

RASGOS FUNCIONALES Y COMPOSICIÓN QUÍMICA FOLIAR EN
ESPECIES ARBÓREAS EN UN ÁREA DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA
DEL BOSQUE ANDINO EN LA PROVINCIA DE SOTO, SANTANDER

JUAN SEBASTIÁN GALVIS GÓMEZ

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2020

RASGOS FUNCIONALES Y COMPOSICIÓN QUÍMICA FOLIAR DE
ESPECIES ARBÓREAS EN UN ÁREA DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA
DEL BOSQUE ANDINO EN LA PROVINCIA DE SOTO, SANTANDER

JUAN SEBASTIÁN GALVIS GÓMEZ

Trabajo de grado presentado para optar al título de
Biólogo

Director

Nelson Rodríguez López

Doctor en Fisiología Vegetal

Escuela de Biología

Universidad Industrial de Santander

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2020

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	8
1. OBJETIVOS	12
1.1. OBJETIVO GENERAL DEL PASANTE.....	12
1.2.OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	12
2. COMPETENCIAS DE LA PASANTÍA DE INVESTIGACIÓN.....	13
3. MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1. Área de estudio.....	14
3.2. Muestreo foliar y de suelos	15
3.3. Rasgos alométricos	16
3.4. Rasgos funcionales foliares	17
3.5. Composición química foliar	17
3.6. Análisis Estadístico	19
4. RESULTADOS	21
5. DISCUSIÓN	28
6. CONCLUSIONES.....	32
7. RECOMENDACIONES	33
8. BIBLIOGRAFÍA	34

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Localidad de muestreo y área de estudio, zona de restauración La Higuera, municipio California, departamento de Santander, Colombia..... 15
- Figura 2. Ordenación n-MDS en plantas de las especies *M. leucoxyloides* (arrayán), *F. uhdei* (urapán) y *Q. humboldtii* (roble andino) aclimatadas a pleno sol y en sombra en un espacio generado aleatoriamente con valores de estrés ~ 0.2 ...26
- Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de los rasgos alométricos, rasgos funcionales y composición química foliar en plantas de las especies *M. leucoxyloides* (arrayán), *F. uhdei* (urapán) y *Q. humboldtii* (roble andino) aclimatadas a pleno sol y en sombreado natural.27

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1. Análisis de los suelos, respectivas condiciones de crecimiento (pleno sol o sombra) para cada una de las especies arbóreas *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii*. (n=3; prueba de t p = 0,5).22
- Tabla 2. Rasgos alométricos en plantas de las especies arbóreas *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y la sombra. (n=6).23
- Tabla 3. Rasgos funcionales analizados para las plantas de las especies *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y la sombra. (n = 6)24
- Tabla 4. Composición química foliar para las plantas de las especies *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y en la sombra. (n = 6).....24
- Tabla 5. Análisis PERMANOVA en para las plantas de las especies *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y en sombra. (n = 6).....25

RESUMEN

TÍTULO: RASGOS FUNCIONALES Y COMPOSICIÓN QUÍMICA FOLIAR DE ESPECIES ARBÓREAS EN UN ÁREA DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DEL BOSQUE ANDINO EN LA PROVINCIA DE SOTO, SANTANDER*

Autores: Juan Sebastián Galvis Gómez**

Palabras claves: Cambio en el uso del suelo, rasgos alométricos, rasgos funcionales y químicos foliares, disponibilidad de luz, manejo y conservación de ecosistemas.

Los bosques de los Andes Tropicales del norte de Suramérica, debido a las actividades antrópicas, están sometidos a un proceso de degradación, asociado al cambio en el uso del suelo y la ampliación de la frontera agropecuaria. En los procesos de restauración ecológica, actualmente, se utilizan especies arbóreas nativas e introducidas; sin embargo, poco se conoce sobre su capacidad de aclimatación y respuesta a la disponibilidad de recursos. En este trabajo se evaluaron los rasgos alométricos, los rasgos funcionales y la composición química foliar en plantas de *Myrcianthes leucoxyloides* (arrayán), *Fraxinus uhdei* (urapán), *Quercus humboldtii* (roble andino) con aproximadamente 5 años desde su siembra, expuestas de forma aleatoria a plena exposición solar y al sombrío natural, en un área de restauración ecológica de la subcuenca del río Suratá en la provincia de Soto en el departamento de Santander. Los rasgos alométricos, los rasgos funcionales y la composición química foliar se sometieron a las pruebas de t, PERMANOVA, análisis de componentes principales y n-MDS. El análisis integral de los rasgos alométricos, funcionales y químicos foliares en los individuos de las especies arrayán, roble andino y urapán, presentaron diferencias intra e interespecíficas, tanto en la magnitud de respuesta, en función del tipo de rasgo y de su exposición a la disponibilidad de luz. Sin embargo, además de la oferta lumínica dependen de la disponibilidad de los recursos del suelo debido a que estas áreas son montañosas e inclinadas, con baja disponibilidad de recursos del suelo. De esta manera la selección de las especies depende hábitat específico y de la contribución de la plasticidad e integración fenotípica de las especies, basado en las estrategias conservativas o adquisitivas y el espectro de la economía foliar de las especies.

*Trabajo de Grado

**Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Dr. Nelson F. Rodríguez López

ABSTRACT

TITLE: FUNCTIONAL TRAITS AND FOLIAR CHEMICAL COMPOSITION OF TREE SPECIES IN AN ECOLOGICAL RESTORATION AREA OF THE ANDEAN FOREST IN THE PROVINCE OF SOTO, SANTANDER*

Authors: Juan Sebastián Galvis Gómez **

Keywords: Change in land use, Allometric traits, Leaf morphological and chemical traits, Light availability, Ecosystem conservation and management.

The forests of the Tropical Andes in northern South America, due to anthropic activities, are subject to a process of degradation, associated with changes in land use and the expansion of the agricultural frontier. In ecological restoration processes, native and introduced tree species are currently used; however, little is known about their ability to establish and respond to the availability of resources. In this work, allometric traits, functional traits and foliar chemical composition were evaluated in plants of *Myrcianthes leucoxyloides* (myrtle), *Fraxinus uhdei* (urapan), *Quercus humboldtii* (Andean oak) with approximately 5 years from their sowing, exposed randomly in full sun exposure and natural shadows, in an ecological restoration area of the Surata river sub-basin in the Soto province in the Santander department. Allometric traits, functional traits, and foliar chemical composition were subjected to t, PERMANOVA, principal component analysis, and n-MDS tests. The integral analysis of the allometric, functional and chemical foliar traits in individuals of the arrayan, Andean oak and urapan species, under field conditions, showed intra and interspecific differences, both in the magnitude of response, depending on the type of trait and of exposure to the availability of light. However, in addition to the light supply, they depend on the availability of soil resources because these areas are mountainous and sloping, with low availability of soil resources. In this way, the selection of the species depends on the specific habitat and on the contribution of the plasticity and phenotypic integration of the species, based on the conservative or acquisitive strategies and the spectrum of the species' foliar economy.

*Trabajo de Grado

**Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Dr. Nelson F. Rodríguez López

INTRODUCCIÓN

Los bosques andinos de Suramérica, ubicados en Colombia, Ecuador y Venezuela, exhiben un complejo mosaico de ecosistemas debido a las diferencias en el clima, su geomorfología y los suelos (Rodríguez *et al.*, 2006). Sin embargo, esos ecosistemas se encuentran amenazados por la intensa actividad antrópica, la cual es el resultado de la expansión de la frontera agropecuaria, la exploración minera y el cambio climático (Mittermeier *et al.*, 1999; Armenteras y Rodríguez, 2007; Bax y Francesconi, 2019).

La restauración ecológica, es una alternativa que puede contribuir en la recuperación de la composición, la estructura y la dinámica del paisaje en los ecosistemas terrestres (Palmer *et al.* 2006; Falk, Palmer y Zedler, 2006; Walpole *et al.*, 2020). Los procesos de restauración de los ecosistemas terrestres son complejos ya que las especies vegetales son afectadas por la alteración del microclima, la estructura y la disponibilidad de agua y/o de nutrientes del suelo (Perring *et al.*, 2015). De ese modo, influyen en cómo las diferentes especies vegetales invierten sus recursos para la construcción y la composición química de los tejidos y de su biomasa (Poorter, Pepin, DeJong y Korner, 2006) y también, sobre los mecanismos de aclimatación para tolerar los diferentes agentes bióticos o abióticos que provocan estrés fisiológico en las plantas (Pang, Yan y Hau, 2020). Por esa razón, se ha sugerido, que la tolerancia a determinados estreses abióticos es determinante para que algunas especies vegetales sean más “exitosas” que otras (Lambers, Chapin y Pons, 2008) y los mecanismos subyacentes a las diferencias entre ellas deben ser comprendidos, con el fin de evaluar los impactos sobre las plantas y en el proceso de restauración (Falk, Palmer y Zedler, 2006).

En un proceso de sucesión secundaria, la regeneración de los hábitats alterados está influenciada por la tolerancia de las especies colonizadoras a las variables edafoclimáticas adversas. Las plantas que alcanzan a colonizar los fragmentos del bosque secundario deben lidiar con diferencias en la intensidad y la calidad de la luz disponible (Bastias *et al.*, 2018), la disponibilidad de agua y de nutrientes

del suelo, la competencia con pastos agresivos y las oportunidades limitadas para aumentar su biomasa (Chazdon *et al.*, 2020).

En los procesos de restauración ecológica se utilizan tanto especies nativas como introducidas. Sin embargo, durante su aclimatación pueden experimentar alteraciones morfoestructurales y fisiológicas provocadas por las alteraciones en el microclima, la disponibilidad de agua y de los nutrientes en el suelo. En ese contexto, los rasgos funcionales y las características particulares de las especies, que, a su vez, permiten el equilibrio entre la adquisición y el uso de los recursos, son un indicador del funcionamiento de los ecosistemas (Leps *et al.*, 2006).

Varios autores sugieren que los rasgos funcionales foliares muestran como la asignación de recursos están relacionados con las estrategias de crecimiento y de defensa de las plantas, y también los vínculos con estrategias diferentes para responder a la disponibilidad de nutrientes (Niinemets, 2015; Palma y Laurance, 2015; Santiago y Wright, 2007). Adicionalmente, los rasgos funcionales evaluados en las plantas permiten estimar las respuestas a los gradientes tanto de recursos edáficos como micro-climáticos. Así pues, dada la naturaleza sésil de las plantas, el sitio o lugar en donde se desarrollan influye en cómo las plantas invierten sus recursos para la construcción de tejidos, la biomasa y su composición química. Precisamente, los rasgos funcionales foliares son los más sensibles a la variación ambiental (Salgado-Negret *et al.*, 2015).

La morfología de la hoja, principalmente el área foliar específica (AFE), se ve afectada por cambios en la exposición a la luz influyendo en la adquisición de carbono puesto que existe una relación aparente entre el AFE, alta tasa fotosintética por unidad de área foliar y alto contenido de nitrógeno (Lambers y Poorter, 1992; Rodríguez *et al.*, 2011). Por lo tanto, el análisis de los rasgos funcionales son una herramienta clave para analizar la diversidad de respuestas eco-fisiológicas en los ecosistemas naturales (Squeo *et al.*, 1999) y en los procesos de restauración ecológica (Murcia y Guariguata, 2014), e igualmente,

podrían facilitar la selección de las especies (Castellanos-Castro y Bonilla, 2011) para la restauración ecológica.

La composición química foliar, también juega un papel crucial sobre el crecimiento, i.e. concentración de minerales, y en la defensa de las plantas, i.e. concentración de carbohidratos no estructurales (CNE), lignina (LIG) y los compuestos fenólicos solubles (CFS) (Dietze *et al.*, 2014; Lambers y Poorter, 1992; Liu *et al.*, 2016; Sala, Woodruff y Meinzer, 2012). Niinimets y colaboradores (2015) encontraron que las hojas del dosel de los árboles por un efecto de “auto sombrío” provoca sobre las hojas más basales variaciones sobre la composición química foliar. Esas variaciones a su vez son acompañadas por los cambios observados en la morfología foliar (Poorter y Villar; 1997).

Normalmente, las plantas con una alta capacidad de crecimiento se caracterizan por una alta área foliar específica (AFE) y alta concentración de proteína (PROT) y de minerales (MIN) en sus hojas tales como el nitrógeno (N), el fósforo (P) entre otros (Lambers y Poorter, 1992; Onoda *et al.*, 2017). Muchas especies de plantas mejoran la defensa al asignar más C a las hojas lignina y SP bajo estrés biótico y abiótico (Lambers y Poorter, 1992; Aspinwall, King, Booker y McKeand, 2011; Karabourniotis *et al.*, 2014; Shan, *et al.*, 2018). Igualmente, evidencias demuestran que los cambios en los rasgos de las hojas reflejan la capacidad de crecimiento o defensa de las plantas (De Long y colaboradores, 2016).

En la cuenca del río Suratá, en el departamento de Santander, aproximadamente 68.461 hectáreas son áreas de bosque andino. No obstante, ese ecosistema se ha reducido de manera significativa, como resultado de la ampliación de la frontera agrícola y la tala de los bosques, generando procesos de remoción en masa (CDMB, 2007). En esta zona, se adelantan procesos de restauración ecológica y emplean dos especies nativas *Myrcianthes leucoxylla* (Ortega) McVaugh Fieldiana, Bot. xxix. 491 (1963) conocida popularmente como arrayán. *Quercus humboldtii* Bonpl. Humb. & Bonpl. Pl. Aequin. ii. 155. t. 130. (1809) conocida popularmente como roble andino, y una especie introducida

Fraxinus uhdei (Wenz.) Lingelsh., Bot. Jahrb. Syst. 40: 22 (1907) con nombre común urapán. Para nuestro conocimiento, es escasa o nula la información relacionada con la evaluación de los rasgos funcionales y la composición química foliar en las plantas de estas especies arbóreas. Es importante resaltar que roble andino se encuentra catalogado como vulnerable (Cárdenas y Salinas, 2007; CDMB, 2016). Rangel (2005) denota los robledales se han reducido hasta en un 60%, por consiguiente, el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo (2006) estableció la veda para el aprovechamiento forestal de roble en todo el territorio nacional, de acuerdo con la Resolución 096. Al mismo tiempo, se considera el uso sostenible o aprovechamiento no forestal como un mecanismo para su conservación, por ejemplo, el café de roble (Potosí-Gutiérrez, Villalba-Malaver y Arboleda-Pino, 2017; Galvis y Torres, 2017; Díaz-Rojas *et al.*, 2019). En contraste, arrayán y urapán no se encuentran catalogados como especies en peligro, veda o en riesgo según el libro rojo de especies maderables de Colombia (Cárdenas y Salinas, 2007), sin embargo, arrayán es una especie de gran interés debido a sus aceites esenciales foliares (Granados, Yáñez y Acevedo, 2014) y urapán debido a su gran capacidad para establecerse en ambientes degradados, por tanto se ha utilizado en procesos de restauración ecológica (Saavedra-Ramírez, Etter y Ramírez, 2018; CABI, 2020).

Por lo expuesto anteriormente, en este trabajo hipotetizamos que las estrategias para la adquisición y el uso de recursos entre las especies, depende de la capacidad de aclimatación a la oferta específica de los recursos por debajo y encima del suelo. Por consiguiente, el objetivo principal de este trabajo fue evaluar los rasgos alométricos, los rasgos funcionales foliares y la composición química foliar de plantas jóvenes de las especies arbóreas *Myrcianthes leucoxylla* (Myrtaceae), *Quercus humboldtii* (Fagaceae) y *Fraxinus uhdei* (Oleaceae), bajo condiciones de plena exposición solar y bajo la sombra producida por el dosel del estrato superior del bosque secundario, en un área de restauración ecológica, en la microcuenca de la quebrada La Higuera de la subcuenca del río Suratá, en el municipio de California, Santander.

1. OBJETIVOS

1.1. OBJETIVO GENERAL DEL PASANTE

Evaluar los rasgos alométricos, funcionales y la composición química foliar de tres especies arbóreas en un área de restauración ecológica en la provincia de Soto, Santander.

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la variación en los rasgos alométricos en las dos especies arbóreas andinas y una introducida expuestas a pleno sol y a la sombra en condiciones de campo.

Determinar la variación de los rasgos funcionales foliares de las dos especies arbóreas andinas y una introducida sometidas a exposición solar y sombra en condiciones de campo.

Determinar la composición química foliar de las dos especies arbóreas andinas y una introducida sometidas a exposición solar y sombra en condiciones de campo.

2. COMPETENCIAS DE LA PASANTÍA DE INVESTIGACIÓN

Las competencias y habilidades técnico-científicas que el estudiante adquirió durante el desarrollo de la pasantía, a partir de un proceso de restauración ecológica previamente establecido, son las siguientes:

1. Colectó material vegetal para el análisis de rasgos morfológicos y químicos;
2. Evaluó rasgos alométricos en plantas;
3. Creó una base de datos con los rasgos morfológicos, químicos y alométricos de los individuos de las plantas evaluadas;
4. Analizó los datos obtenidos y aplica los procedimientos estadísticos adecuados;
5. Revisó la literatura científica y la utiliza en la discusión de los resultados;
6. Redactó un documento técnico-científico;
7. Expone ante la comunidad académica los resultados del trabajo desarrollado durante la pasantía de investigación.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El estudio fue realizado en un área de restauración ecológica de la finca La Higuera (coordenadas 7.355564N, 72.932880W), subcuenca del río Suratá, provincia de Soto, en el municipio California, Santander (Figura 1). El área de estudio se cataloga como bosque-alto andino con una altitud aproximada de 2420m.s.n.m., temperatura anual promedio de 14°C y una precipitación promedio anual de hasta 1600mm/año (CDMB, 2007).

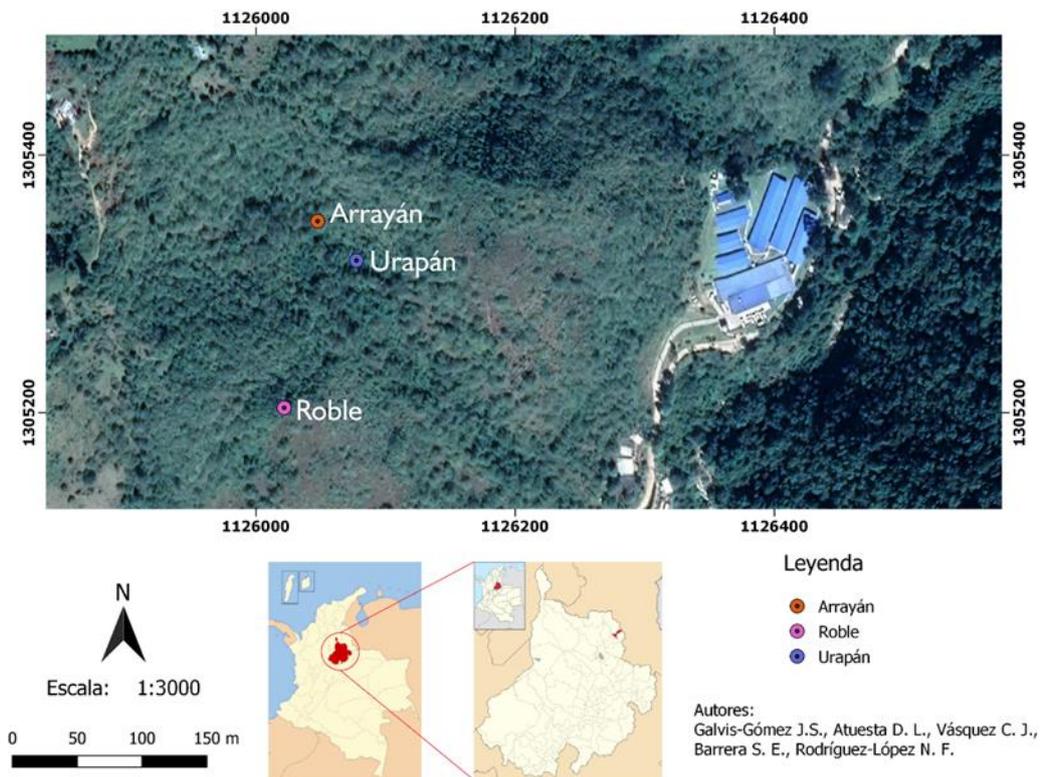
El clima en la subcuenca del Río Suratá es clasificado como tropical ecuatorial (Af) según la clasificación de Köppen-Geiger (1954); allí, la precipitación media anual varía entre 66 y 2.065mm al año. En el área se observa un ciclo anual de tendencia bimodal con dos periodos lluviosos los cuales van de marzo a mayo y de septiembre a noviembre; y dos secos los cuales van de diciembre a febrero y de junio a agosto. El rango de variación de la temperatura oscila entre valores cercanos a 0°C, en la parte alta de los páramos en alturas cercanas a 4200m.s.n.m., y a 35°C, en la parte baja de la desembocadura del río Suratá en alturas cercanas a 550m.s.n.m. La humedad relativa media multianual es de 81% y brillo solar anual oscila entre 1.472 y 1.913 horas/año (CDMB, 2012).

Es importante destacar que, la subcuenca del río Suratá se caracteriza por contar con pendientes que varían de relativamente altas a moderadas. El suelo es muy superficial con textura franco-arenosa y franco-arcillosa, con drenaje natural bueno y fertilidad natural baja; por lo anterior, estos deben ser dedicados a la implementación de sistemas agroforestales en pendientes no mayores al 25%; además, es necesario desarrollar prácticas de conservación de suelo dada su tendencia a procesos altamente erosivos. Por otra parte, en la parte media de la subcuenca se presentan suelos profundos y moderadamente superficiales, texturas medias, moderadamente gruesas y en algunos sectores, saturación por aluminio. El suelo presenta fertilidad baja y moderada que amerita prácticas para la conservación y fertilidad. Finalmente, en la parte media-baja, los suelos son superficiales con texturas arcillosas, poseen drenaje natural bueno y fertilidad

natural alta; por esto, ellos son aptos para actividades agropecuarias tradicionales en zonas de pendientes que no superen el 25%. Lo anterior tiene como objetivo evitar procesos erosivos (CDMB, 2012).

Para lograr dicho objetivo, en el proceso de restauración ecológica que se ha mencionado al inicio de este trabajo, se analizaron las siguientes especies: [1] *Myrcianthes leucoxylla* (Ortega); [2] *Quercus humboldtii* (Bonpl.), nombradas comúnmente como arrayán y roble andino; siendo destacable que ellas son de origen andino. Finalmente, [3] *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Lingelsh., es una especie introducida; proveniente de México y conocida localmente como urapán.

Figura 1. Localidad de muestreo y área de estudio, zona de restauración La Higuera, municipio California, departamento de Santander, Colombia.



3.2. Muestreo foliar y de suelos

En el mes de junio de 2017 se tomaron muestras de 36 individuos (12 por especie, 6 en cada condición de crecimiento) pertenecientes a las especies arbóreas (*M. leucoxylla*, *Q. humboldtii* y *F. uhdei*). Ellas fueron sembradas

aleatoriamente y sin diseño de siembra aparente, entre los meses de mayo y junio de 2011 en áreas con dos condiciones de crecimiento diferenciadas, a saber, [1] a plena exposición solar y [2] bajo influencia de la sombra natural del dosel. De cada especie se colectaron hojas del estrato superior de seis individuos (aproximadamente 40-50 hojas) de cada una de las especies en cada una de la condición de crecimiento; finalmente el material se clasificó por especie y condición (pleno sol o sombra). Asimismo, se tomaron tres muestras de suelo de 1 kilo, recolectadas a una profundidad de 0-25cm por cada especie arbórea y para cada condición de crecimiento (pleno sol o sombra); para obtener un total de 18 muestras. Dichas muestras se almacenaron en bolsas plásticas para posteriormente ser procesadas y analizadas en el Laboratorio de Suelos de la Universidad Industrial de Santander. Las propiedades fisicoquímicas del suelo de las condiciones de crecimiento se promediaron para cada condición de cada especie.

3.3. Rasgos alométricos

De cada uno de los individuos seleccionados se determinaron las siguientes variables alométricas:

[1] La altura total de la planta en centímetros (AT) se midió utilizando un hipsómetro digital (Nikon Forestry Pro), siendo la copa y la base del tronco del árbol los dos puntos de medición requeridos (según lo descrito en el manual del usuario). [2] La altura del fuste o de primera ramificación (AF – cm) se obtuvo midiendo, con una cinta métrica, desde la base del tronco hasta la primera ramificación o bifurcación leñosa de este. [3] El diámetro de la base del tallo (DBT – cm²) se obtuvo también al medir, con una cinta métrica, dicha base del tallo; aunque posteriormente, este valor se dividió en 3.1416 (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). En este mismo sentido, [4] el diámetro a la altura del pecho (DAP) se obtuvo midiendo la circunferencia con una cinta métrica a 130 cm de altura de la base del tronco; y a continuación, se dividió este valor en 3.1416; el resultado se expresa en cm². Finalmente, teniendo en cuenta las mediciones de AT y DAP, se calculó [5] el índice de esbeltez (IE). Éste indica la

resistencia a cambios mecánicos (como los causados por el viento) mediante la fórmula: $IE = \frac{AT}{DAP}$. Sus valores se dan en rangos, siendo < 5 robusta, 5-10 equilibrada y > 10 esbelta (Prieto & Cely, 2015).

3.4. Rasgos funcionales foliares

A partir del material vegetal muestreado se seleccionaron 10 hojas por individuo para así determinar los siguientes rasgos funcionales: espesura foliar (EF) expresada en centímetros, densidad foliar (DF – g/ml⁻¹), área foliar total (Af – cm²), área foliar específica (AFE – cm²/g) y el contenido de masa seca foliar (MSF – g). La EF se halló utilizando un calibrador digital. La DF fue medida en una probeta con un volumen de agua conocido; allí las hojas fueron sumergidas y posteriormente se realizó la lectura del volumen desplazado. El AFE fue determinado a partir de 20 discos foliares de 1,4cm de diámetro cada uno mediante la fórmula $3.14 \cdot 0.7 \cdot 0.7 \cdot \text{cantidad de discos} / \text{peso estandarizado del disco}$, propuesta por Pérez-Harguindeguy y colaboradores (2016). Finalmente, el Af fue hallado con un medidor de área foliar CI-202 (CID Bio-Science, Washington, USA). Consecutivamente, las muestras de hojas y discos foliares fueron secados a 60°C durante 72 horas en un horno de aire seco y posteriormente las muestras fueron pesadas en una balanza electrónica con precisión de 0001g para determinar el MSF.

3.5. Composición química foliar

La composición química fue determinada siguiendo la metodología descrita por Poorter y Villar (1997), aunque con algunas modificaciones sugeridas por Cavatte y colaboradores (2012). Una primera muestra de 200mg de material vegetal, previamente molido hasta obtener un polvo fino, proveniente de las hojas muestreadas para cada planta, fue utilizada para determinar los componentes inorgánicos de las muestras. Para estimar el contenido de cenizas, la muestra de 200mg se dispuso en un horno mufla a 550°C por 12 horas. Después de la combustión, las cenizas se pesaron nuevamente y fueron transferidas a un Erlenmeyer donde se realizó la titulación con el fin de determinar la alcalinidad de las cenizas (AC – mEq*g⁻¹). Para ello se utilizó HCl

y NaOH 0,05N, y 0,1% de naranja de metilo como indicador de pH (Cavatte *et al.*, 2012). La concentración porcentual de nitratos (NO_3^- – $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) fue determinada a partir de una segunda muestra de 100mg de material vegetal previamente molido, según el método descrito por Cataldo y colaboradores (1975), en un espectrofotómetro Genesys 20 (Thermo Scientific, Massachusetts, USA) a 410nm. La concentración de ácidos orgánicos (AO – $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) fue determinada substrayendo el contenido de NO_3^- de la AC y multiplicando por el peso molecular del NO_3^- 62,5 (Cavatte *et al.*, 2012). La concentración de minerales (MIN – $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) fue determinada multiplicando AC*30g, la masa del carbonato, restándole el valor total de las cenizas y adicionando el peso del NO_3^- (Cavatte *et al.*, 2012).

Una tercera muestra de 250mg de material vegetal previamente molido fue usada para determinar otros compuestos orgánicos. En tubos Falcon de 15ml se depositaron los 250mg de muestra, se agregaron 4ml de la mezcla metanol: cloroformo (1:1, v/v), los cuales se agitaron durante 30min en una mesa de agitación MaxQ 4450 (Thermo Scientific, Massachusetts, USA) y se centrifugaron a 3260g por 7 minutos en una centrifuga Megafuge BR (Thermo Scientific, Massachusetts, USA). El sobrenadante de cada muestra fue transferido a otro tubo y se adicionaron 2ml de agua, los cuales posteriormente fueron agitados por 15 minutos y se centrifugaron a 3260g por 7 minutos; de este resultado, la fase cloroformo fue separada de la fase metanol/agua.

La concentración de lípidos (LIP – $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) fue determinada gravimétricamente, las muestras se colocaron en una estufa a 60°C durante 24 horas para la evaporación de la fase cloroformo (Cavatte *et al.*, 2012). A partir de la fase metanol/agua, fue determinada la concentración total de fenoles (FEN – $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$). Esto se logró utilizando el método colorimétrico de Folin-Ciocalteu con ácido tánico como patrón, a 765nm, en un espectrofotómetro Genesys 20 (Thermo Scientific, Massachusetts, USA); valga destacar que la concentración de fenoles es expresada en concentración de equivalente de ácido tánico.

Finalmente, los carbohidratos solubles totales (CST – mg*g⁻¹) se cuantificaron a partir de la fase de metanol/agua, usando glucosa como patrón y se siguió el método de Antrona de Fales (1951), y la cuantificación de carbohidratos no solubles totales (CNT – mg*g⁻¹) se realizó mediante la hidrólisis ácida del pellet resultante de la extracción (Fales, 1951). La lectura de las muestras se realizó en un espectrofotómetro Genesys 20 (Thermo Scientific, Massachusetts, USA) a 620nm, usando como patrón el almidón.

3.6. Análisis Estadístico

Los individuos fueron clasificados de acuerdo con la condición de crecimiento en la que se encontraban (pleno sol o sombra) de cada una de las especies evaluadas (*M. leucoxyloides*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii*), por esta razón se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado, con seis repeticiones {(n) = 6 individuos}; los datos obtenidos de los diferentes rasgos evaluados se sometieron a una prueba Shapiro-Wilks y a una prueba de Levene para determinar la normalidad y la homogeneidad de varianzas, respectivamente. Aquellos datos que no presentaban distribución normal u homogeneidad de varianzas se transformaron a su recíproco. Posteriormente, los datos se sometieron a una prueba de *t* con $p = 0.05$ para comparar los rasgos alométricos, rasgos funcionales y composición química foliar entre las condiciones de crecimiento de cada especie. Los análisis anteriormente descritos se realizaron en el programa SigmaPlot (ver. 11.0; SYSTAT Software Inc., California, USA).

La variación de los rasgos funcionales, los rasgos alométricos y la composición química foliar entre los individuos aclimatados a la condición de pleno sol y su contrapartes en la sombra, se evaluó mediante un análisis de componentes principales (ACP) *biplot* de correlación entre grupos y posteriormente, se llevó a cabo un análisis multivariado de la varianza (PERMANOVA, por sus siglas en inglés Permutational Multivariate Analysis of Variance) con el índice de similaridad de Gower con 9999 permutaciones en el programa PAST ver. 3.12 (Hammer *et al.*, 2001). Adicionalmente, los valores de *p* fueron ajustados usando la corrección de Bonferroni. Finalmente, se realizó una prueba de

escalonamiento multidimensional no métrico (n-MDS, por sus siglas en inglés non-Metric Multidimensional Scaling) para representar gráficamente la disimilitud y la distribución de las especies en un espacio aleatorio.

4. RESULTADOS

Las propiedades fisicoquímicas del suelo presentaron diferencias estadísticas en diversos componentes entre las condiciones de crecimiento de la especie urapán (Tabla 1). En general, el suelo se caracterizó por presentar textura franco-arenosa y un pH ligeramente ácido, tomando como referencia la escala pH de Sörensen (1909).

Se observaron diferencias significativas para el contenido de Cu en el suelo, entre las plantas de arrayán, a pleno sol y su contraparte en la sombra ($p = 0.038$) (Tabla 1). De forma semejante, ocurrió entre las plantas de urapán, a plena exposición solar y su contraparte en la sombra, además, se observaron diferencias significativas en el %C ($p = 0.029$), el %N ($p = 0.029$) y las concentraciones de P ($p = 0.035$), de Ca ($p = 0.016$), de Mg ($p = 0.018$), de Fe ($p = 0.016$) y de Cu ($p = 0.002$) en las condiciones de crecimiento de esta especie (Tabla 1). En el caso de las plantas de Roble, el % arcilla fue el único parámetro del suelo que presentó diferencias entre las plantas creciendo a pleno sol con respecto a su contraparte en la sombra ($p = 0.045$) (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de los suelos, respectivas condiciones de crecimiento (pleno sol o sombra) para cada una de las especies arbóreas *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii*. (n=3; prueba de t p = 0,5).

Parámetro	<i>M. leucoxylla</i>		<i>F. uhdei</i>		<i>Q. humboldtii</i>	
	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol
pH	6.1 ± 0.06 a	6.3 ± 0.03 a	6.4 ± 0.1 a	6.1 ± 0.03 a	6.4 ± 0.1 a	6.1 ± 0.2 a
C (mEq/100g)	1.6 ± 0.4 a	1.7 ± 0.2 a	0.7 ± 0.1 a	1.5 ± 0.2 b	1.6 ± 0.6 a	0.83 ± 0.2 a
N (mEq/100g)	3x10 ⁻⁵ ± 7x10 ⁻⁶ a	3x10 ⁻⁵ ± 4x10 ⁻⁶ a	1x10 ⁻⁵ ± 2x10 ⁻⁶ a	3x10 ⁻⁵ ± 4x10 ⁻⁶ b	3x10 ⁻⁵ ± 1x10 ⁻⁵ a	1x10 ⁻⁵ ± 4x10 ⁻⁶ a
P (ppm)	32.3 ± 5.6 a	35.1 ± 3 a	18.9 ± 0.4 a	37 ± 5.8 b	28.4 ± 17.3 a	14.7 ± 10.3 a
Ca (mEq/100g)	8.9 ± 0.7 a	8.9 ± 0.6 a	11.4 ± 1.3 a	6.3 ± 0.3 b	11.4 ± 1.4 a	5.8 ± 4.5 a
Mg (mEq/100g)	1.3 ± 0.1 a	1.2 ± 0.06 a	1.6 ± 0.1 a	1.1 ± 0.1 b	1.8 ± 0.1 a	1.2 ± 0.3 a
Na (mEq/100g)	0.03 ± 0.003 a	0.05 ± 0.01 a	0.05 ± 0.01 a	0.03 ± 0.01 a	0.05 ± 0.01 a	0.06 ± 0.02 a
K (mEq/100g)	0.5 ± 0.15 a	0.5 ± 0.2 a	0.2 ± 0.01 a	0.7 ± 0.1 a	0.3 ± 0.02 a	0.4 ± 0.3 a
% Arena	67.3 ± 5.5 a	72.7 ± 2.4 a	60 ± 12.1 a	72 ± 2 a	66 ± 1.2 a	75.3 ± 5.8 a
% Limo	16 ± 1.16 a	16 ± 1.2 a	21.3 ± 6.5 a	16 ± 1.2 a	15.3 ± 0.7 a	16.7 ± 2.4 a
% Arcilla	16.7 ± 4.4 a	11.3 ± 3.3 a	18.7 ± 5.9 a	12 ± 3.1 a	18.7 ± 1.3 a	8 ± 3.5 b
Textura	franco-arenosa	franco-arenosa	franco-arenosa	franco-arenosa	franco-arenosa	franco-arenosa
B (ppm)	0.05 ± 0.01 a	0.05 ± 0.01 a	0.04 ± 0.01 a	0.06 ± 0.02 a	0.05 ± 0.02 a	0.06 ± 0.02 a
Fe (ppm)	67.3 ± 30.4 a	58.5 ± 14.9 a	28.2 ± 10 a	75.7 ± 6.2 b	40 ± 13.6 a	22.2 ± 3.9 a
Mn (ppm)	6.61 ± 0.7 a	6.4 ± 0.3 a	4.5 ± 1.04 a	7.03 ± 0.6 a	11 ± 1.9 a	12.2 ± 3.6 a
Cu (ppm)	7.2 ± 0.2 a	8.8 ± 0.5 b	3.8 ± 1.3 a	14.1 ± 0.4 b	7.3 ± 1.2 a	5.7 ± 1.4 a
Zn (ppm)	1.9 ± 0.9 a	1.8 ± 0.4 a	0.6 ± 0.2 a	2.4 ± 0.06 a	2 ± 0.2 a	0.53 ± 0.05 a
CIC (mEq/100g)	18.07 ± 1.8 a	17.5 ± 1.5 a	14.1 ± 0.6 a	15.2 ± 0.7 a	17.6 ± 1.8 a	13.8 ± 0.7 a

Los rasgos alométricos evaluados que presentaron diferencias significativas entre los individuos de arrayán a pleno sol y la sombra fueron el DAP ($p = 0.028$), DBT ($p = 0.006$), AF ($p = <0.001$) e IE ($p = 0.018$) (Tabla 2). Para el caso de las plantas de urapán, sólo el AF ($p = 0.019$) (Tabla 2). No se observaron diferencias entre las plantas de roble andino en ninguno de los rasgos alométricos evaluados (Tabla 2).

Tabla 2. Rasgos alométricos en plantas de las especies arbóreas *M. leucoxylo*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y la sombra. ($n=6$).

Rasgo	<i>M. leucoxylo</i>		<i>F. uhdei</i>		<i>Q. humboldtii</i>	
	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol
AT (cm)	202 ± 14 a	174 ± 17 a	391 ± 27 a	419 ± 29 a	219 ± 17 a	217 ± 35 a
AF (cm)	225 ± 128 a	48 ± 0.1 b	85 ± 38 a	69 ± 17 b	55 ± 15 a	69 ± 9.0 a
DAP (cm ²)	2.7 ± 0.2 a	4.3 ± 0.6 b	12.0 ± 1.5 a	13.8 ± 2.2 a	4.3 ± 0.7 a	6.6 ± 1.4 a
DBT (cm ²)	5.3 ± 0.7 a	10.8 ± 1.4 b	17.5 ± 1.8 a	21.2 ± 0.9 a	9.7 ± 0.7 a	11.9 ± 2.1 a
IE	12.8 ± 1.6 a	7.4 ± 0.9 b	7.9 ± 0.6 a	5.5 ± 1.2 a	8.3 ± 0.8 a	6.6 ± 0.6 a

Los resultados de los rasgos funcionales foliares presentaron diferencias estadísticas significativas entre los individuos de las especies arrayán y urapán, aclimatados a pleno sol y a la sombra (Tabla 3). Los individuos de arrayán presentaron diferencias estadísticas en la EF ($p = 0.017$); los individuos de urapán en la EF ($p = <0.001$) y en el AFE ($p = 0.002$); y no se observaron diferencias estadísticas significativas en los individuos de roble andino para los rasgos aquí evaluados (Tabla 3).

Tabla 3. Rasgos funcionales analizados para las plantas de las especies *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y la sombra. ($n = 6$)

Rasgo	<i>M. leucoxylla</i>		<i>F. uhdei</i>		<i>Q. humboldtii</i>	
	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol
EF (cm)	0.018 ± 0.002 a	0.027 ± 0.002 b	0.02 ± 0 a	0.023 ± 0.002 b	0.015 ± 0.002 a	0.018 ± 0.002 a
Af (cm ²)	1.05 ± 1.05 a	10.00 ± 0.84 a	54.00 ± 5.29 a	45.32 ± 3.96 a	33.19 ± 0.002 a	34.81 ± 2.67 a
AFE (cm ² /g)	80.28 ± 7.63 a	71.71 ± 4.66 a	71.63 ± 5.84 a	52.29 ± 1.53 b	50.66 ± 6.89 a	44.85 ± 1.45 a
DF (g/ml ⁻¹)	0.39 ± 0.03 a	0.41 ± 0.02 b	0.46 ± 0.02 a	0.43 ± 0.03 a	0.53 ± 0.03 a	0.66 ± 0.03 a
MSF (g)	1.47 ± 0.29 a	1.81 ± 0.13 a	2.58 ± 0.18 a	2.43 ± 0.08 a	1.62 ± 0.24 a	1.69 ± 0.05 a

Se evidenciaron diferencias estadísticas significativas en la composición química foliar de urapán (Tabla 4). Estas diferencias se observan en la concentración de los AO ($p = 0.037$), de NO₃⁻ ($p = 0.009$) y de AC ($p = 0.04$). En el caso de los individuos de los individuos de las especies arrayán y roble, no se presentaron diferencias significativas en la composición química foliar (Tabla 4).

Tabla 4. Composición química foliar para las plantas de las especies *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y en la sombra. ($n = 6$).

Compuesto	<i>M. leucoxylla</i>		<i>F. uhdei</i>		<i>Q. humboldtii</i>	
	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol	Sombra	Pleno Sol
AC (mEq*g ⁻¹)	0.23 ± 0.023 a	0.36 ± 0.075 a	0.25 ± 0.046 a	0.58 ± 0.132 b	0.12 ± 0.007 a	0.14 ± 0.018 a
NO ₃ ⁻¹ (mg*g ⁻¹)	3.26 ± 0.13 a	2.99 ± 0.21 a	2.42 ± 0.12 a	2.28 ± 0.11 b	2.51 ± 0.17 a	3.29 ± 0.43 a
AO (mg*g ⁻¹)	10.97 ± 1.33 a	18.97 ± 4.68 a	12.79 ± 2.78 a	33.67 ± 8.22 b	4.86 ± 0.45 a	5.26 ± 1.29 a
MIN (mg*g ⁻¹)	439.9 ± 24.74 a	419.1 ± 76.54 a	469.52 ± 71.61 a	327.56 ± 57.45 a	287.35 ± 42.82 a	378.29 ± 46.45 a
LIP (mg*g ⁻¹)	12.25 ± 1.96 a	14.74 ± 2.07 a	17.59 ± 3.40 a	16.60 ± 2.84 a	12.56 ± 0.91 a	15.06 ± 3.40 a
CST (mg*g ⁻¹)	20.87 ± 2.92 a	24.89 ± 6.25 a	8.39 ± 1.82 a	10.15 ± 1.80 a	6.66 ± 1.62 a	22.67 ± 5.65 a
CNT (mg*g ⁻¹)	642.38 ± 62.16 a	618.87 ± 19.52 a	634.78 ± 58.93 a	518.39 ± 35.75 a	520.35 ± 33.91 a	641.33 ± 47.96 a
FEN (mg*g ⁻¹)	137.55 ± 35.98 a	263.76 ± 76.13 a	146.53 ± 33.50 a	174.06 ± 33.61 a	181.89 ± 34.62 a	468.96 ± 129.75 a

Los resultados obtenidos mediante el análisis de PERMANOVA (Tabla 5), evidencian diferencias estadísticas entre las especies ($p=0.05\%$) y el grado de

similitud dentro de cada especie ($p=0.05\%$), independientemente, de la condición de crecimiento (Tabla 5). Al comparar los individuos de arrayán aclimatados a pleno sol con su contraparte en la sombra no fueron significativamente diferentes ($p = 0.211$); mientras que, los individuos de arrayán aclimatados a pleno sol presentaron diferencias significativas al compararlos con los individuos de urapán aclimatados a pleno sol de ($p = 0.025$) pero no con los individuos de roble andino aclimatados a pleno sol ($p = 0.054$). Los individuos de arrayán aclimatados a la sombra fueron significativamente diferentes con los individuos en la sombra de urapán ($p = 0.031$) y de roble andino ($p = 0.033$). Los individuos de urapán aclimatados a pleno sol, fueron similares a su contraparte en la sombra ($p = 0.973$) y se diferenciaron significativamente con los individuos de arrayán ($p = 0.025\%$) y de roble andino ($p = 0.042$) expuestos a pleno sol. Los individuos de urapán, aclimatados a la sombra fueron significativamente diferentes de los individuos a la sombra de roble andino ($p = 0.027$). Finalmente, los individuos de roble andino aclimatados a pleno sol no presentaron diferencias con su contraparte aclimatada a la sombra ($p = 0.409$).

Tabla 5. Análisis PERMANOVA en para las plantas de las especies *M. leucoxylla*, *F. uhdei* y *Q. humboldtii* aclimatadas a pleno sol y en sombra. ($n = 6$).

	Arrayán Sombra	Urapán Sombra	Roble Sombra	Arrayán Pleno Sol	Urapán Pleno Sol	Roble Pleno Sol
Arrayán Sombra		0.031	0.033	0.211	0.033	0.039
Urapán Sombra	0.031		0.027	0.034	0.973	0.037
Roble Sombra	0.033	0.027		0.031	0.036	0.409
Arrayán Pleno Sol	0.211	0.034	0.033		0.025	0.054
Urapán Pleno Sol	0.033	0.973	0.036	0.025		0.042
Roble Pleno Sol	0.039	0.037	0.409	0.054	0.042	

El agrupamiento realizado por el análisis n-MDS (Figura 2), refleja que las especies no presentan una asociación acorde a la condición de crecimiento en

la que se encuentran expuestos y aclimatados los individuos, de manera similar a los resultados obtenidos por el análisis del PERMANOVA.

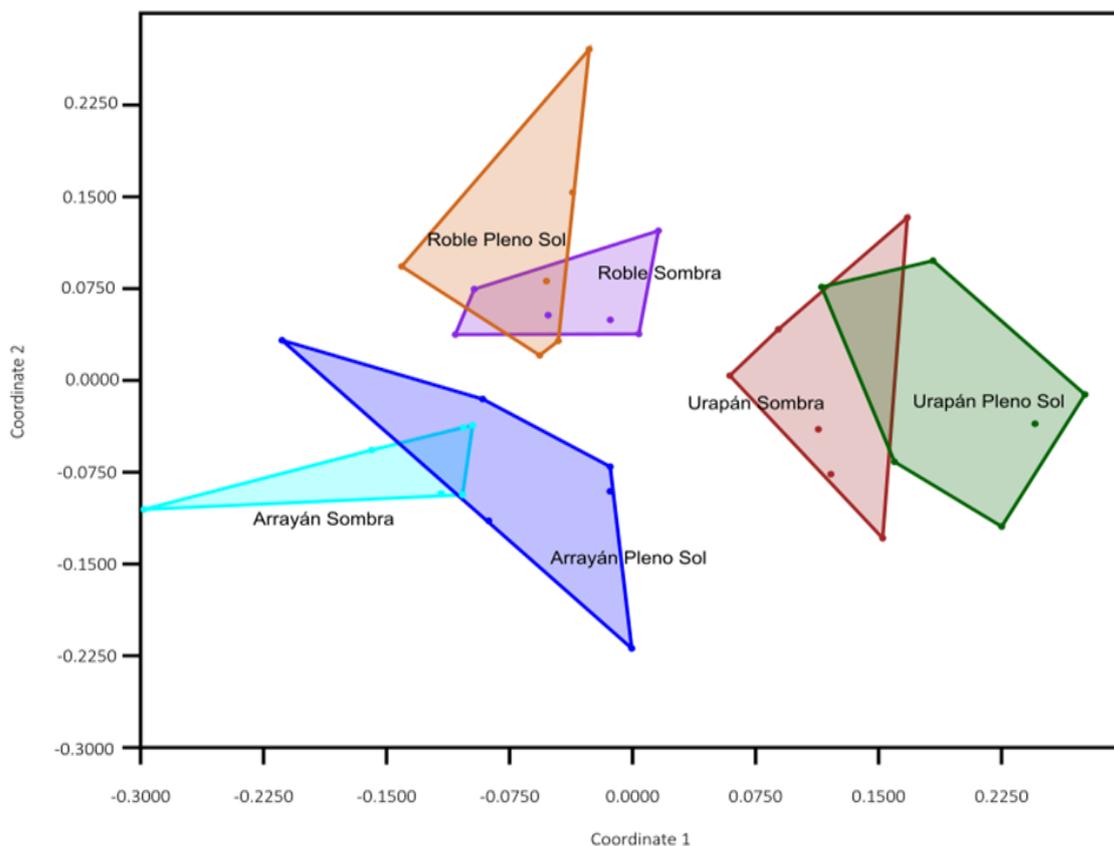


Figura 2. Ordenación n-MDS en plantas de las especies *M. leucoxylo* (arrayán), *F. uhdei* (urapán) y *Q. humboldtii* (roble andino) aclimatadas a pleno sol y en sombra en un espacio generado aleatoriamente con valores de estrés ~ 0.2 .

Los resultados del ACP mostraron que el comportamiento de las especies se explica en un 46.27% (componente uno) y un 23.41% (componente dos), y se observan tres agrupaciones (Figura 3). El primer grupo se compone por la especie arrayán, con valores altos para varios rasgos tales como AFE, MIN, AF, IE, CST, CNT y EF. Un segundo grupo, conformado por el urapán y asociado a valores altos para los rasgos de AO, AC, MSF, AT, LIP, DAP, DBT y Af. Y un tercer grupo, para roble andino, cuyo agrupamiento se relaciona con valores altos de FEN y DF. Se observó un agrupamiento espacial de las especies indiferente a las condiciones de crecimiento los individuos.

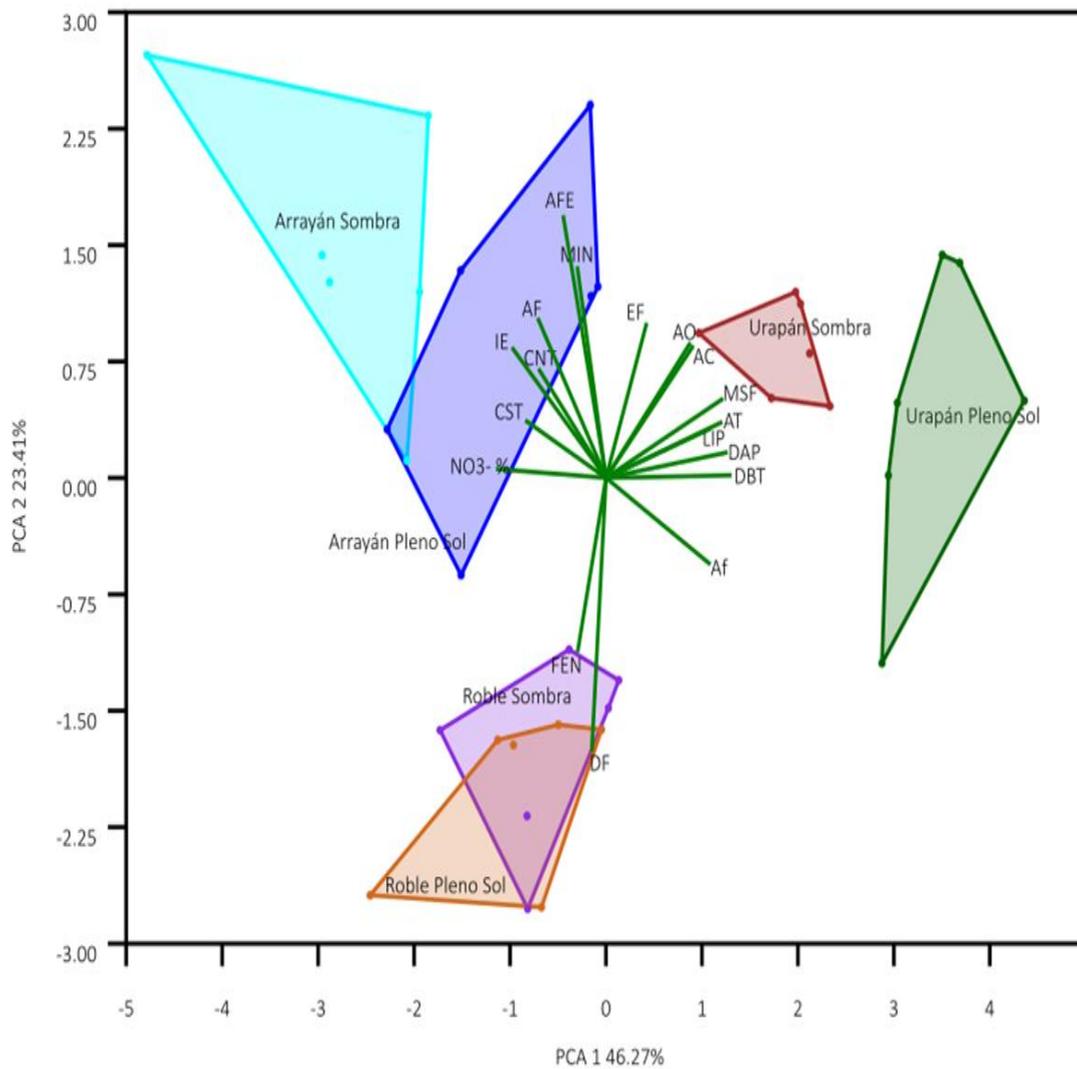


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de los rasgos alométricos, rasgos funcionales y composición química foliar en plantas de las especies *M. leucoxylla* (arrayán), *F. uhdei* (urapán) y *Q. humboldtii* (roble andino) aclimatadas a pleno sol y en sombreado natural.

5. DISCUSIÓN

El estudio de las especies desde la perspectiva de la ecología funcional permite reconocer la variedad de roles que cumplen las especies en las comunidades y ecosistemas, al igual que las formas en que ocurren las interacciones entre factores específicos del ambiente y las especies, lo cual se conoce como diversidad funcional (Salgado-Negret, 2015). En este trabajo, los rasgos alométricos, los rasgos funcionales y la composición química foliar evaluados en individuos de las especies arbóreas *Myrcianthes leucoxylo* (Myrtaceae), *Quercus humboldtii* (Fagaceae) y *Fraxinus uhdei* (Oleaceae), a plena exposición solar y bajo la sombra producida por el dosel, en un área de restauración ecológica, nos permitió determinar si existían diferencias entre los fenotipos de cada una de las especies y la capacidad de aclimatación de las mismas para responder a dos condiciones contrastantes en la disponibilidad de la luz. En este trabajo no se tuvo en cuenta los procesos de *nursery*, los cuales suelen inducir cambios en la composición química foliar, en los rasgos alométricos y rasgos funcionales foliares (Liu *et al.*, 2020).

Generalmente, los rasgos alométricos y los rasgos funcionales foliares presentan variaciones y diferencias entre las plantas de una misma especie, y entre las especies que se desarrollan bajo condiciones contrastantes, como por ejemplo la disponibilidad de luz. Bajo las condiciones experimentales de este trabajo, se corroboró que los rasgos alométricos pueden presentar mayor plasticidad en función de la especie, y la magnitud de la respuesta del rasgo varía entre las especies evaluadas. En su orden, se notó claramente, que las plantas de roble andino presentaron una menor magnitud en la variación de los rasgos alométricos que las plantas de urapán y, especialmente, con las plantas de arrayán, que su vez, se ha sugerido como una especie con aptitud pionera (Cardozo *et al.*, 2010; Vásquez-Valderrama & Solorza-Bejarano, 2018).

En un contexto amplio, los rasgos funcionales y la composición química foliar evaluados en este trabajo, permiten inferir la dinámica ecofisiológica de los individuos de las especies utilizadas en la restauración ecológica (Wright *et al.*, 2004). Además, si se utiliza un eje de variación específico, conocido como: “espectro de economía foliar” se pueden definir las especies con rápido potencial de retorno de inversión en nutrientes y de biomasa seca, y también, aquellas especies, con lento potencial de retorno. Dentro de este contexto, Lohbeck y colaboradores (2015), agrupan a las especies como adquisitivas o conservativas de acuerdo con sus estrategias, las cuales son el reflejo de sus rasgos.

Adicionalmente, el arrayán se puede considerar que es una especie que se ajusta a una estrategia adquisitiva y de rápido retorno de nutrientes, debido a que presenta valores altos de AFE, poca Af y bajo contenido de MSF. Resultados previos indican que los individuos de arrayán, aclimatados a plena exposición solar presentan mayor DAP, mayor DBT y un IE equilibrado, indicando un mejor desarrollo de los individuos que su contraparte en la sombra (Prieto y Cely, 2015; Loaiza *et al.*, 2019). Según Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2016), el incremento en la EF en respuesta a la exposición continua a la luz, como fue observada en los individuos de arrayán expuestos a pleno sol, es asociada a una menor AFE, que, a su vez, favorece una mayor actividad fotosintética por unidad de área foliar, y una mayor ganancia de biomasa.

En comparación con arrayán, los individuos de urapán y de roble andino, presentaron mayor Af y MSF, lo que sugiere una estrategia conservativa con lento retorno de nutrientes (Lohbeck *et al.*, 2015). En este trabajo, los individuos de urapán se destacaron por presentar valores altos en AT, DAP y DBT con un IE equilibrado. Por esa razón, es una especie ampliamente usada en programas para la protección de cuencas hidrográficas, además es una especie tolerante a la sombra (USDA-ARS, 2016; CABI, 2020). Adicionalmente, los individuos de urapán en condición de sombrero natural, presentaron mayor AF y Af y menor

DAP y DBT que su contraparte expuesta a pleno sol. Esto es debido a que las plántulas elongan el tallo, haciéndose más delgados, y aumentan el área foliar para captar más luz (Sepúlveda *et al.*, 2014; Poorter *et al.*, 2019). Además, también presentan mayor AFE, el cual escala positivamente con el grosor de la hoja y las tasas fotosintéticas basadas en el área (Poorter *et al.*, 2019). Esto quiere decir que presenta mayor plasticidad para las alteraciones de luz en sus tasas fotosintéticas (Sepúlveda *et al.*, 2014).

Las diferencias en la composición química foliar se pueden explicar por la diferencia en los recursos disponibles en el suelo, presentándose mayor cantidad de %C, %N y P en condición de sol y que son esenciales en la formación de tejidos y del aparato fotosintético de las plantas (Poorter *et al.*, 2019). En el caso particular de urapán, se ha reportado que es una especie prolífica en la producción de semillas y con aptitud para colonizar áreas perturbadas, que utiliza una estrategia conservativa, y que se desarrolla de manera eficiente en los procesos de restauración ecológica (CABI, 2020).

Finalmente, el roble, de acuerdo con Sepúlveda y colaboradores (2014) se desarrolla mejor en ambientes con luminosidad cercana al 30% y posee cierta tolerancia a la sombra, además, se reportan conveniente el suministro de N al sustrato en cantidades iguales o superiores a 0.5%. En este sentido, es posible que en ausencia de cantidades adecuadas de N el desarrollo de los individuos no sea óptimo. De manera general, los individuos de roble andino presentaron la menor AFE en comparación con los individuos de arrayán y de urapán, lo que sugiere que esta especie tiene la menor plasticidad respecto a las alteraciones de luz. Además, el roble también presentó la mayor DF entre las especies, rasgo que se asocia a especies con estrategias conservativas y lento retorno de nutrientes (Wright *et al.*, 2004; Lohbeck *et al.*, 2015).

En general, los procesos de restauración ecológica son a largo plazo, por lo tanto, es recomendable involucrar especies con estrategias conservativas (Lohbeck *et al.*, 2015), alternados con especies con estrategias adquisitivas o de alto retorno de nutrientes (Wright *et al.*, 2004; Lohbeck *et al.*, 2015). Los análisis de PERMANOVA y n-MDS aquí realizados, no agrupan a estas especies por sus estrategias de uso de recursos ni por sus respuestas a las condiciones de crecimiento.

En este sentido, los rasgos evaluados reflejan que estas especies presentan diferentes estrategias en la optimización de recursos, esto es importante porque la combinación de diferentes atributos funcionales y en diferentes proporciones contribuyen a la conservación de diferentes procesos ecosistémicos (Sharafatmandrad y Khosravi, 2020). Sin embargo, es pertinente tener en cuenta el origen de las especies a emplear, de acuerdo con los objetivos planteados para cada escenario; además, el establecimiento exitoso de las plantas en un entorno de restauración ecológica es dependiente de la disponibilidad de recursos para construir tejidos y apoyar las actividades fotosintéticas (Falk, Palmer y Zedler, 2006). Es importante destacar que en robledales Brūmelis y colaboradores (2020) observaron que *Q. robur* se establece únicamente en espacios abiertos, lo cuales suelen ser invadidos de especies generalistas que al dominar con una densa capa de arbustos pueden inhibir la sucesión. Por lo anterior, y teniendo en cuenta los resultados obtenidos en este trabajo, es muy importante, comprender la ecología funcional de las especies teniendo en cuenta los rasgos alométricos, sus rasgos funcionales, composición química foliar, y las estrategias de estas, que garanticen un proceso de restauración ecológica exitoso.

6. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten indicar que el análisis integral de los diversos rasgos alométricos, funcionales y químicos foliares en los individuos de las especies roble andino (*Q. humboldtii*), arrayán (*M. leucoxylla*) y urapán (*F. uhdei*), evaluados bajo condiciones de campo, en un proceso de restauración ecológica, presentaron diferencias intra e interespecíficas, tanto en la magnitud de respuesta, en función del tipo de rasgo y de su exposición a la disponibilidad de luz. Adicionalmente, el desempeño eco-fisiológico de los individuos de las especies utilizadas en este estudio, no exclusivamente, dependieron de la oferta lumínica, ya que, en áreas montañosas e inclinadas, con baja disponibilidad de recursos del suelo (i.e. minerales), juegan un rol determinante sobre las estrategias de adquisición y la capacidad de aclimatación de las plantas, a pleno sol y a la sombra.

Por lo tanto, la selección de las especies requiere de una mayor comprensión acerca de la ecología funcional de las mismas, que, a su vez, depende del hábitat específico y de la contribución de la plasticidad e integración fenotípica de las especies, que pueden facilitar la identificación de especies adecuadas y establecer la eficacia de los procesos de restauración ecológica, basados en las estrategias conservativas o adquisitivas y el espectro de la economía foliar de las especies.

7. RECOMENDACIONES

1. Es recomendable cuantificar las variables lumínicas en los diferentes espacios donde se desarrollan los individuos.
2. Es destacable mencionar que otras variables como la disponibilidad de agua, la cantidad de nutrientes o el efecto de herbivoría influyen fuertemente en el desarrollo y en las respuestas fisicoquímicas de las especies vegetales.
3. Realizar los análisis en diferentes épocas y períodos que presenten variaciones en las condiciones climáticas que puedan influir o ser determinantes para el desarrollo de los individuos, tales como la época de sequía, de lluvias o de fructificación de las especies.
4. Continuar con el estudio con el fin de obtener datos que permitan predecir si las especies podrán establecerse plenamente en el área de restauración ecológica lo que permitirá predecir si el proceso de restauración ecológica será exitoso gracias al establecimiento y reproducción adecuada de las especies empleadas.

8. BIBLIOGRAFÍA

Armenteras, D., & Rodríguez, N. (2007). Monitoreo de los ecosistemas andinos: 1985-2005. Síntesis y Perspectivas. Bogotá Instituto de Investigación Alexander von Humboldt.

Aspinwall, M., King, J., Booker, F., Fitzgerald, L., (2011). Genetic effects on total phenolics, condensed tannins and non-structural carbohydrates in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) needles. *Tree Physiology* 31(8):831-42

Bastias, C., Valladares, F., Ricote, N., & Benavides, R. (2018). Local canopy diversity does not influence phenotypic expression and plasticity of tree seedlings exposed to different resource availabilities. *Environmental and Experimental Botany*. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.023>

Bax, V., & Francesconi, W. (2019). Conservation gaps and priorities in the Tropical Andes biodiversity hotspot: Implications for the expansion of protected areas. *Journal of Environmental Management*, 232, 387–396. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.086>

Bendix, J., & Beck, E. (2016). Environmental change and its impacts in a biodiversity hotspot of the south Ecuadorian Andes – Monitoring and mitigation strategies. *Erdkunde*, [s. l.], v. 70, n. 1, p. 1–4, 2016. DOI: 10.3112/erdkunde.2016.01.01. Disponible en: <https://www.erdkunde.uni-bonn.de/archive/2016/environmental-change-and-its-impacts-in-a-biodiversity-hotspot-of-the-south-ecuadorian-andes-2013-monitoring-and-mitigation-strategies>

Brūmelis, G., Rieksta, J., Zviedre, E., & Ikauniece, S. (2020). Ecological restoration by canopy thinning in a *Quercus robur* forest can cause development of a dense shrub layer. *Environmental & Experimental Biology*, 18(2), 77–82.

CABI (2020). *Fraxinus uhdei* (tropical ash). In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. Disponible online: www.cabi.org/isc. Recuperado el 13 de julio 2020.

Cárdenas, D., & Salinas, N. (2007). Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 4. Especies maderables amenazadas. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial en colaboración con el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, 232pp.

Cardozo, R., Córdoba, S., González, J., Guzmán, J., Lancheros, H., Mesa, L., ... Zúñiga, P. (2010). Especies útiles en la región Andina de Colombia. Tomo I, en *Uso sostenible de la flora del distrito capital y la región*. Jardín Botánico José Celestino Mutis. Alcaldía Mayor de Bogotá D.C. ISBN: 978-958-97749-2-2

Castellanos-Castro, C., & Bonilla, M. (2011). Grupos funcionales de plantas con potencial uso para la restauración en bordes de avance de un bosque altoandino. *Acta Biológica Colombiana*, 16(1), 153-174.

Cavatte, P., Rodriguez, N., Martins, S., Mattos, M., Sanglard, L. & DaMatta, F. (2012). Functional analysis of the relative growth rate, chemical composition, construction and maintenance costs, and the payback time of *Coffea arabica* L. leaves in response to light and water availability. *Journal of Experimental Botany*, 3071-3082

Chazdon, R., Lindenmayer, D., Crouzeilles, R., Rey, J., Lazos, E., & Guariguata, M. (2020). La regeneración natural del bosque en tierras abandonadas como estrategia de restauración. en *Environmental Research Letters* <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab79e6>

Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga – CDMB (2016). Plan de acción unidos por el ambiente 2016 – 2019. Resolución 759/2016. Por la cual se establece el listado de especies silvestres amenazadas

de la diversidad biológica del área de jurisdicción de la Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga. Recuperado de: www.cdmb.gov.co

Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga – CDMB (2012). Plan de Ordenamiento y Manejo Ambiental de la Subcuenca del río Suratá. Disponible en: http://mail.cdmb.gov.co/web/files/gestion_ambiental/gestion%20del%20territorio/POMCA%20SUBCUENCA%20SURATA.pdf

Corporación Autónoma Regional para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga – CDMB (2007). Plan de Ordenamiento y Manejo Ambiental de la Subcuenca del río Suratá. Grupo asesor de planificación y ordenamiento ambiental territorial CDMB. Disponible en: <https://es.scribd.com/document/364245600/POMCA-SUBCUENCA-SURATA>

De Long, J., Sundqvist, M., Gundale, M., Giesler, R., Wardle, D. (2016). Effects of elevation and nitrogen and phosphorus fertilization on plant defence compounds in subarctic tundra heath vegetation. *Functional Ecology* 30 (2), 314-325

Díaz-Rojas, L., Galán-Bernal, N., Forero, D, Linares, E., Marín-Loaiza, J., & Osorio, C. (2019). Characterization of odour-active volatiles and sensory analyses of roasted oak (*Quercus humboldtii* Bonpl.) acorns, a coffee substitute. *Vitae*, 26(1), 44-50. <https://doi.org/10.17533/udea.vitae.v26n1a05>

Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantoosh, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R. (2014). Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667-687

Fales, F. (1951). The assimilation and degradation of carbohydrates by yeast cells. *Journal of Biological Chemistry* 193, 113–124.

Falk, D., Palmer, M., & Zedler, J. (2006). *Foundations of restoration ecology*. Society for Ecological Restoration International. ISBN 1-59726-016-9. Island Press, 1718 Connecticut Avenue NW, USA. ISBN 1-59726-016-9

Galvis, M., & Torres, M. (2017). Etnobotánica y usos de las plantas de la comunidad rural de Sogamoso, Boyacá, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental – Volumen 8 Número 2 – julio - diciembre de 2017 – ISSN 2145-6097*

Granados, C., Yáñez, X., & Acevedo, D. (2014). Evaluación de la Actividad Antioxidante del Aceite Esencial Foliar de *Myrcianthes leucoxylla* de Norte de Santander (Colombia).

Hammer, Ø., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electrónica* 4(1): 9 pp.

Karabourniotis G., Liakopoulos G., Nikolopoulos D., Bresta P., Stavroulaki V., Sumbele S. 2014. "Carbon gain vs. water saving, growth vs. defence": Two dilemmas with soluble phenolics as a joker. *Plant Science* 227:21-27

Köppen, W., & Geiger, R. (1954) *Klima der Erde (Climate of the earth)*. Wall Map 1:16 Mill. Klett-Perthes, Gotha. Disponible en: <http://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/present.htm>

Lambers, H. & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 22: 187—261.

Lambers, H., Chapin, S., & Pons, T. (2008). *Plant physiological ecology*. Second edition. Springer Science, Business and Media, LLC, 233 Spring Street, New York, NY 10013, USA.

Leps, J., Bello, F., Lavorel, S. & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481-501.

Ley-López, J., Avalos, G. & Chacón-Madrigal, E. (2016). Seedling growth and survival of five tree species in secondary forests and adjacent pastures in the montane rain forests of Southern Costa Rica. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 64 (4): 1565-1583, December 2016.

Liu, N., Guo, Q. F., Ren, H., & Sun, Z. Y. (2016). *Schima superba* outperforms other tree species by changing foliar chemical composition and shortening construction payback time when facilitated by shrubs. *Scientific Reports*

Liu, N., Zhang, S., Huang, Y., Wang, J., & Cai, H. (2020). Canopy and understory additions of nitrogen change the chemical composition, construction cost, and payback time of dominant woody species in an evergreen broadleaved forest. *Science of the Total Environment*, 727, 138738

Loaiza T., García W., Arroyo S. y Jiménez A. (2019). Registros biológicos de flora para el desarrollo de acciones de evaluación, seguimiento y monitoreo en los elementos priorizados de la estructura ecológica principal del distrito capital. Bogotá D.C. versión 1.1. Secretaría Distrital de Ambiente. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/t2vrme> accessed via GBIF.org on 2020-06-22.

Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J., Poorter, L., & Bongers, F. (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), e0123741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>

Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (2006). Resolución Número 096 del 20 de enero de 2006. Bogotá

Mittermeier, R., Myres, N., & Mittermeier, C. (1999). Biodiversidad amenazada. Las ecorregiones terrestres prioritarias del Mundo. Cemex y Conservación Internacional.

Murcia, C., & Guariguata, M. (2014). La restauración ecológica en Colombia: tendencias, necesidades y oportunidades. Occasional Paper. Bogor, Indonesia: Centro para la investigación Forestal Internacional (Cifor). 107 p.

Niinemets, U. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 205(1), 79-96.

Niinemets, Ü., Keenan, T., & Hallik, L. (2015). A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical, and physiological traits across plant functional types. *New Phytologist* 205: 973–993.

Onoda Y, Ian J. Wright IJ. Evans JR, Hikosaka K., Kitajima K., Niinemets U., Poorter H., Tiina T., Westoby M. 2017. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*. 214: 1447–1463

Palma, A., & Laurance, S. (2015). A review of the use of direct seeding and seedlings plantings in restoration: what do we know and where should we go? *Applied Vegetation Science*, 18, 561-568.

Palmer, M., Falk, D., & Zedler, B. (2006). Ecological theory and restoration ecology. En: Falk DA, Palmer MA, Zedler JB, editors. *Foundations of Restoration Ecology*. Washington: Island Press; 2006. p. 1-10.

Pang, C., Lo, W., Yan, R., & Hau, B. (2020). Plant community composition on landfill sites after multiple years of ecological restoration. *Landscape Research*, 45(4), 458–469

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich ...

Cornelissen, J. (2016). New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.

Perring, M., Standish, R., Price, J., et al. (2015) Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. *Ecosphere* 6:131. <https://doi.org/10.1890/ES15-00121.1>

Poorter, H., & Villar, R. (1997). The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. *Resource allocation in plants*, 39-72.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S. & Pons, T. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.15754

Poorter, H., Pepin, S., Rijkers, T., DeJong, Y., & Korner, C. (2006). Construction costs, chemical composition, and payback time of high and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany*, 355-371.

Potosí-Gutiérrez, A., Villalba-Malaver, J., & Arboleda-Pino, L., (2017). Productos forestales no maderables asociados a bosques de roble *Quercus humboldtii* bonpl en La Vega, Cauca.

Prieto, S., & Cely, M. (2015). Apoyo en la evaluación y seguimiento de convenios y proyectos enmarcados dentro de la primera y segunda convocatoria "cultura del árbol" de la dirección de cultura ambiental y servicio al ciudadano de la Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca CAR. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá D.C. 2015.

Rangel, J.O. (2005). La biodiversidad de Colombia. *Palimpsestos*, 5, 292-304.

Rodríguez, D., Cure, J., Cortes, J., Gutierrez, A., & Cantor, F. (2011). A coffee agroecosystem model: 1. Growth and development of the coffee plant. *Ecological Modelling* 222 (2011) 3626-3639 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.08003>

- Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., & Romero, M. (2006). Ecosistemas de los Andes colombianos. Segunda edición. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 154p
- Saavedra-Ramírez, K., Etter, A., & Ramírez, A. (2018). Tropical ash (*Fraxinus udhei*) invading Andean forest remnants in Northern South America. *Ecol Process* 7, 16 (2018). <https://doi.org/10.1186/s13717-018-0131-y>
- Sakschewski, B., von Bloh, W., Boit, A., Rammig, A., Kattge, J., Poorter, L., & Thonicke, K. (2015). Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 21(7), 2711-2725.
- Sala, A., Woodruff, D., & Meinzer, F. (2012). Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 32(6), 764-775.
- Salgado-Negret, B. (2015). La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones.
- Santiago, L. S., & Wright, S. J. (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21(1), 19-27.
- Sepúlveda, Y., Diez, M., Moreno, F., León J., Osorio, N. (2014). Efectos de la iluminación relativa y la fertilización sobre el crecimiento de plántulas de roble andino en vivero. *Acta Biol. Colomb.* 2014. 19(2):211-220.
- Shan, L., Song, C., Zhang, X., & Ren, J. (2018). Effects of long-term nitrogen and phosphorus addition on plant defence compounds in a freshwater wetland. *Ecological Indicators*, 94, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.017>
- Sharafatmandrad, M., & Khosravi, A. (2020). Investigating distribution of ecosystem services in rangeland landscapes: an approach based on weighted key functional traits. *Ecological Indicators*, 111.

Sörensen, S. (1909). Enzyme Studies II. The Measurement and Meaning of Hydrogen Ion Concentration in Enzymatic Processes. *Biochemische Zeitschrift*. Pp. 131-134 & 159-160

Squeo, F., Olivares, N., Olivares, S., Pollastri, A., Aguirre, E., Aravena, R., Jorquera, C., & Ehleringer, J. (1999). Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Botanica*, 56(1), 1-15

USDA-ARS. (2016). Germplasm Resources Information Network (GRIN). National Plant Germplasm System. Online Database. Beltsville, Maryland, USA: National Germplasm Resources Laboratory. <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxon/taxonomysearch.aspx>

Vásquez-Valderrama, M., & Solorza-Bejarano, J. (2018). Agrupación funcional de especies vegetales para la restauración ecológica de ecosistemas de montaña, Bogotá, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(1), 5-17.

Walpole, E., Toman, E., Stidham, M., & Wilson, R. (2020). The science and practice of ecological restoration: a mental model analysis of restoration practitioners. *Environment Systems and Decisions: Formerly the Environmentalist*, 1.

Weber, M., Günter, S., Aguirre, N., Stimm, B., & Mosandl, R. (2008). Reforestation of abandoned pastures: silvicultural means to accelerate forest recovery and biodiversity. In E. Beck, J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin, y R. Mosandl (Eds.), *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador* (pp. 431-441). Berlin, Germany: Springer.

Wright, J., Reich, P., Westoby, M., Ackerly, D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J., Diemer, M., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827. Economics spectrum. *Nature* 428:821-827.