

Rasgos funcionales de la madera de tres bosques en Colombia: Bosque Seco, Andino y Alto-Andino

Functional traits of wood in three forests in Colombia: Dry, Andean and High Andean Forests

René López-Camacho^I, Alexandra Quintero-Gómez^{II}, Sara Amado-Ariza^{III}

Resumen

Se analizan 12 rasgos funcionales asociados a la madera en 144 especies vegetales de tres bosques en Colombia. Se clasificaron los rasgos según su incidencia en las funciones de almacenamiento, soporte y conducción del xilema. Las relaciones de conducción en los tres bosques sugieren que, a mayor diámetro de poros, menor es la densidad de los mismos y mayor es el diámetro de las punteaduras, como estrategia para garantizar el intercambio intervascular. La longitud de las traqueidas se relaciona con la longitud de fibras y el diámetro de poros, estas estructuras apoyan tanto la función de conducción como la de soporte. Las traqueidas están únicamente en las especies del Bosque Andino y Alto-Andino. Las especies del Bosque Alto-Andino tienen radios largos y anchos permitiendo mayor capacidad de almacenamiento y conducción horizontal. En especies del Bosque Andino la longitud de fibras y traqueidas fue mayor. Las especies de bosque seco tenían las densidades de madera más altas, sin embargo, los valores de longitud y espesor de la fibra eran los más bajos, reduciendo su capacidad de soporte. A partir de los rasgos evaluados se establecen y describen seis tipos funcionales de plantas (TFPs).

Palabras clave: Anatomía del xilema; Densidad de la madera; Ecología funcional; Tipos funcionales de plantas

Abstract

This research analyzed twelve (12) wood functional traits in 144 species of three forests in Colombia. The traits were classified according to their incidence in the functions of storage, support and conduction in the xylem. The conduction relations in the three forests suggest that when the pores diameter is big, its density decrease, and at the same time the pits diameter increase, as a strategy to guarantee exchange between vessels. The tracheid length is related to the fibers length and the pores diameter, because the tracheids fulfill both functions: conduction and support. Tracheids are only in the Andean and High Andean Forest species. The species of the High Andean Forest have long and wide rays allowing greater storage capacity and horizontal conduction. In the Andean Forest species, the fibers length and tracheids length were higher. The Dry forest species had the highest wood densities, however, the values of fiber length and thickness fiber were the lowest, reducing their support capacity. Six functional plant types (TFPs) are established and described from the evaluated traits.

Keywords: Functional ecology; Plant functional types; Wood density; Xylem anatomy

I Biólogo, Ingeniero Forestal, Ph.(c), Profesor de la Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Carrera 5 Este N° 15 - 82, CEP 110311, Bogotá (CUN), Colombia. rlopezc@udistrital.edu.co (ORCID: 0000-0003-2026-0371)

II Ingeniera Forestal, Profesional de Servicios Ecosistémicos, Parque Nacional Natural Chingaza, Km 13 vía La Calera, CEP 251207, La Calera (CUN), Colombia. aquinterog@correo.udistrital.edu.co (ORCID: 0000-0002-0714-9495)

III Ingeniera Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Carrera 5 Este N° 15 - 82, CEP 110311, Bogotá (CUN), Colombia. samadoa@gmail.com (ORCID: 0000-0002-7932-9989)



Introducción

Los bosques ofrecen bienes y servicios ecosistémicos; entendidos como los beneficios que las personas y las sociedades obtienen de los ecosistemas de los cuales dependen; en pocas palabras estos son resultado de complejas funciones que cumple el ecosistema. Se considera que los caracteres o rasgos funcionales de las plantas los afectan directamente y determinan la respuesta de las plantas ante fenómenos climáticos y disturbios (DÍAZ *et al.*, 2011), definiendo a su vez propiedades que se asocian a servicios ecosistémicos especialmente de regulación (CASANOVE *et al.*, 2011).

Abordando la dimensión funcional, es posible describir las estrategias de vida de diferentes especies y predecir el impacto que estas generan en los procesos ecosistémicos a través de la ecología funcional, mediante el empleo de rasgos funcionales, entendidos éstos como características fisiológicas, fenológicas, morfológicas o comportamentales de los organismos como respuesta a agentes bióticos y ambientales presentes en un lugar específico (VIOLE *et al.*, 2007). Según Salgado-Negret *et al.* (2015) el tejido xilemático constituye uno de los cuatro rasgos funcionales en plantas que se encuentran estrechamente relacionados con sus estrategias ecológicas, debido a que se asocian con el transporte de agua, nutrientes y resistencia a la sequía principalmente. El estudio de las características anatómicas de la madera permite interpretar las respuestas de los árboles a un clima cambiante (BAAS *et al.*, 2016). La mayoría de estudios en la dimensión funcional se han centrado en los rasgos foliares, sin prestar suficiente atención a los rasgos de la madera, más cuando estos se relacionan con el soporte mecánico, transporte de agua y capacidad de almacenamiento (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008; CHAVE *et al.*, 2009), cumpliendo en su gran mayoría funciones que en algunos casos son compartidas -polifuncionales- como las fibras y las traqueidas que desempeñan importancia en aspectos mecánicos, metabólicos e hidráulicos (BEECKMAN, 2016).

En Colombia los bosques Alto-Andino, Andino y Seco son muestra de la diversidad de ecosistemas existentes en el país. El Bosque Seco Tropical BS-T es propio de tierras bajas y se caracteriza por presentar una fuerte estacionalidad de lluvias, es considerado uno de los ecosistemas más amenazados del mundo, más densamente poblados y de los menos estudiados, lo que ha conllevado a presentar fuertes procesos de degradación (PIZANO; GARCÍA, 2014). Los bosques Andinos son uno de los cinco ecosistemas boscosos de Colombia más vulnerables a la deforestación, fragmentación, con mayor presión antrópica, y alto grado de amenaza de extinción, debido a que se encuentra ubicado en zonas de alta productividad agrícola (ETTER *et al.*, 2006). Dentro de estos se destacan los robledales, dominados por la especie *Quercus humboldtii* localizados principalmente en la Cordillera Oriental de Colombia (ÁVILA; ÁNGEL; LÓPEZ, 2010). Los Bosques Alto andinos de la Cordillera Oriental se encuentran dominados por la especie *Weinmannia tomentosa*, son ecosistemas que proporcionan bienestar y vivienda a una buena parte de la población y son cruciales en la regulación de los ciclos hídricos y de los caudales de las corrientes.

Los objetivos de este estudio son: 1) Evaluar los cambios existentes en 12 rasgos funcionales de la madera en tres tipos de bosques en Colombia (Bosque Alto-Andino, Andino y Seco), identificando la variación morfológica de las estructuras anatómicas y 2) Establecer Tipos Funcionales de Plantas TFPs, entendidos estos como grupos de especies que comparten respuestas similares ante condiciones ambientales y sus variaciones (DÍAZ *et al.*, 2011).

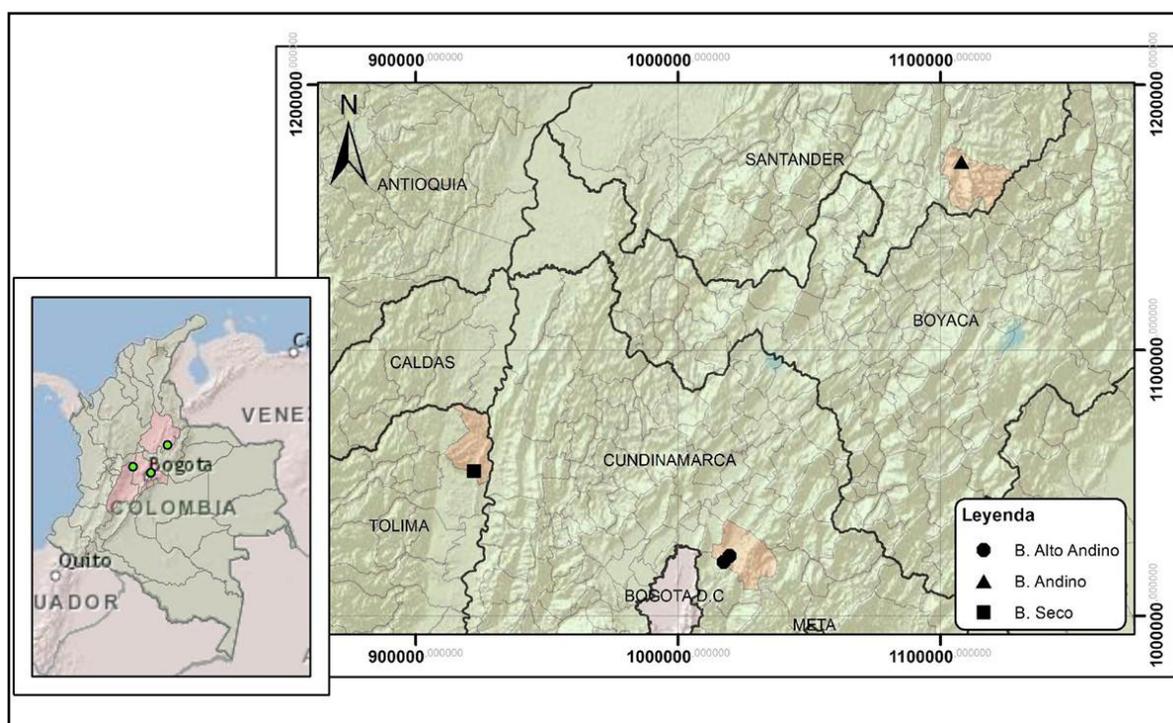
Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en tres tipos de ecosistemas boscosos; bosque Alto-Andino, Andino y Seco (Figura 1). El área muestreada cuenta con un total de 7,2 ha ubicadas entre los 268 y 3200 msnm.

Figura 1 – Área de estudio. Bosque Alto-Andino, Municipio de Guasca – Departamento de Cundinamarca; Bosque Andino, Municipio de Encino- Departamento de Santander; Bosque Seco, Municipio de Honda- Departamento de Tolima

Figure 1 – Area of study. High Andean Forest, Municipality of Guasca - Department of Cundinamarca; Andean Forest, Municipality of Encino- Department of Santander; Dry Forest, Municipality of Honda- Department of Tolima



Fuente: Autores (2020)

El Bosque Alto-Andino se ubica en la Reserva Biológica “El Encenillo” de la Fundación Natura, Sector Pueblo Viejo, vereda La Trinidad del municipio de Guasca, Departamento de Cundinamarca, donde se encuentra cobertura boscosa dominada por la especie *W. tomentosa* L.f. El Bosque Andino se ubica en la Reserva Biológica “Cachalú”, hace parte del área amortiguadora del Santuario de Fauna y Flora Guanentá – Alto Río Fonce y de la zona de protección de los Bosques Andinos y robledales de la Cordillera Oriental, en el municipio de Encino, Departamento de Santander, donde se encuentra cobertura boscosa dominada por la especie *Q. humboldtii*. El Bosque Seco se ubica en la Hacienda “El Cardonal”, municipio de Honda, Departamento de Tolima, predios privados dominados por la especie *Anacardium excelsum*. Se resumen las características generales de los bosques estudiados (Tabla 1).

Tabla 1 – Características de los bosques estudiados

Table 1 – Characteristics of the studied forests

Bosque	Alto-Andino	Andino	Seco
Ubicación	Reserva Biológica "El Encenillo"	Reserva Biológica "Cachalú"	Hacienda "El Cardonal"
Área de muestreo (ha)	1,6	3,1	3,0
Coordenadas	4°47'50,8"N - 73°54'43,3"W	06°08'27"N - 73°06'07"W	05°05'20,6"N - 74°46'43,5"W y 05°05'19,8"N - 74°46'44,9"W
Altura (m.s.n.m.)	2800 – 3200	1850 – 2750	268 – 348
Precipitación (mm/año)	3.000	3.000	1.380
Temperatura	4°C - 21°C	8°C - 18°C	14°C - 28°C
Especies representativas	<i>Weinmannia tomentosa</i> <i>Bejaria resinosa</i> <i>Vallea stipularis</i> <i>Clethra fimbriata</i> <i>Drimys granadensis</i>	<i>Quercus humboldtii</i> <i>Clusia alata</i> <i>Blakea cuatrecasii</i> <i>Clusia schomburgkiana</i> <i>Clusia inesiana</i>	<i>Anacardium excelsum</i> <i>Astronium graveolens</i> <i>Machaerium capote</i> <i>Mayna odorata</i> <i>Trichilia oligofoliolata</i>
Referencia	Pérez y Díaz (2010) Reserva Biológica El Encenillo, Guasca (Cundinamarca - Colombia).	Ávila, Ángel y López (2010) Reserva Biológica Cachalú, Encino (Santander - Colombia).	Éste estudio

Fuente: Autores (2020)

Selección de especies y rasgos a medir

Un total de 144 especies fueron estudiadas, seleccionando al interior de cada bosque las especies con mayor índice de valor de importancia IVI, distribuidas de la siguiente forma: bosque Alto-Andino 10 especies con 92,2% IVI (VÁSQUEZ, 2013); bosque Andino 100 especies con 61,8% IVI y bosque Seco con 34 especies y 84,3% IVI. Doce (12) rasgos asociados a la madera fueron evaluados: densidad básica (Db), densidad anhidra (Da), longitud de radios (Lr), densidad de radios (Dr), ancho de radios (Ar), longitud de fibras (Lf), grosor de fibras (Gf), densidad de poros (Dp), diámetro de poros (Dips), longitud de vasos (Lv), longitud de traqueidas (Lt) y diámetro de punteaduras (Dipt); estos se clasificaron de acuerdo con las funciones de soporte, almacenamiento y conducción de conformidad con lo establecido por Sperry; Meinzer; McCulloh, 2008 (Tabla 2).

Tabla 2 – Clasificación funcional de los rasgos evaluados

Table 2 – Functional classification of the assessed traits

Rasgo	Abreviatura	Unidades	Clasificación funcional	Interpretación y relevancia	nro mediciones / individuo
Densidad básica	Db	kg·m ⁻³	Soporte	Se relacionan con las estrategias hídricas y mecánicas de la planta (CHAVE et al., 2009). Es un rasgo influenciado por las condiciones ambientales asociadas a la disponibilidad de agua y temperatura.	3
Densidad anhidra	Da	kg·m ⁻³			3
Longitud de fibras	Lf	μm			27
Grosor de fibras	Gf	μm			27
Ancho de radios	Ar	μm	Almacenamiento	Se relacionan con el transporte radial y almacenamiento de hidratos de carbono (FAHN; WERKER; BAAS, 1986).	27
Densidad de radios	Dr	nro Radios·mm ²			10
Longitud de radios	Lr	μm			27
Diámetro de poros	Dips	μm	Conducción	Asociado a la eficiencia en la conducción hidráulica.	27
Diámetro de punteaduras	Dipt	μm			27
Densidad de poros	Dp	nro Poros·mm ²			10
Longitud de vasos	Lv	μm			27
Longitud de traqueidas	Lt	μm			27

Fuente: Autores (2020)

Colección y procesamiento del material

Para cada especie se seleccionaron árboles con un diámetro a la altura del pecho DAP mayor a 40 cm y se colectaron entre 1 y 3 núcleos de madera, dependiendo su abundancia dentro del área muestreada, de acuerdo a lo establecido por Salgado-Negret *et al.* (2015), obteniendo núcleos con unas dimensiones aproximadas de 10 cm de longitud y 5 mm de diámetro utilizando un barrenador pressler. Para cada especie se colectó material vegetal el cual fue identificado en el

Herbario Forestal de Universidad Distrital UDBC.

La densidad anhidra y básica se obtuvo tomando los datos de peso y volumen anhidro y verde de cada núcleo. Se realizaron cortes en sección radial, longitudinal y transversal de los núcleos utilizando la metodología propuesta por Jansen *et al.* (1998), empleando un micrótopo LEICA RM 2255 para cortar cada uno de las secciones en un rango de 10 a 26 μm ; posteriormente se realizó la tinción de los tejidos con safranina (1%), luego se sometieron a un lavado con alcohol en dos concentraciones 50% y 90% y una inmersión en xilol.

Para la obtención del material disociado se empleó el método de Franklin (JANSEN *et al.*, 1998), utilizando una solución de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y ácido acético ($\text{C}_2\text{H}_4\text{O}_2$) en proporción 1:1; luego se sometió el material a 60°C en estufa. Posteriormente, se llevó a cabo la tinción del precipitado con safranina (1%) y se realizó el lavado del material utilizando alcohol al 50%. Para cada especie se realizaron 4 montajes de tejidos en laminillas utilizando el adhesivo eukit®, las cuales fueron depositadas en la colección de maderas José Anatolio Lastra de la Universidad Distrital.

La medición de los rasgos se realizó con biometría a partir de un registro fotográfico por especie de los montajes de tejidos, con la ayuda de un microscopio trilocular. Luego se procedió a la observación e identificación de los rasgos objeto de medición (Tabla 2), a través del programa Image-J (RASBAND, 2016).

Análisis estadístico

El análisis se llevó a cabo mediante los programas estadísticos RWizard (GUISANDE; VAAMONDE; BARREIRO, 2014). Se inició con la aplicación de estadística descriptiva usando ANOVA para los rasgos Db y Da y el test de Kruskal-Wallis para los rasgos Lf, Gf, Ar, Dr, Lr, Dips, Dipt, Dp, Lv y Lt, con el fin de conocer la tendencia de las variables en cada uno de los bosques evaluados; para visualizar el contraste en la distribución de los rasgos por tipo de bosque se utilizaron beanplots del paquete StatR de RWizard. Un análisis de componentes principales (ACP) se llevó a cabo para establecer la interdependencia de las variables e identificar los rasgos que explican el mayor porcentaje de varianza de los datos (CASANOVE *et al.*, 2011). Posteriormente mediante un análisis discriminante se establecieron los rasgos que inciden en la diferenciación de cada tipo de bosque. La relación entre rasgos se midió mediante el coeficiente de correlación de Spearman.

A partir del análisis de cluster aglomerativo, utilizando el método de agrupamiento de Ward y la distancia Euclídea (CASANOVE *et al.*, 2011) se definieron los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs). La caracterización de los TFPs se efectuó mediante una matriz donde se seleccionaron los rasgos que permitieron una mayor diferenciación entre los TFPs resultantes, categorizándolos de acuerdo con la lista de características microscópicas para identificación de madera dura establecidos por IAWA Committee (1989). Un análisis de MANOVA basado en los rasgos de las especies de cada grupo se realizó empleando la prueba múltiple de diferencias de medias entre grupos de Hotelling, con el fin de evidenciar si se presentan diferencias significativas entre los TFPs establecidos. Finalmente, para contrastar si los tipos funcionales responden a factores ambientales o son dependientes de aspectos filogenéticos se elaboró un árbol de filogenia con las especies estudiadas a partir de la metodología propuesta por Qian y Jin (2015) y se discute con respecto a los TFPs encontrados.

Resultados y discusión

En el Bosque Seco el rasgo Lr presentó diferencias significativas con el Bosque Andino y Alto-Andino (Tabla 3). Rasgos como Lv y Lt presentaron una variación entre el Bosque Seco y el Bosque Alto-Andino. El Gf es un rasgo que cambia en los tres bosques, con una significancia

p-valor<0,01 entre el Bosque Seco y el Bosque Andino (p-valor<0,001) entre el Bosque Andino y Alto-Andino. El rasgo Db presentó diferencias significativas entre el Bosque Seco y los Bosques Andino y Alto-Andino; mientras que entre estos últimos no se presentaron diferencias significativas. Para el rasgo Ar no se encontraron diferencias entre el Bosque Andino y los bosques Alto-Andino y Seco, mientras que entre Bosque Seco y Alto-Andino se presentaron diferencias significativas.

Tabla 3 – ANOVA para los rasgos densidad básica (Db), densidad anhidra (Da) y Kruskal-Wallis para los rasgos longitud de radios (Lr), densidad de radios (Dr) ancho de radios (Ar), longitud de fibras (Lf) grosor de fibras (Gf) densidad de poros (Dp), diámetro de poros (Dips), longitud de vasos (Lv), longitud de traqueidas (Lt), diámetro de punteaduras (Dipt), en los tres tipos de bosque [Bosque Seco (BS), Bosque Andino (BA) y Bosque Alto-Andino (BAA)]

Table 3 – ANOVA for traits: basic density (Db), anhydrous density (Da) and Kruskal-Wallis Test for traits: ray lengths (Lr), ray densities (Dr) ray widths (Ar), fiber length (Lf) fiber cell thickness (Gf), Vessel (Dp), Vessel diameter (Dips), vessel length (Lv), tracheid length (Lt), pits diameter (Dipt), in the three forest types [Dry Forest (BS), Andean Forest (BA) and High Andean Forest (BAA)]

Clasificación	Rasgos	BS - BA	BS - BAA	BAA - BA
Soporte	Db	3,209 / 0,00436**	4,301 / 0,0004***	0,871 / 0,64989
	Da	3,347 / 0,00107**	-	-
	Lf	74,59 / -2,2E-16***	1,72 / 0,18	23,69 / 1,12E-06***
	Gf	8,18 / 0,004**	20,41 / 6,22E-06***	24,41 / 7,77E-07***
Almacenamiento	Lr	11,97 / 5,4E-04***	14,51 / 1,39E-04***	5,97 / 0,014*
	Dr	15,48 / 8,32E-05***	16,36 / 5,21E-05***	9,15 / 0,002**
	Ar	1,039 / 0,308	4,15 / 0,041*	2,36 / 0,12
Conducción	Dp	13,82 / 2,0E-04***	8,97 / 0,0027**	4,91 / 0,026*
	Dips	31,77 / 1,73E-08***	3,11 / 0,07	20,25 / 6,77E-06***
	Lv	58,74 / 1,79E-14***	4,88 / 0,02*	10,036 / 0,0015**
	Lt	11,59 / 6,61E-04***	42,07 / 8,79E-11***	9,71 / 0,0018**
	Dipt	16,53 / 4,77E-05***	7,00 / 0,0081**	0,0010 / 0,97

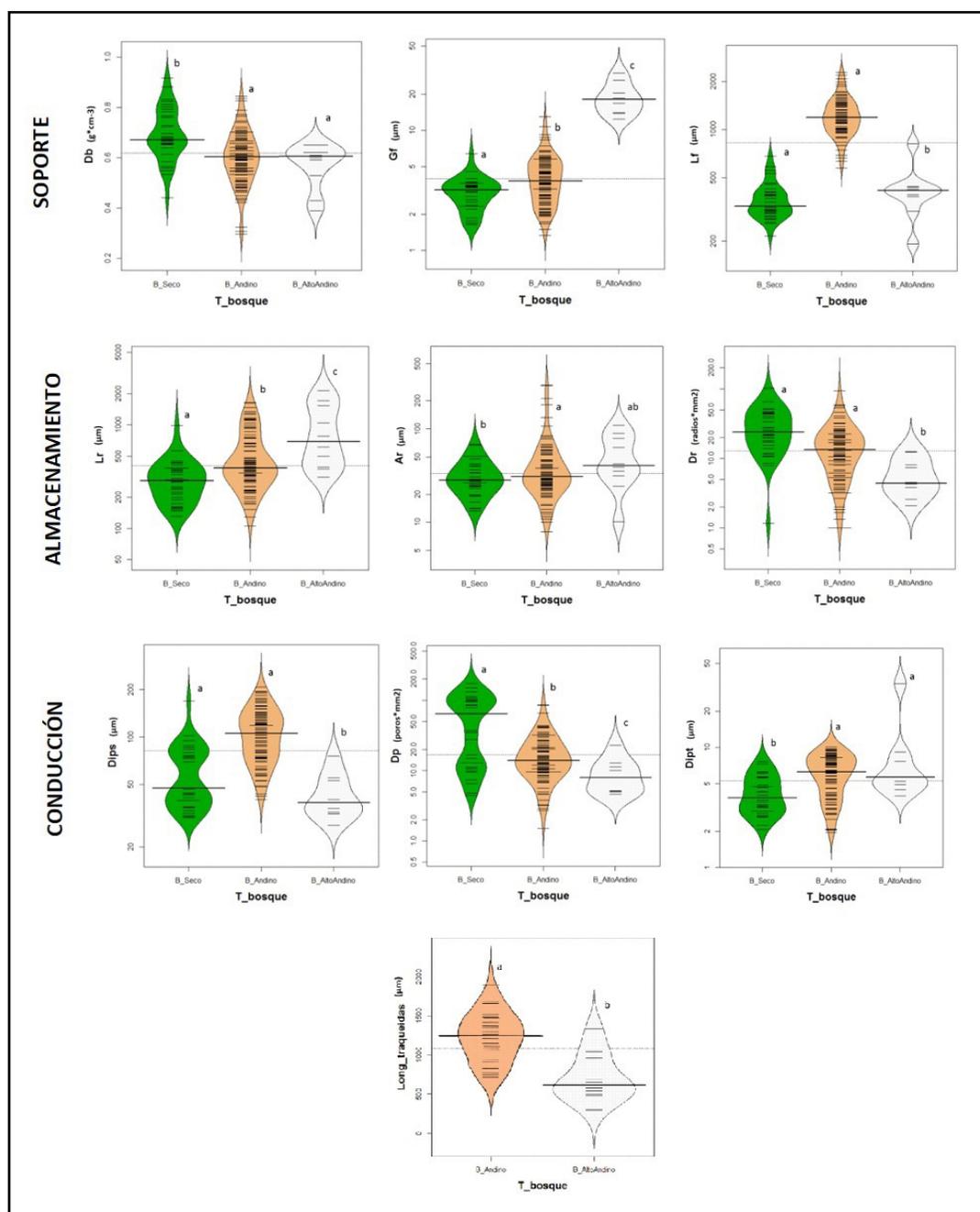
Fuente: Autores (2020)

El valor de la izquierda corresponde en los rasgos Db y Da al valor F (Fisher) y en los demás rasgos (Lr, Dr, Ar, Lf, Gf, Dp, Dips, Lv, Lt y Dipt) a Chi-cuadrado (χ^2); el valor de la derecha corresponde al p-valor con significancia: * p< 0,05; ** p< 0,01; *** p< 0,001.

Los rasgos asociados a la clasificación funcional establecidas (Tabla 2), se presenta a través de beanplots para cada uno de los bosques evaluados (Figura 2). Para la función de soporte los rasgos asociados fueron Db, Gf y Lf; para la función de almacenamiento estos rasgos fueron Ar, Lr y Dr; mientras que para la función de conducción fueron Dips, Dp, Lv, Dipt y Lt.

Figura 2 – Beanplots comparativos entre los bosques según la clasificación funcional de los rasgos. Soporte: densidad básica (Db), longitud de fibras (Lf) y grosor de fibras (Gf); almacenamiento: longitud de radios (Lr), densidad de radios (Dr) y ancho de radios (Ar); conducción: densidad de poros (Dp), longitud de vasos (Lv), longitud de traqueidas (Lt) y diámetro de punteaduras (Dipt). Letras distintas indicant diferencias significativas (p-valor < 0, 05)

Figure 2 – Beanplots comparing forests according to functional classification of traits. Support: basic density (Db), fiber length (Lf) and fiber cell thickness (Gf); storage: ray length (Lr), rays density (Dr) and rays width (Ar); conduction: pore density (Dp), vessel length (Lv), tracheid length (Lt) and pits diameter (Dipt). Different letters indicate significant differences (p-value < 0.05)



Fuente: Autores (2020)

El rasgo ancho de radios (A_r) muestra un comportamiento similar entre los tres tipos de bosque, sin embargo el Bosque Alto-Andino presenta el valor promedio más alto (52,42 μm) confirmando lo expresado por Alves y Angyalossy-Alfonso (2002), en el cual a mayor ancho de radios, mayor capacidad de almacenamiento y menor densidad de estas estructuras, facilitando el transporte horizontal de sustancias respecto al tamaño de los radios; respondiendo a la producción de biomasa fustal, valores promedios en bosques altoandinos son de 117,874 $\text{ton}^*\text{ha}^{-1}$, en bosques andinos de 107,635 $\text{ton}^*\text{ha}^{-1}$ (PÉREZ; DÍAZ, 2010) y en bosque seco de 55 $\text{ton}^*\text{ha}^{-1}$ (ÁLVAREZ *et al.*, 2012).

El rasgo L_v fue menor en Bosque Andino (578,07 μm) en comparación con los otros dos bosques, siendo el Bosque Seco el que mayores longitudes presenta (1057,31 μm) como estrategia de seguridad hídrica asociada a las condiciones del medio, presentando a su vez una menor inversión en la función de soporte al disminuir el G_f (3,073 μm). Estos resultados contrastan con lo observado por Aguilar, Abundiz y Barajas (2001) con respecto a la disminución en la L_v y el aumento en el G_f en ambientes secos.

Con respecto al rasgo D_{ips} los valores más bajos se registraron para el bosque Alto-Andino (43,39 μm), y los mayores diámetros en el Bosque Andino (107,36 μm), se ha reportado que los vasos disminuyen su diámetro y longitud a medida que aumenta la temperatura y disminuye la precipitación Moglia y López (2001). Sidiyasa y Baas (1998) exponen que las especies de bosque andino son más eficientes en conducción, teniendo una D_p baja la cual disminuye simultáneamente la seguridad de las mismas por la relación inversa entre estos rasgos (LINDORF, 1994). Por el contrario, en el Bosque Seco la D_p aumenta significativamente con un promedio de 245 poros. mm^{-2} lo cual es superior a lo reportado por Lindorf (1994) para Bosque muy Seco Tropical con valores entre 24 y 208 poros. mm^{-2} , esto coincide con lo mencionado por Zhang, Baas y Zandee (1992) quienes indican que la D_p aumenta a medida que disminuye la disponibilidad de humedad, lo que va generando presiones al individuo que lo obligan a maximizar la seguridad del sistema hídrico, a partir de la agrupación y el aumento de los vasos como estrategia alternativa en la conducción de agua, más aun en especies en donde las traqueidas son elementos ausentes como en las de Bosque Seco para este caso; ya que estas estructuras tienden a desaparecer por cuenta de los procesos evolutivos en la transición de traqueidas a vasos, haciendo de éstas estructuras más especializadas en la conducción.

De acuerdo a lo propuesto por León (2005) el tipo y D_{ipt} responde al grupo taxonómico de referencia más que a las condiciones de sitio, esto evidenciado para las especies de la familia Clusiaceae las cuales presentaron punteaduras escaleriformes asociadas a un bajo grado de especialización y con ello una menor eficiencia hídrica, entendida ésta como la máxima capacidad de conducción que tienen los individuos en los procesos de conductividad hidráulica (BULFE, 2015); mientras que la mayoría de las especies de los bosques andinos presentan punteaduras intervasculares de gran tamaño, lo que se asocia a una mayor eficiencia en el intercambio de líquidos vaso a vaso, apoyado en un aumento del diámetro de los poros para estas especies.

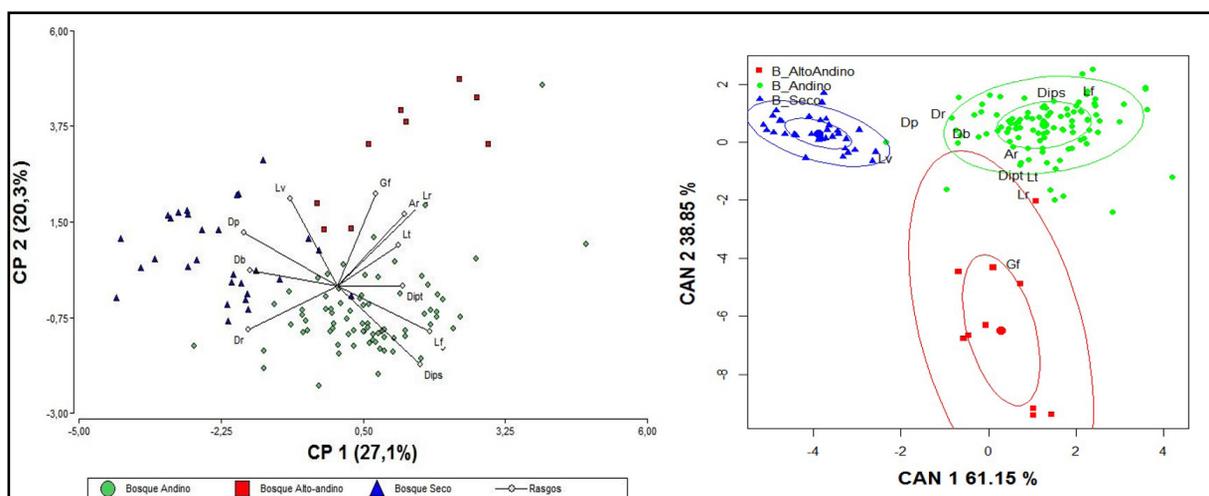
Por su parte, la L_f presentó los valores promedio más bajos en Bosque Seco (366,65 μm) respecto a los Bosques Andinos, lo cual coincide con lo planteado por Fahn, Werker y Baas (1986) y León (2005), frente a la existencia de una relación positiva entre la humedad y la longitud de los elementos de soporte, los cuales se hacen mayores al aumentar el gradiente de humedad en el medio, en concordancia con la eficiencia hídrica y la capacidad de soporte que la elongación de estas estructuras proveen (NIKLAS, 1993).

El análisis de componentes principales (ACP) (Figura 3A) mostró en sus dos componentes una explicación de la varianza total en un 47,4%, el componente CP 1 explica el 27,1 % de la varianza; siendo los rasgos L_f y D_{ips} los que más aportan a la varianza de este componente en sentido positivo y en sentido negativo los rasgos D_p y D_r . La CP2 por su parte explica el 20,3% con una alta incidencia de los rasgos G_f y L_v en el sentido positivo y en el negativo se encuentra D_{ips} y L_f . Se observa que las especies presentan un agrupamiento por tipo de bosque (Figura 3B). Rasgos como L_v y D_{ips} presentan una relación inversa, así como D_r con G_f , y D_b con D_{ipt} . El

análisis discriminante (Figura 3B) mostró que los rasgos Gf y Lr se asocian estrechamente con el Bosque Alto-Andino, al igual que Lv y Dp con el Bosque Seco, mientras que rasgos como Lf, Dips y Ar se relacionan al Bosque Andino, explicando en su primer eje discriminante el 61,15% de la variabilidad.

Figura 3 – Izquierda (A) Análisis de componentes principales (ACP). Componente 1 (CP1) explica el 27,1% de la varianza y componente 2 (CP2) explica el 20,3%. Derecha (B) Análisis discriminante aplicado a las especies estudiadas discriminando por tipos de bosque en función a los rasgos evaluados. CAN 1 (eje canónico de la función discriminante 1) explica el 61,15% de la varianza, CAN 2 (eje canónico de la función discriminante 2) explica el 38,85%. Rasgos: longitud de fibras (Lf), grosor de fibras (Gf), longitud de radios (Lr), densidad de radios (Dr), ancho de radios (Ar); densidad de poros (Dp), diámetro de poros (Dips), longitud de vasos (Lv), densidad básica (Db), diámetro de punteaduras (Dipt) y longitud de traqueidas (Lt)

Figure 3 – Left (A) Principal Component Analysis (PCA). Component 1 (CP1) explain 27.1% of the variance and component 2 (CP2) explain 20.3%. Right (B) Discriminant analysis applied to the studied species discriminating by forest type according to the evaluated traits. CAN 1 (canonical axis of discriminant function 1) explains 61.15% of the variance, CAN 2 (canonical axis of discriminant function 2) explains 38.85%. Features: fiber length (Lf), fiber cell thickness (Gf), ray length (Lr), rays density (Dr), rays width (Ar); vessels density (Dp), vessel diameter (Dips), vessel length (Lv), basic density (Db), vessel diameter (Dipt) and tracheid length (Lt)



Fuente: Autores (2020)

Un esquema síntesis del comportamiento general de las estructuras anatómicas de la madera, realizado a partir de la medición de cada uno de los rasgos evaluados, teniendo en cuenta la función que éstos desempeñan y las características abióticas del bosque donde se encuentran (Figura 4).

Figura 4 – Síntesis de estructuras anatómicas asociadas a la madera de acuerdo a la función que desempeñan en los tres tipos de bosques estudiados. NA (no aplica)

Figure 4 – Synthesis of anatomical structures associated with wood according to their function in the three types of forests studied. NA (not applicable)

Altitud (m.s.n.m)	Precipitación (mm/año)	Temperatura (°C)		Multifuncional (Traqueidas)	Conducción (Vasos)	Soporte (Fibras)	Almacenamiento (Radios)
↓	↓	↑	Bosque Seco	NA			
↓	↓	↑	Bosque Andino				
↓	↓	↑	Bosque Alto-andino				

Fuente: Autores (2020)

Tipos funcionales de plantas (TFPs)

Se caracterizaron 6 TFPs (Figura 5, Figura 6 y Figura 7) denominados de acuerdo con las características anatómicas evaluadas para las funciones de conducción (Dips y Dp) y soporte (Lf y Gf), teniendo en cuenta que éstos rasgos permitieron una diferenciación entre los TFPs resultantes. La conducción y el soporte se evaluaron en tres rangos establecidos para cada rasgo (adaptados de IAWA Committee, 1989): Dp (<20, 21—40 y >41 poros.mm⁻²), Dips (<50, 51—100 y >100 µm), Lf (<900, 901—1600 y >1600 µm) y Gf (<5, 5,1—10 y >10 µm).

La conducción se definió a partir de las características de tamaño y forma de los poros como base para establecer si la estrategia de transporte de sustancias de las especies es segura, eficiente o compartida, debido a que rasgos como Dp y Dips definen la seguridad y eficiencia de las especies (LINDORF, 1994).

El soporte se definió teniendo en cuenta la forma de las fibras como la principal estructura de resistencia, clasificándola de acuerdo a la longitud y grosor de éstas como: poco resistentes, medianamente resistentes y resistentes, teniendo en cuenta que a mayor elongación de las fibras mayor es la capacidad de soporte (NIKLAS, 1993). Cada uno de los Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) se describe a continuación.

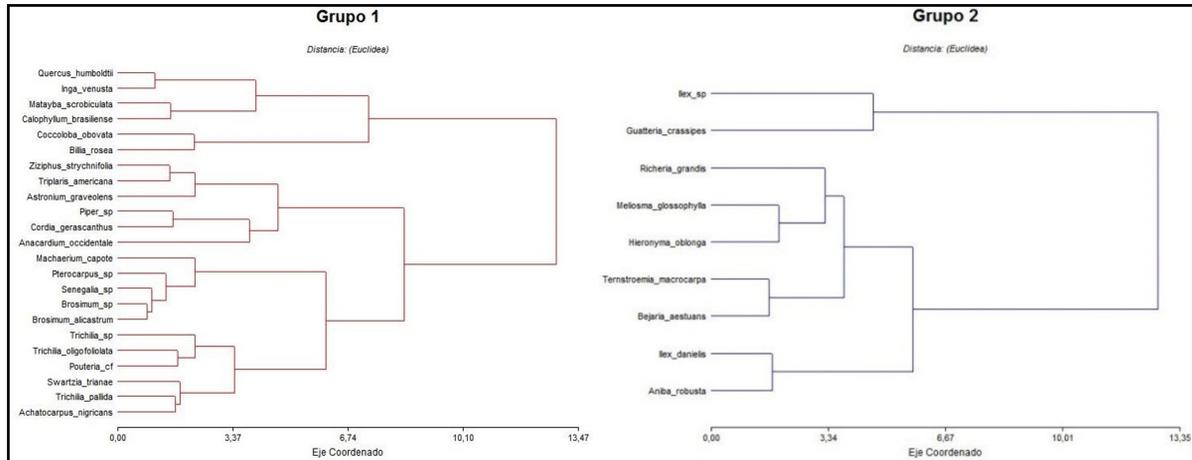
TFPs 1. Seguras y eficientes, poco resistentes: se encuentra conformado por 5 especies de Bosque Andino y 18 de Bosque Seco. Este tipo funcional agrupa especies de Bosque Andino y Seco que presentan valores bajos de Lr y Ar entre 100 - 500 µm y 10 - 50 µm respectivamente, así como una mayor densidad de vasos con longitudes mayores a 351 µm y 800 µm para las especies de Bosque Andino y Seco respectivamente, con un Gf menor a 5 µm.

TFPs 2. Seguras y eficientes, resistentes: este tipo funcional agrupa 9 especies pertenecientes al Bosque Andino. Se diferencia de los TFPs 5 y 6 que también agrupan especies de Bosque Andino por presentar radios más largos y anchos (mayores a 500 µm y 50 µm respectivamente). Así mismo a pesar de que la mayoría de las especies que lo conforman presentan una Lf entre a 900 - 1600 µm, el 33% posee fibras que sobrepasan las 1600 µm, lo que sugiere que las especies presentes en este grupo gozan de una mayor capacidad de soporte gracias a la extensión de sus fibras. Las especies que conforman este tipo funcional se caracterizan por

ser en su mayoría árboles, a excepción de *Bejaria aestuans* y *Ternstroemia macrocarpa* que poseen hábito arbustivo. Estas especies no son ni abundantes ni dominantes en el bosque estudiado.

Figura 5 – Tipo Funcional de Plantas 1 (TFPs 1) y Tipo Funcional de Plantas 2 (TFPs 2) resultado del análisis clúster

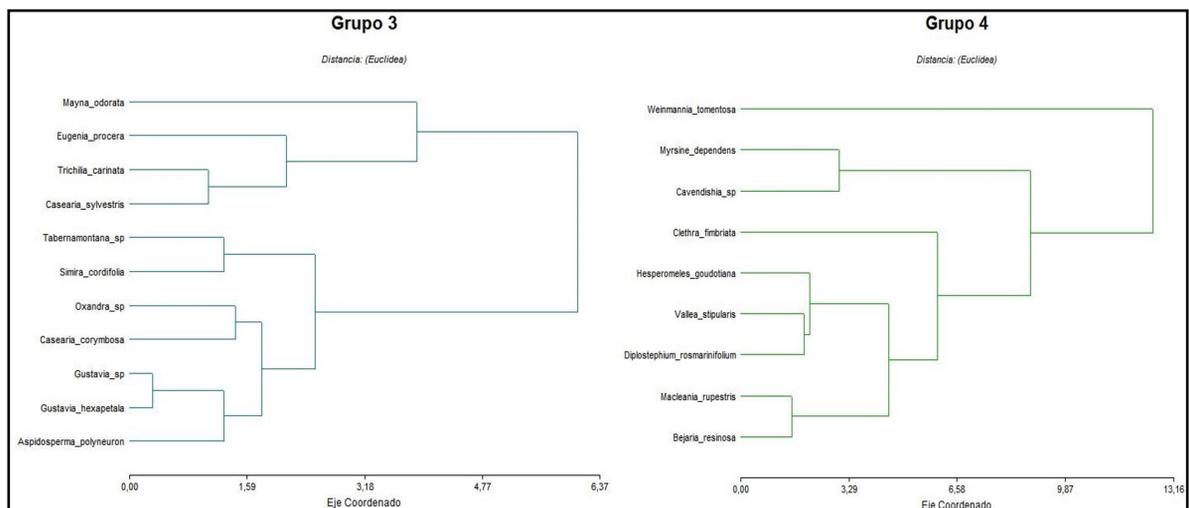
Figure 5 – Cluster analysis result of Functional Type of Plants 1 (TFPs 1) and Functional Type of Plants 2 (TFPs 2)



Fuente: Los autores (2020)

Figura 6 – Tipo Funcional de Plantas 3 (TFPs 3) y Tipo Funcional de Plantas 4 (TFPs 4) resultado del análisis clúster

Figure 6 – Cluster analysis result of Functional Type of Plants 3 (TFPs 3) and Functional Type of Plants 4 (TFPs 4)



Fuente: Autores (2020)

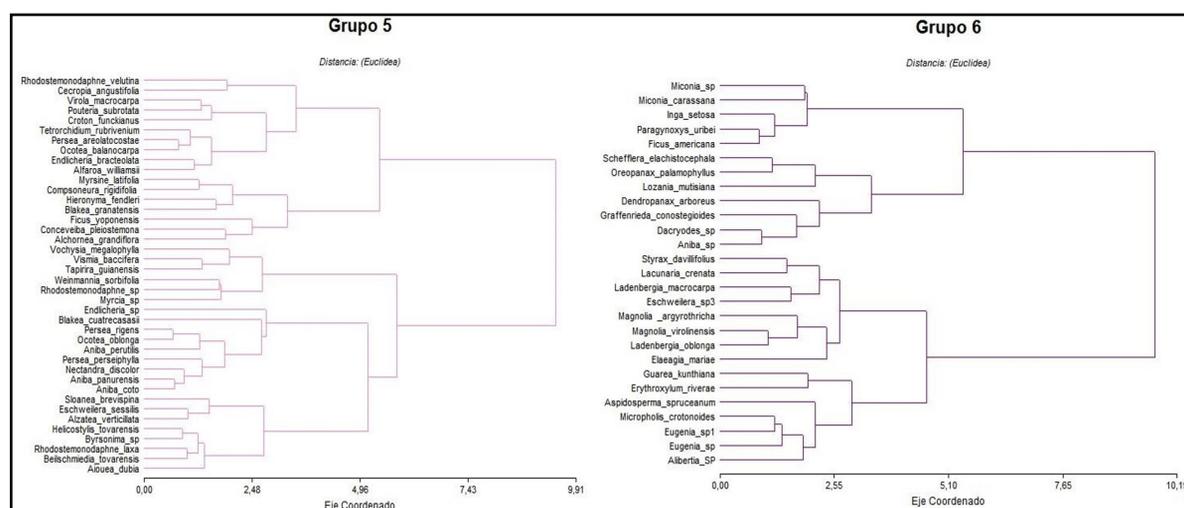
TFPs 3. Seguras, poco resistentes: este grupo posee las restantes 11 especies de Bosque Seco, las cuales presentan una Dp mayor respecto al total de los individuos muestreados con

valores mayores a 101 poros.mm⁻², lo cual indica de acuerdo con Zhang, Baas y Zandee (1992) que la estrategia de conducción de estos individuos es aumentar el número de poros al disminuir la disponibilidad de humedad en el medio. Sin embargo, el tamaño y con ello la Dp observada para estos individuos, puede deberse a una mayor exposición a condiciones de escasez de agua. La Lf es menor a 900 µm en todas las especies, el cual es el menor rango de clasificación establecido.

TFPs 4. Seguras y eficientes de Bosque Alto-Andino, medianamente resistentes: este tipo funcional agrupa las especies de Bosque Alto-Andino, las cuales en su totalidad presentan traqueidas como estructuras de apoyo en las funciones de soporte y conducción, ya que estas especies presentan una baja Lf (<900 µm) con un grosor superior a 10 µm como estrategia compensatoria entre estos rasgos. Por su parte la baja Dp dada por las amplias longitudes de los vasos, consolida una mayor eficiencia hídrica asociada a la constante disponibilidad de agua del medio, reforzada con el aporte conductor de las traqueidas, lo que de igual forma aporta seguridad en los procesos de conducción hídrica.

Figura 7 – Tipo Funcional de Plantas 5 (TFPs 5) y Tipo Funcional de Plantas 6 (TFPs 6) resultado del análisis clúster

Figure 7 – Cluster analysis result of Functional Type of Plants 5 (TFPs 5) and Functional Type of Plants 6 (TFPs 6)



Fuente: Autores (2020)

TFPs 5. Eficientes, medianamente resistentes: este grupo posee 40 especies pertenecientes al Bosque Andino. Estas especies poseen Ar y Lr (<50 µm y <500 µm respectivamente) menores a las presentadas por las especies del TFPs 2. Sin embargo, el Dips es mayor al presentado por las especies de este mismo bosque agrupadas en los TFPs 2 y 6, ya que, se concentra entre 100 y 200 µm; lo anterior sugiere que estas especies optan por una mayor eficiencia en la conducción vertical del agua, lo que explica que la Dp sea menor a 20 poros.mm⁻². Este TFPs posee especies de hábito arbóreo en su totalidad; además se caracteriza por poseer las especies más abundantes y dominantes de este bosque; a excepción del *Quercus humboldtii* el cual pertenece al TFPs 1.

TFPs 6. Seguras y eficientes de Bosque Andino, medianamente resistentes: este tipo funcional agrupa las restantes 27 especies del Bosque Andino. Estas se caracterizan por presentar un Dips menor a 100 µm, lo que puede indicar que estas especies priorizan la seguridad en el transporte de agua por encima de la eficiencia; ya que al presentar radios pequeños (Ar <50 µm y

Lr <500 μm) estas especies no están guiando su estrategia de funcionamiento hacia la conducción; sino que por el contrario al poseer valores de Lf entre 900 - 1600 μm su estrategia podría estar ligada al soporte. Las especies que conforman este tipo funcional son en su mayoría árboles, a excepción de *Oreopanax palamophylus* y *Miconia carassana* que poseen hábito arbustivo. Estas especies no son ni abundantes ni dominantes en el bosque estudiado, a excepción de *Elaeagia mariae* (abundante) y *Dacryodes* sp. (dominante).

En síntesis, los TFPs 2, 5 y 6 agruparon las especies de Bosque Andino. Los TFPs 5 y 6 se caracterizaron por presentar un diámetro de poros mayor que el TFPs 2, sin embargo, este último presentó una longitud y ancho de radios mayor que los otros dos tipos funcionales. Por su parte, el TFPs 5 presentó mayores diámetros de poros respecto a los TFPs 2 y 6. El TFPs 4 agrupó la totalidad de las especies de Bosque Alto-Andino debido a la presencia de traqueidas y el mayor grosor de fibras con respecto a la todos los TFPs establecidos. El TFPs 3 está compuesto por las especies de Bosque Seco que presentan menor diámetro de poros, por lo tanto, su densidad es mayor, mientras que el TFPs 1 lo componen especies de Bosque Seco y 5 especies de Bosque Andino con diámetros de poros superiores y con baja densidad de estos. Los TFPs obtenidos se denominaron como: TFPs 1 seguras y eficientes, poco resistentes; TFPs 2 seguras y eficientes, resistentes; TFPs 3 seguras, poco resistentes; TFPs 4 seguras y eficientes de Bosque Alto-Andino, medianamente resistentes; TFPs 5 eficientes, medianamente resistentes y TFPs 6 seguras y eficientes de Bosque Andino, medianamente resistentes.

Al comparar la filogenia en términos generales se observó que los rasgos de la madera parecen no mostrar efectos filogenéticos fuertes con respecto a los TFPs establecidos. Si bien se ha podido demostrar que la filogenia puede interactuar con la conformación de patrones espaciales de los rasgos de la madera, el estudio de Zhang et al. (2017) ha demostrado cómo algunas características de la madera en especies de gimnospermas y angiospermas en china, influyen más fuertemente sobre los rasgos de la madera de gimnospermas que de angiospermas, por lo que la filogenia juega un papel menos importante que los hábitats en la formación de los rasgos de madera de las angiospermas. Sin embargo, se requiere profundizar en este campo para permitir probar esta hipótesis.

Conclusiones

Las relaciones entre los rasgos de soporte indican que existe un *trade off* entre la longitud y el grosor de las fibras para mantener la capacidad de soporte del individuo, haciendo que éste último rasgo se relacione con la densidad de la madera, debido a que ésta depende de los rasgos asociados a las fibras; sin embargo, este rasgo responde a otros factores como las estructuras vasculares. Las relaciones de conducción muestran que a mayor diámetro de poros menor es la densidad de los mismos y mayor es el diámetro de las punteaduras, garantizando el intercambio intervascular de sustancias. Los rasgos de almacenamiento sugieren que entre mayor sea el ancho de los radios mayor será su longitud, conllevando a que su densidad disminuya.

La longitud de traqueidas se relaciona directamente con la longitud de fibras y el diámetro de poros, ya que estas estructuras apoyan las funciones de conducción y soporte, esta estructura se encuentra limitada al Bosque Andino y Alto-Andino con un 28% y 100% de presencia en las especies evaluadas respectivamente; en el Bosque Seco esta estructura para las especies evaluadas no se encontró; en este bosque la función de conducción es realizada por estructuras más especializadas como los vasos, lo que reduce presencia de traqueidas como estructuras de apoyo en la conducción. Las especies de bosque seco presentan una alta densidad de poros y las mayores longitudes de vasos.

Las especies del Bosque Alto-Andino poseen radios largos y anchos logrando mayor capacidad de almacenamiento y conducción horizontal de sustancias, lo que se asocia con la mayor capacidad de producción de biomasa fustal que tiene este bosque, permitiendo inferir

que, a mayor tamaño de las estructuras anatómicas de los radios en la madera, mayor será la producción de biomasa. Las especies de este bosque cuentan con altos valores de grosor de fibras, confiriéndoles alta resistencia y soporte, además presentan los menores diámetros de poros.

El Bosque Andino posee mayor capacidad de soporte y resistencia debido a mayores valores de longitud de fibras y traqueidas. El diámetro de poros y punteaduras fue mayor respecto a los otros dos bosques, haciendo que estas especies tengan mayor eficiencia en el transporte de sustancias.

El Bosque Seco presenta valores de longitud y grosor de fibras considerablemente más bajos que el Bosque Andino disminuyendo la capacidad de soporte mecánico de estas especies; sin embargo, la densidad de la madera es mayor en comparación con los otros bosques, lo que sugiere que este rasgo depende de otros factores como el tamaño de los vasos, su agrupamiento y disposición. Se presentan dos tendencias de diámetro de poros: poros menores a 50 μm y mayores a 100 μm .

Los TFPs permitieron establecer que las especies del Bosque Andino agrupadas en su mayoría en los TFPs 2, 5 y 6 optan por la seguridad y eficiencia hídrica. Las especies del TFPs 2 optan por ser eficientes en el transporte horizontal de sustancias y el almacenamiento. Las especies del TFPs 5 son más eficientes en la conducción vertical. Los TFPs 1 y 3 conformados por especies de Bosque Seco, emplean estrategias direccionadas a la seguridad hídrica, garantizando la sobrevivencia de sus individuos, ante la marcada estacionalidad de las lluvias propia de este ecosistema. La reducción en el tamaño de sus fibras disminuye su resistencia, priorizando la conducción vertical como estrategia de funcionamiento. El TFPs 4 de especies de Bosque Alto-Andino optan por la seguridad y eficiencia hídrica.

Los TFPs permitieron establecer las especies que cumplen funciones similares dentro de los distintos bosques, con respecto a los rasgos de madera evaluados.

Agradecimientos

Esta investigación es desarrollada bajo el marco de trabajo de tesis de doctorado de la Universidad Nacional de Colombia titulada: *Diversidad funcional y sus relaciones con servicios ecosistémicos en bosques de Robles en el Oriente de la Cordillera de Colombia*. Agradecemos a la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, en especial a la docente Nancy Pulido, a los ingenieros forestales Jhon Nieto y Maribel Vásquez. Al personal técnico de apoyo del Laboratorio de Maderas y la Xiloteca José Anatolio Lastra. A la Fundación Natura, a José Martínez y a Omaira Prieto. A José Ignacio dueño de la hacienda El Cardonal. Al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y a la Profesora Dolors Armenteras en la Universidad Nacional de Colombia.

Referencias

AGUILAR, S.; ABUNDIZ, L.; BARAJAS, J. Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. **Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica**, México, v. 72, n. 2, p. 171-185, jul. 2001.

ÁLVAREZ, E. *et al.* ¿Por qué implementar estudios de largo plazo en el Bosque Seco del Caribe colombiano? **Revista Intertropica**, Colombia, v. 7, p. 97-113, dic. 2012.

ALVES, E.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. **IAWA Journal**, Netherlands, v.23, n. 4, p. 391-418, 2002.

ÁVILA, F.; ÁNGEL, S.; LÓPEZ, R. Diversidad y estructura de un robledal en la Reserva Biológica Cachalú, Encino (Santander - Colombia). **Colombia Forestal**, Colombia, v. 13, n. 1, p. 87-116, jun. 2010.

- BAAS, P. *et al.* Preface of Functional Traits in Wood Anatomy. **IAWA Journal**, Netherlands, v. 37, n. 2, p. 124-126, 2016.
- BEECKMAN, H. Wood anatomy and trait-based ecology. **IAWA Journal**, Netherlands, v. 37, n. 2, p. 127-151, 2016.
- BULFE, N. **Transporte de agua en coníferas: su influencia sobre la relación crecimiento-densidad de madera-resistencia al déficit hídrico en *Pinus taeda* L.** Tesis (Doctorado) - Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, La Plata, 2015.
- CASANOVE, F. *et al.* Identificación y caracterización de tipos funcionales. *En*: CASANOVE, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J. (ed.). **Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos**. Turrialba: CATIE, 2011. p. 9-31.
- CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecological Letters**, United Kingdom, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- DÍAZ, S. *et al.* Introducción. *En*: CASANOVE, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J. (ed.). **Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos**. Turrialba: CATIE, 2011. p. 1-4.
- ETTER, A. *et al.* Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Netherlands, v. 114, n. 2/4, p. 369-386, jan. 2006.
- FAHN, A.; WERKER, E.; BAAS, P. **Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions**. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities, 1986. 221 p.
- GUISANDE, C.; VAAMONDE, A; BARREIRO, A. **RWizard Software**. [S. l.]: Paquete StatR, 2014.
- IAWA COMMITTEE. International Association of Wood Anatomists. List of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Journal**, Netherlands, v. 10, n. 3, p. 219-332, 1989.
- JANSEN, D. *et al.* Preparation of wood specimens for transmitted light microscopy and scanning electron microscopy. **Belgian Journal of Botany**, Belgium, v. 131, n. 1, p. 41-49, apr. 1998.
- LEÓN, W. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. **Acta Botánica Venezolana**, Caracas, v. 28 n. 2, p. 257-273, 2005.
- LINDORF, H. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. **IAWA Journal**, Netherlands, v. 15, n. 4. p. 361-376, 1994.
- MOGLIA, J.; LÓPEZ, C. Estrategia adaptativa del leño de *Aspidosperma quebracho-blanco*. **Madera y Bosques**, México, v. 7, n. 2, p. 13-25. sep. 2001.
- NIKLAS, K. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. **Annals of Botany**, United Kingdom, v. 72 p. 173-179, mar. 1993.
- PÉREZ, M.; DÍAZ, J. **Estimación del carbono contenido en la biomasa forestal aérea de dos bosques andinos en los departamentos de Santander y Cundinamarca**. Tesis (Pregrado en Ingeniería Forestal) - Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, 2010.
- PIZANO, C.; GARCÍA, H. (ed.). **El Bosque Seco Tropical en Colombia**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2014. 353 p.
- QIAN, H.; JIN, Y. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. **Journal of Plant Ecology**, United Kingdom, v. 9, n. 2, p. 233-239, jun. 2015.
- RASBAND, W. **Image J**. Bethesda: U. S. National Institutes of Health, 2016.
- SALGADO-NEGRET, B. *et al.* Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas. *En*:

SALGADO-NEGRET, B. (ed.). **La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad**: protocolos y aplicaciones. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2015. p. 36-79.

SIDIYASA, K.; BAAS, P. Ecological and systematic wood anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). **IAWA Journal**, Netherlands, v. 19 p. 207-229, 1998.

SPERRY, J.; MEINZER, F.; MCCULLOH, K. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell and Environment**, United Kingdom, v. 31, n. 5, p. 632-645, may 2008.

VÁSQUEZ, M. **Dinámica y Biomasa fustal de un bosque alto andino**: una aproximación a su función ecológica. Tesis (pregrado en Ingeniería Forestal) - Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, 2013.

VIOLLE, C. *et al.* Let concept of trait be functional. **Oikos**, United Kingdom, v. 116. n. 5, p. 882-892, jan. 2007.

ZHANG, S.; BAAS, P.; ZANDEE, M. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. **IAWA Journal**, Netherlands, v. 13, p. 307-349, jan. 1992.

ZHANG, M. *et al.* Comparison of wood physical and mechanical traits between major gymnosperm and angiosperm tree species in China. **Wood Science and Technology**, Germany, v. 51. n. 6, p. 1405-1419, sep. 2017.