum fagara</i>	Bosque montano < 1.200 m Bosque húmedo de tierras bajas	1,1	0,8
70	Salicaceae_ <i>Banara tomentosa</i>	-	0,8	0,6
77	Sapotaceae_ <i>Sideroxylon obtusifolium</i>	-	1,2	0,9
78	Ulmaceae_ <i>Phyllostylon rhamnoides</i>	Bosque seco chiquitano	9,8	7,2

*La presencia de la especie según la lista de plantas vasculares de la Región Madidi de Jørgensen *et al.* (2005) y Fuentes (2016).

ANEXO 4. Especies dominantes de bosque montano.

	Familia – Especie	Presente en...	Área basal BA (m ²)	Dominancia %
2	Anacardiaceae_ <i>Tapirira guianensis</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas Sabana inundada	3,88	3,4
3	Apocynaceae_ <i>Aspidosperma rigidum</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	1,68	1,5
7	Cannabaceae_ <i>Celtis loxensis</i>	Bosque montano < 1.200 m Bosque seco o xérico	1,47	1,3
9	Capparaceae_ <i>Capparidastrum coimbranum</i>	Bosque montano < 1.200 m Bosque seco o xérico Bosque seco chiquitano	1,57	1,4
10	Capparaceae_ <i>Cynophalla amplissima</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	1,46	1,3
14	Chrysobalanaceae_ <i>Hirtella lightioides</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico	2,84	2,5
15	Clusiaceae_ <i>Garcinia gardneriana</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico	0,80	0,7
16	Clusiaceae_ <i>Garcinia macrophylla</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	2,21	1,9
18	Combretaceae_ <i>Terminalia oblonga</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	2,91	2,5
21	Fabaceae_ <i>Apuleia leiocarpa</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	0,62	0,5
23	Fabaceae_ <i>Hymenaea courbaril</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	1,07	0,9
24	Fabaceae_ <i>Inga cylindrica</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	1,27	1,1
31	Fabaceae_ <i>Senegalia polyphylla</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico	0,62	0,5
34	Juglandaceae_ <i>Juglans boliviana</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico	4,84	4,2
40	Lauraceae_ <i>Nectandra cissiflora</i>	Bosque montano 500 – 3.000 m	1,86	1,6
42	Lauraceae_ <i>Ocotea aciphylla</i>	Bosque montano 500 – 3.000 m Bosque húmedo de tierras bajas	2,14	1,9

4 3	Lauraceae_ <i>Ocotea_cuprea</i>	Bosque montano 500 – 3.000 m	2,19	1,9
4 5	Lecythidaceae_ <i>Cariniana_ianeirensis</i>	Bosque montano < 1.200 m Bosque seco o xérico	0,63	0,6
4 6	Malvaceae_ <i>Ceiba_speciosa</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas Bosque seco chiquitano	0,74	0,7
4 8	Malvaceae_ <i>Pterygota_amazonica</i>	Bosque montano 500 -1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	7,02	6,1
5 1	Meliaceae_ <i>Trichilia_elegans</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	0,73	0,6
5 3	Meliaceae_ <i>Trichilia_pleana</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	2,55	2,2
5 4	Moraceae_ <i>Brosimum_lactescens</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	2,45	2,1
5 5	Moraceae_ <i>Clarisia_biflora</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	2,68	2,3
5 6	Moraceae_ <i>Clarisia_racemosa</i>	Bosque montano 500 – 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	8,35	7,3
5 8	Moraceae_ <i>Ficus_trigona</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	2,58	2,3
5 9	Moraceae_ <i>Helicostylis_tomentosa</i>	Bosque montano 500 – 2.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	1,48	1,3
6 0	Moraceae_ <i>Perebea_guianensis</i>	Bosque montano 500 – 2.500 m	1,20	1,0
6 1	Moraceae_ <i>Pseudolmedia_rigida</i>	Bosque montano 500 – 2.500 m	2,21	1,9
6 9	Myrtaceae_ <i>Eugenia_speciosa</i>	Bosque montano 500 – 2.500 m	1,36	1,2
7 5	Petiveriaceae_ <i>Gallesia_integrifolia</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	7,96	7,0
7 6	Phyllanthaceae_ <i>Hieronyma_RS3403008</i>	Sin información	0,93	0,8
7 9	Polygonaceae_ <i>Triplaris_efistulifera</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m	0,68	0,6
8 5	Rubiaceae_ <i>Ladenbergia_oblongifolia</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Sabana inundada	0,80	0,7
8 8	Sabiaceae_ <i>Meliosma_RS100180045</i>	Sin información	0,69	0,6

9 3	Sapindaceae_ <i>Sapindus_saponaria</i>	Bosque montano 500 – 2.000 m Bosque seco o xérico	0,75	0,7
9 4	Sapotaceae_ <i>Chrysophyllum_gonocarpum</i>	Bosque montano 500 – 2.500 m Bosque seco o xérico Bosque húmedo de tierras bajas	1,08	0,9
9 5	Sapotaceae_ <i>Chrysophyllum_RS2701468</i>	Sin información	0,85	0,7
9 6	Sapotaceae_ <i>Chrysophyllum_venezuelanense</i>	Bosque montano 500 - 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	4,52	3,9
9 7	Sapotaceae_ <i>Pouteria_bilocularis</i>	Bosque montano 500 - 1.500 m Bosque húmedo de tierras bajas	7,24	6,3
9 9	Sapotaceae_ <i>Pouteria_RS3026516</i>	Sin información	1,90	1,7
1 0 0	Sapotaceae_ <i>Sarcaulus_brasiliensis</i>	Bosque húmedo de tierras bajas Bosque inundado Sabanas inundadas	3,39	3,0
1 0 2	Ulmaceae_ <i>Ampelocera_ruizii</i>	Bosque húmedo de tierras bajas Sabanas inundadas	2,07	1,8

*La presencia de la especie según la lista de plantas vasculares de la Región Madidi de Jørgensen *et al.* (2005) y Fuentes (2016).

ANEXO 5. Especies de bosque seco.

	Familia	Especie	SLA (mm ² mg ⁻¹)	LA (mm ²)	LT (mm)	BT (mm)	SSD (mg mm ⁻³)	RGR (mm año ⁻¹)	Hmax (m)
1	Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus_praecox</i>	12,0	1604,7	0,0261	1,18	1,16	0,0087	9,8
2	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon_urundeuva</i>	6,2	1265,1	0,0196	1,20	0,71	0,0056	27,0
3	Anacardiaceae	<i>Schinopsis_brasiliensis</i>	7,5	365,5	0,0222	1,65	0,79	0,0080	28,6
4	Annonaceae	<i>Annona_emarginata</i>	12,2	1828,8	0,0216	2,39	0,78	0,0087	8,0
5	Annonaceae	<i>Oxandra_espintana</i>	10,4	1674,2	0,0234	1,45	0,99	0,0102	14,9
6	Apocynaceae	<i>Aspidosperma_cylindrocarpon</i>	11,9	1689,4	0,0216	1,30	0,95	0,0064	15,0
7	Apocynaceae	<i>Aspidosperma_macrocarpon</i>	12,5	5670,1	0,0194	1,91	0,52	0,0057	26,4
8	Araliaceae	<i>Aralia_soratensis</i>	8,4	2703,4	0,0219	4,30	0,50	0,0223	9,4
9	Bignoniaceae	<i>Handroanthus_chrysanthus</i>	6,8	1877,0	0,0228	2,06	0,94	0,0117	11,6
10	Bignoniaceae	<i>Handroanthus_impetiginosus</i>	6,2	2304,7	0,0243	2,25	1,02	0,0087	11,3
11	Bixaceae	<i>Cochlospermum_vitifolium</i>	14,7	11752,3	0,0235	2,06	0,45	0,0188	11,2
12	Calophyllaceae	<i>Kielmeyera_paniculata</i>	17,5	7320,9	0,0188	2,46	0,54	0,0058	14,8
13	Cannabaceae	<i>Celtis_loxensis</i>	11,1	3582,6	0,0186	0,98	1,00	0,0084	27,2
14	Capparaceae	<i>Capparidastrum_coimbranum</i>	8,8	6665,1	0,0236	1,83	0,84	0,0071	15,0
15	Capparaceae	<i>Cynophalla_polyantha</i>	5,1	3777,8	0,0317	1,77	1,00	0,0034	11,9
16	Celastraceae	<i>Monteverdia_floribunda</i>	6,9	1420,7	0,0314	1,59	0,68	0,0094	14,2
17	Combretaceae	<i>Terminalia_triflora</i>	13,5	575,9	0,0191	1,26	1,14	0,0040	12,0
18	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum_subrotundum</i>	16,1	850,1	0,0174	1,34	1,06	0,0096	9,7
19	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania_brasiliensis</i>	11,8	931,6	0,0209	1,43	0,90	0,0081	11,8
20	Fabaceae	<i>Amburana_cearensis</i>	8,8	944,6	0,0197	1,11	0,71	0,0088	20,0
21	Fabaceae	<i>Anadenanthera_colubrina</i>	206,9	2,3	0,0092	1,22	0,94	0,0111	30,6
22	Fabaceae	<i>Apuleia_leiocarpa</i>	9,9	1311,4	0,0163	1,34	0,42	0,0046	29,2
23	Fabaceae	<i>Bauhinia_tuichiensis</i>	18,7	2621,9	0,0135	1,23	1,09	0,0173	11,4
24	Fabaceae	<i>Copaifera_langsdorffii</i>	8,4	896,8	0,0130	0,92	0,77	0,0068	23,8
25	Fabaceae	<i>Holocalyx_balansae</i>	16,7	79,4	0,0175	1,11	2,03	0,0052	10,3
26	Fabaceae	<i>Hymenaea_courbaril</i>	8,4	2946,8	0,0169	1,26	0,49	0,0100	23,0
27	Fabaceae	<i>Lonchocarpus_RS2923999</i>	15,3	1320,9	0,0188	1,76	1,42	0,0058	14,8
28	Fabaceae	<i>Machaerium_acutifolium</i>	12,4	1150,8	0,0140	2,30	0,45	0,0082	18,6
29	Fabaceae	<i>Machaerium_hirtum</i>	29,4	115,8	0,0172	1,70	0,66	0,0046	14,0
30	Fabaceae	<i>Machaerium_nyctitans</i>	10,0	327,9	0,0164	1,38	0,88	0,0064	16,2
31	Fabaceae	<i>Myroxylon_peruiferum</i>	6,2	1047,7	0,0162	1,44	1,34	0,0104	28,2
32	Fabaceae	<i>Parapiptadenia_excelsa</i>	31,0	33,0	0,0224	1,19	0,93	0,0159	13,2
33	Fabaceae	<i>Piptadenia_buchtienii</i>	13,3	239,8	0,0157	0,92	1,09	0,0105	13,8
34	Fabaceae	<i>Piptadenia_viridiflora</i>	60,8	5,8	0,0108	1,07	0,77	0,0047	10,2
35	Fabaceae	<i>Poecilanthe_RS2704173</i>	4,1	1459,8	0,0188	1,95	1,03	0,0019	5,7
36	Fabaceae	<i>Senegalia_polyphylla</i>	131,6	17,2	0,0098	0,91	0,49	0,0165	26,0
37	Fabaceae	<i>Sweetia_fruticosa</i>	7,9	514,2	0,0190	1,04	0,91	0,0071	12,6
38	Lauraceae	<i>Ocotea_bofo</i>	10,1	3424,9	0,0171	0,97	0,52	0,0037	12,5

39	Lecythidaceae	<i>Cariniana_estrellensis</i>	9,8	3315,3	0,0184	1,48	0,58	0,0099	28,4
40	Lecythidaceae	<i>Cariniana_ianeirensis</i>	13,2	2930,6	0,0151	1,55	2,02	0,0148	25,8
41	Malpighiaceae	<i>Byrsonima_spicata</i>	12,8	1967,6	0,0175	0,82	0,50	0,0113	21,2
42	Malvaceae	<i>Ceiba_boliviana</i>	9,4	2508,6	0,0209	2,69	1,00	0,0034	13,5
43	Malvaceae	<i>Ceiba_samauma</i>	6,2	2454,6	0,0209	2,10	0,55	0,0178	12,0
44	Malvaceae	<i>Ceiba_speciosa</i>	7,6	2361,1	0,0197	3,03	0,59	0,0097	25,0
45	Malvaceae	<i>Pseudobombax_septenatum</i>	8,1	10334,3	0,0192	4,36	0,42	0,0054	19,8
46	Malvaceae	<i>Pterygota_amazonica</i>	11,2	19470,4	0,0155	2,72	0,46	0,0053	23,0
47	Meliaceae	<i>Cedrela_fissilis</i>	10,5	3168,2	0,0186	5,10	0,73	0,0085	10,4
48	Meliaceae	<i>Trichilia_catigua</i>	6,7	500,0	0,0210	1,94	1,25	0,0086	11,0
49	Meliaceae	<i>Trichilia_clausenii</i>	6,6	2249,8	0,0143	1,22	0,62	0,0128	17,6
50	Meliaceae	<i>Trichilia_elegans</i>	8,3	1302,7	0,0171	1,30	1,08	0,0112	14,8
51	Meliaceae	<i>Trichilia_pleeana</i>	5,3	4069,3	0,0214	1,20	0,60	0,0087	27,0
52	Myrtaceae	<i>Campomanesia_RS2836578</i>	11,1	984,8	0,0180	0,71	1,14	0,0040	6,8
53	Myrtaceae	<i>Eugenia_egensis</i>	8,1	630,4	0,0239	0,92	1,43	0,0029	8,0
54	Myrtaceae	<i>Eugenia_uniflora</i>	20,9	924,0	0,0119	0,73	0,74	0,0145	13,4
55	Myrtaceae	<i>Myrcianthes_mato</i>	7,2	1083,8	0,0251	0,79	1,00	0,0144	13,0
56	Myrtaceae	<i>Myrciaria_floribunda</i>	10,7	513,2	0,0141	0,63	0,73	0,0031	15,0
57	Myrtaceae	<i>Siphoneugena_occidentalis</i>	12,3	856,2	0,0187	0,56	0,64	0,0123	18,7
58	Nyctaginaceae	<i>Guapira_opposita</i>	12,6	4400,4	0,0261	1,06	0,89	0,0107	13,0
59	Nyctaginaceae	<i>Neea_hermaphrodita</i>	12,0	1699,3	0,0293	0,82	0,97	0,0097	10,1
60	Nyctaginaceae	<i>Pisonia_zapallo</i>	12,1	3600,8	0,0401	1,67	0,67	0,0075	12,1
61	Opiliaceae	<i>Agonandra_excelsa</i>	6,9	1499,0	0,0414	1,72	0,91	0,0060	9,2
62	Petiveriaceae	<i>Gallesia_integrifolia</i>	18,2	3800,6	0,0143	0,84	0,45	0,0105	22,3
63	Petiveriaceae	<i>Seguieria_aculeata</i>	12,1	1675,4	0,0187	1,73	0,76	0,0285	10,0
64	Polygonaceae	<i>Coccoloba_RS2840292</i>	11,9	4698,8	0,0182	0,84	0,85	0,0049	8,6
65	Polygonaceae	<i>Ruprechtia_apetala</i>	17,1	2208,3	0,0170	1,02	1,35	0,0091	11,1
66	Polygonaceae	<i>Triplaris_vestita</i>	11,5	13036,0	0,0290	1,77	1,00	0,0044	10,5
67	Rubiaceae	<i>Ixora_brevifolia</i>	12,3	4524,4	0,0196	1,68	0,61	0,0129	17,2
68	Rubiaceae	<i>Simira_rubescens</i>	22,4	5854,8	0,0132	1,20	0,66	0,0154	23,8
69	Rutaceae	<i>Zanthoxylum_fagara</i>	7,7	427,1	0,0298	1,24	1,04	0,0103	9,8
70	Salicaceae	<i>Banara_tomentosa</i>	13,6	1679,6	0,0236	1,06	1,12	0,0086	11,8
71	Salicaceae	<i>Casearia_gossypiosperma</i>	16,2	2182,1	0,0120	0,75	0,73	0,0083	24,4
72	Salicaceae	<i>Xylosma_velutina</i>	9,4	2224,6	0,0332	1,40	1,01	0,0060	9,2
73	Sapindaceae	<i>Sapindus_saponaria</i>	15,8	5289,9	0,0107	1,14	0,53	0,0087	26,6
74	Sapindaceae	<i>Thinouia_compressa</i>	5,9	2207,4	0,0173	0,98	0,94	0,0141	15,0
75	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum_gonocarpum</i>	12,7	1751,2	0,0177	0,90	0,63	0,0087	14,5
76	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum_RS2701468</i>	12,0	1117,2	0,0235	1,06	0,74	0,0056	10,4
77	Sapotaceae	<i>Sideroxylon_obtusifolium</i>	8,9	782,2	0,0235	1,33	1,04	0,0084	12,7
78	Ulmaceae	<i>Phyllostylon_rhamnoides</i>	10,5	890,4	0,0227	1,38	1,08	0,0081	15,0
79	Urticaceae	<i>Urera_baccifera</i>	16,9	20903,1	0,0247	3,65	0,44	0,0179	11,9

ANEXO 6. Especies de bosque montano.

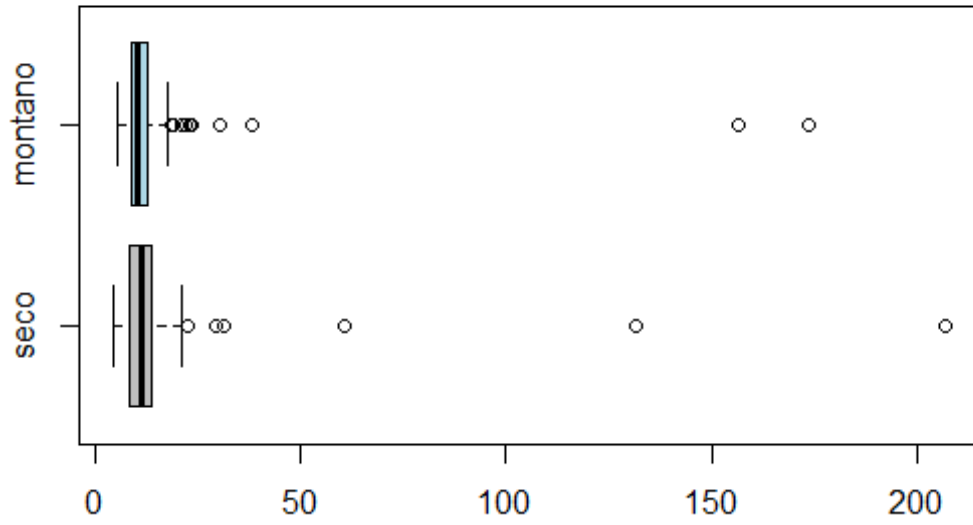
	Familia	Especie	SLA (mm ² mg ⁻¹)	LA (mm ²)	LT (mm)	BT (mm)	SSD (mg mm ⁻³)	RGR (mm año ⁻¹)	Hmax (m)
1	Anacardiaceae	<i>Astronium_graveolens</i>	8,2	4176,1	0,0199	2,33	0,67	0,0146	17,8
2	Anacardiaceae	<i>Tapirira_guianensis</i>	7,7	4703,4	0,0204	2,42	0,66	0,0241	26,5
3	Apocynaceae	<i>Aspidosperma_rigidum</i>	11,4	2553,0	0,0248	1,26	0,79	0,0099	25,0
4	Araliaceae	<i>Dendropanax_arboreus</i>	8,9	5718,3	0,0267	2,25	0,46	0,0057	21,2
5	Bignoniaceae	<i>Xylophragma_pratense</i>	10,3	8198,5	0,0207	1,27	0,50	0,0146	10,0
6	Burseraceae	<i>Dacryodes_RS100340118</i>	6,0	4530,2	0,0202	2,30	0,77	0,0144	29,5
7	Cannabaceae	<i>Celtis_loxensis</i>	10,4	3424,6	0,0189	1,59	0,90	0,0111	32,7
8	Cannabaceae	<i>Celtis_schippii</i>	12,8	5709,6	0,0176	0,75	0,78	0,0258	22,6
9	Capparaceae	<i>Capparidastrum_coimbranum</i>	9,3	9361,7	0,0198	1,48	0,67	0,0010	14,6
10	Capparaceae	<i>Cynophalla_amplissima</i>	9,3	4886,5	0,0205	0,88	0,76	0,0054	29,5
11	Celastraceae	<i>Cheiloclinium_cognatum</i>	12,0	4299,8	0,0176	0,84	0,92	0,0059	17,3
12	Celastraceae	<i>Haydenoxylon_urbanianum</i>	13,6	5801,4	0,0254	1,23	0,76	0,0105	17,4
13	Celastraceae	<i>Peritassa_peruviana</i>	9,9	8683,4	0,0223	1,23	0,90	0,0034	7,8
14	Chrysobalanaceae	<i>Hirtella_lightioides</i>	12,1	3551,9	0,0198	1,15	0,79	0,0065	16,2
15	Clusiaceae	<i>Garcinia_gardneriana</i>	9,0	5133,4	0,0249	1,37	0,85	0,0111	19,0
16	Clusiaceae	<i>Garcinia_macrophylla</i>	7,0	21347,6	0,0331	2,60	0,81	0,0071	18,8
17	Clusiaceae	<i>Garcinia_madrano</i>	8,4	7356,1	0,0250	1,65	0,87	0,0118	15,0
18	Combretaceae	<i>Terminalia_oblonga</i>	10,3	5046,3	0,0233	1,14	0,69	0,0115	25,5
19	Euphorbiaceae	<i>Alchornea_triplinervia</i>	10,1	11035,7	0,0166	1,14	0,50	0,0100	25,6
20	Euphorbiaceae	<i>Croton_sampatik</i>	11,8	17094,5	0,0211	1,46	0,56	0,0067	21,2
21	Fabaceae	<i>Apuleia_leiocarpa</i>	7,2	696,1	0,0218	1,10	0,82	0,0064	32,0
22	Fabaceae	<i>Copaifera_langsdorffii</i>	10,3	513,8	0,0159	1,98	0,64	0,0164	30,8
23	Fabaceae	<i>Hymenaea_courbaril</i>	10,8	2718,9	0,0160	1,13	0,52	0,0091	25,4
24	Fabaceae	<i>Inga_cylindrica</i>	7,1	2284,0	0,0181	1,08	0,79	0,0211	19,2
25	Fabaceae	<i>Inga_marginata</i>	7,1	1442,8	0,0210	0,80	0,87	0,0080	15,4
26	Fabaceae	<i>Inga_striata</i>	9,6	2260,4	0,0153	0,99	0,77	0,0084	24,1
27	Fabaceae	<i>Lonchocarpus_RS100179536</i>	6,8	2894,6	0,0186	1,53	0,76	0,0106	23,5
28	Fabaceae	<i>Machaerium_hirtum</i>	20,9	87,9	0,0155	1,45	0,44	0,0164	16,0
29	Fabaceae	<i>Myrocarpus_venezuelensis</i>	8,0	1747,6	0,0191	1,05	0,78	0,0124	28,0
30	Fabaceae	<i>Senegalia_loretensis</i>	156,8	19,0	0,0105	0,84	0,45	0,0226	24,2
31	Fabaceae	<i>Senegalia_polyphylla</i>	173,7	10,7	0,0125	0,83	0,47	0,0116	26,6
32	Fabaceae	<i>Sweetia_fruticosa</i>	12,8	634,2	0,0169	0,96	0,80	0,0098	24,3
33	Fabaceae	<i>Tachigali_RS3025794</i>	9,8	8196,3	0,0161	2,25	0,58	0,0298	22,0
34	Juglandaceae	<i>Juglans_boliviana</i>	13,5	2447,5	0,0148	2,15	0,54	0,0291	34,0
35	Lauraceae	<i>Aiouea_RS2761444</i>	8,4	9530,2	0,0265	1,60	0,60	0,0063	14,0
36	Lauraceae	<i>Aniba_guianensis</i>	9,9	6023,4	0,0217	1,46	0,59	0,0048	13,3
37	Lauraceae	<i>Beilschmiedia_tovarensis</i>	9,3	11847,4	0,0228	1,26	0,55	0,0101	19,6
38	Lauraceae	<i>Cryptocarya_RS100367500</i>	10,1	3946,3	0,0212	1,24	0,68	0,0106	16,4

39	Lauraceae	<i>Endlicheria_RS100180147</i>	11,7	8586,4	0,0216	1,30	0,56	0,0137	18,4
40	Lauraceae	<i>Nectandra_cissiflora</i>	6,6	7590,7	0,0273	1,83	0,66	0,0150	22,0
41	Lauraceae	<i>Nectandra_RS2680312</i>	11,7	6023,2	0,0207	0,73	0,62	0,0093	15,2
42	Lauraceae	<i>Ocotea_aciphylla</i>	9,0	5670,9	0,0244	0,83	0,69	0,0085	27,0
43	Lauraceae	<i>Ocotea_cuprea</i>	10,6	1737,7	0,0174	0,80	0,85	0,0091	20,0
44	Lauraceae	<i>Ocotea_RS100179334</i>	10,8	9472,9	0,0216	1,67	0,44	0,0107	14,4
45	Lecythidaceae	<i>Cariniana_janeirensis</i>	22,9	5418,8	0,0128	1,50	0,45	0,0183	19,5
46	Malvaceae	<i>Ceiba_speciosa</i>	10,6	1702,2	0,0159	2,45	0,39	0,0104	27,6
47	Malvaceae	<i>Eriotheca_macrophylla</i>	5,3	5546,5	0,0319	3,52	0,55	0,0112	21,5
48	Malvaceae	<i>Pterygota_amazonica</i>	10,9	20068,3	0,0242	3,58	0,49	0,0281	32,6
49	Melastomataceae	<i>Miconia_RS100180089</i>	15,4	4869,7	0,0143	0,64	0,79	0,0238	15,8
50	Meliaceae	<i>Trichilia_clausenii</i>	8,1	2788,1	0,0145	1,06	0,77	0,0111	13,2
51	Meliaceae	<i>Trichilia_elegans</i>	9,1	1626,4	0,0146	1,29	0,74	0,0090	15,5
52	Meliaceae	<i>Trichilia_pallida</i>	8,7	5726,8	0,0145	1,53	0,57	0,0161	15,2
53	Meliaceae	<i>Trichilia_pleana</i>	6,2	5384,0	0,0253	1,58	0,69	0,0080	25,0
54	Moraceae	<i>Brosimum_lactescens</i>	9,6	6942,6	0,0191	1,80	0,73	0,0096	22,3
55	Moraceae	<i>Clarisia_biflora</i>	13,1	3531,8	0,0179	1,51	0,67	0,0119	27,4
56	Moraceae	<i>Clarisia_racemosa</i>	11,3	2883,1	0,0216	1,18	0,71	0,0105	25,2
57	Moraceae	<i>Ficus_maroma</i>	14,2	2063,3	0,0183	1,14	0,56	0,0752	22,4
58	Moraceae	<i>Ficus_trigona</i>	15,4	7342,3	0,0217	2,78	0,48	0,0479	22,7
59	Moraceae	<i>Helicostylis_tomentosa</i>	9,0	12211,6	0,0214	1,12	0,56	0,0079	28,0
60	Moraceae	<i>Perebea_guianensis</i>	12,4	32415,7	0,0187	1,88	0,46	0,0115	12,0
61	Moraceae	<i>Pseudolmedia_rigida</i>	11,2	1892,3	0,0199	0,85	0,74	0,0116	23,6
62	Moraceae	<i>Pseudolmedia_RS100564606</i>	9,3	3079,3	0,0202	1,47	1,00	0,0161	20,6
63	Moraceae	<i>Sorocea_guillemiana</i>	10,5	5137,0	0,0194	1,18	0,79	0,0061	15,0
64	Myristicaceae	<i>Virola_peruviana</i>	10,8	23580,3	0,0248	1,62	0,54	0,0065	18,6
65	Myristicaceae	<i>Virola_RS100252805</i>	8,4	13694,4	0,0203	2,28	0,59	0,0095	17,6
66	Myristicaceae	<i>Virola_sebifera</i>	6,5	22426,4	0,0325	2,86	0,44	0,0161	19,4
67	Myrtaceae	<i>Eugenia_florida</i>	9,4	4702,4	0,0249	0,67	0,73	0,0039	17,4
68	Myrtaceae	<i>Eugenia_RS100875789</i>	11,0	2934,9	0,0195	1,49	0,85	0,0053	15,8
69	Myrtaceae	<i>Eugenia_speciosa</i>	7,7	1829,5	0,0297	1,10	0,84	0,0102	22,2
70	Myrtaceae	<i>Eugenia_uniflora</i>	18,7	1451,0	0,0170	1,08	0,83	0,0074	16,8
71	Myrtaceae	<i>Myrcia_sintenisii</i>	8,7	6164,7	0,0246	0,66	1,00	0,0078	12,6
72	Myrtaceae	<i>Myrcianthes_mato</i>	8,8	1031,8	0,0219	1,02	1,04	0,0136	18,0
73	Ochnaceae	<i>Quina_florida</i>	13,3	1874,9	0,0168	0,94	1,02	0,0040	18,8
74	Opiliaceae	<i>Agonandra_peruviana</i>	10,8	3242,0	0,0310	1,16	0,87	0,0041	21,6
75	Petiveriaceae	<i>Gallesia_integrifolia</i>	15,7	4400,6	0,0179	0,95	0,58	0,0130	27,6
76	Phyllanthaceae	<i>Hieronyma_RS3403008</i>	15,8	20845,1	0,0269	1,60	0,62	0,0173	15,8
77	Piperaceae	<i>Piper_tucumanum</i>	22,0	5992,5	0,0157	0,92	0,59	0,0065	11,4
78	Polygonaceae	<i>Coccoloba_peruviana</i>	17,4	3186,3	0,0143	1,12	0,72	0,0055	18,4
79	Polygonaceae	<i>Triplaris_efistulifera</i>	14,2	8440,6	0,0170	1,10	0,54	0,0117	22,4

80	Primulaceae	<i>Clavija_nutans</i>	8,0	25242,0	0,0249	0,43	0,60	0,0048	9,6
81	Rubiaceae	<i>Cinchona_calisaya</i>	14,3	8229,1	0,0197	1,30	0,61	0,0222	14,6
82	Rubiaceae	<i>Coutarea_hexandra</i>	19,1	6750,7	0,0143	0,94	0,57	0,0057	25,8
83	Rubiaceae	<i>Elaeagia_mariae</i>	12,2	10192,3	0,0213	1,07	0,69	0,0332	11,6
84	Rubiaceae	<i>Ixora_brevifolia</i>	11,0	5372,4	0,0239	1,44	0,93	0,0297	14,5
85	Rubiaceae	<i>Ladenbergia_oblongifolia</i>	10,7	30351,1	0,0234	2,43	0,57	0,0255	24,5
86	Rubiaceae	<i>Pogonopus_tubulosus</i>	37,9	8145,5	0,0134	1,08	0,55	0,0048	13,5
87	Rubiaceae	<i>Schizocalyx_obovatus</i>	12,4	25629,5	0,0237	2,43	0,51	0,0225	16,8
88	Sabiaceae	<i>Meliosma_RS100180045</i>	9,4	9081,4	0,0222	1,98	0,65	0,0076	27,1
89	Santalaceae	<i>Acanthosyris_RS3028475</i>	6,9	5532,0	0,0343	1,60	0,70	0,0072	20,3
90	Sapindaceae	<i>Allophylus_edulis</i>	8,5	5162,4	0,0164	0,90	0,63	0,0048	7,4
91	Sapindaceae	<i>Allophylus_mollis</i>	7,0	10054,8	0,0191	1,77	0,50	0,0172	14,6
92	Sapindaceae	<i>Allophylus_petiululatus</i>	8,5	1526,8	0,0154	0,71	0,66	0,0167	12,6
93	Sapindaceae	<i>Sapindus_saponaria</i>	9,4	4517,1	0,0163	1,44	0,79	0,0118	28,8
94	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum_gonocarpum</i>	10,3	5669,3	0,0198	1,87	0,67	0,0056	17,0
95	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum_RS2701468</i>	12,3	949,7	0,0179	0,92	0,88	0,0128	15,5
96	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum_venezuelanense</i>	8,9	5721,8	0,0215	2,34	0,63	0,0087	22,0
97	Sapotaceae	<i>Pouteria_bilocularis</i>	8,6	4833,2	0,0233	1,47	0,72	0,0076	28,0
98	Sapotaceae	<i>Pouteria_caimito</i>	9,1	6815,1	0,0187	2,08	0,71	0,0101	21,6
99	Sapotaceae	<i>Pouteria_RS3026516</i>	10,4	5540,5	0,0194	1,99	0,66	0,0078	25,0
100	Sapotaceae	<i>Sarcaulus_brasiliensis</i>	9,4	4135,1	0,0241	1,40	0,73	0,0116	18,0
101	Simaroubaceae	<i>Picrasma_RS3025440</i>	5,6	3549,5	0,0185	3,35	0,67	0,0125	16,6
102	Ulmaceae	<i>Ampelocera_ruizii</i>	10,9	5609,8	0,0173	1,27	0,81	0,0098	30,0
103	Urticaceae	<i>Coussapoa_manuensis</i>	6,1	4801,2	0,0241	3,13	0,72	0,0190	22,4
104	Urticaceae	<i>Urera_baccifera</i>	23,3	31792,1	0,0183	2,46	0,56	0,0122	9,7
105	Urticaceae	<i>Urera_verrucosa</i>	30,0	15659,9	0,0174	1,82	0,43	0,0182	16,8
106	Violaceae	<i>Rinorea_viridifolia</i>	20,7	2028,5	0,0231	0,78	0,77	0,0096	8,4

ANEXO 7. Gráfico de caja de la distribución del SLA en bosque montano y seco

SLA ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$)



ANEXO 8. Variación de caracteres funcionales explicada por niveles taxonómicos

Carácter	Bosque	NIVEL							
		Familia		Género		Especie		Individuo	
SLA	seco	0.4	[0.36, 0.44]	42,5	[40,43]	32.4	[31,34]	24.8	[23,25]
	montano	0	[0,0.1]	63,6	[62,64]	15.2	[14,16]	21.2	[20,23]
LA	seco	20.2	[18,21]	402	[39,42]	32.2	[31,33]	7.3	[6,8]
	montano	18.1	[17.3,18.2]	48	[47,49]	23.3	[23,25]	10.5	[10,12]
LT	seco	15.4	[13,15.5]	16.1	[15.5,17]	26.8	[25,28]	41.8	[40,42]
	montano	13.7	[13.2,14]	21.2	[20,22]	27.6	[26,29]	37.5	[35,37]
BT	seco	27.5	[27,28]	12.1	[11.5,13]	10.6	[8,12]	49.8	[48,50]
	montano	22.7	[21,24]	0	[0,0.2]	27.4	[25,28]	50	[48,50]
SSD	seco	0	[0,0.1]	4.6	[4,5]	26.6	[25,27]	68.8	[67,96]
	montano	12	[11.5,13]	15	[13,16]	7	[5,7.5]	66	[65,66]
RGR	seco	0	[0,0.1]	0.8	[0.3,2]	8.2	[7.9,8.3]	91	[90,91]
	montano	9.9	[9,10]	4.5	[3,6]	3.9	[3,4]	81.7	[80,82]

Partición de la variación total en niveles taxonómicos anidados: familia, género, especie e individuo, para caracteres funcionales foliares (SLA, LA, LT), de crecimiento (RGR y H) y de sobrevivencia (BT y SSD) en bosque seco y montano. Los valores entre corchetes corresponden a el intervalo de confianza de 25 y 95% de confianza calculado con bootstrapping en 500 corridas de datos. Los resultados entran dentro de los intervalos de confianza.