



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v11i57.556>

Artículo

Variación intraespecífica de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* L. en la Península de Nicoya, Costa Rica

Intraspecific variation of functional traits in *Cedrela odorata* L. in the Nicoya Peninsula, Costa Rica

Luis Alan Galindo Segura^{1*}, Bryan Finegan¹, Diego Delgado-Rodríguez¹
y Francisco Mesén Sequeira¹

Abstract

Climate change will modify the global hydrological regime due to changes in the magnitude of precipitation and temperature and their interaction with the physical and vegetation conditions of each place. This entails a great risk for the conservation of species because it involves variations in the conditions that are crucial to their performance in the ecosystem. In response to abiotic and biotic habitat factors, plants can show great intraspecific trait variability; this ability allows them to survive, grow and reproduce in different scenarios. The study of the intraspecific variability of morphological characters allows us to understand the potential response of species to engines of change, such as climate change. The aim of this study was to evaluate the intraspecific variability of leaf area (mm^2), specific leaf area ($\text{mm}^{-2} \text{mg}$), leaf dry matter content ($\text{mg}^{-1} \text{g}$), wood density (g cm^{-3}) and bark thickness (cm) of 90 individuals of *Cedrela odorata* in three natural forests with different annual rainfall regimes. It was hypothesized that *C. odorata* can modulate the magnitude of expression of the five morphological characters according to different precipitation conditions. Results showed that functional attribute values varied significantly between populations with different rainfall regimes; furthermore, the species was observed to express its traits within an axis of acquisitive-conservative specialization in the use of resources. The intraspecific variability of traits of *C. odorata* may be a mechanism of resilience to climate change.

Key words: Functional ecology, community assembly, habitat filtering, phenotypic plasticity, functional traits, intraspecific variability.

Resumen

El cambio climático modificará el régimen hidrológico global a causa de alteraciones en la magnitud de la precipitación y temperatura, y su interacción con las condiciones físicas y de vegetación de cada lugar; esto representa un gran riesgo para la conservación de las especies, ya que implica variaciones en las condiciones que les son cruciales para su desarrollo. En respuesta a los factores abióticos y bióticos del hábitat, las plantas muestran gran variabilidad intraespecífica de rasgos, esta habilidad les permite sobrevivir, crecer y reproducirse en diversos escenarios. Estudiar la variabilidad intraespecífica de caracteres morfológicos conlleva a entender el potencial de respuesta de las especies a factores de alteración, como el cambio climático. El objetivo del presente estudio fue evaluar la variabilidad intraespecífica del área foliar (mm^2), el área foliar específica ($\text{mm}^{-2} \text{mg}$), contenido de materia seca foliar ($\text{mg}^{-1} \text{g}$), densidad de madera (g cm^{-3}) y grosor de corteza (cm) de 90 individuos de *Cedrela odorata* en tres bosques naturales con distintos regímenes de precipitación anual. A partir de la hipótesis de que *C. odorata* podría modular la magnitud de expresión de los caracteres morfológicos antes mencionados, de acuerdo con las diferentes condiciones de precipitación. Los resultados demostraron que los valores de los atributos funcionales variaron significativamente entre las poblaciones estudiadas; además, se evidenció que el taxón expresó sus rasgos en un eje de especialización adquisitivo-conservativo en el uso de los recursos. La variabilidad intraespecífica de rasgos en *C. odorata* podría ser un mecanismo de resiliencia ante el cambio climático.

Palabras clave: Ecología funcional, estructura de comunidades, filtro ambiental, plasticidad fenotípica, rasgo funcional, variabilidad intraespecífica.

Fecha de recepción/Reception date: 15 de mayo de 2019

Fecha de aceptación/Acceptance date: 16 de diciembre de 2019

¹Centro Agronómico Tropical de Enseñanza e Investigación. CATIE. Costa Rica.

*Autor por correspondencia: correo-e: luis.galindo@catie.ac.cr

Introducción

Los rasgos funcionales son todas aquellas características morfo-fisio-fenológicas que influyen directa o indirectamente en el éxito biológico de la planta, se manifiestan en su crecimiento, reproducción y supervivencia (Lavorel y Garnier, 2002; Violle *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). Dentro de un ecosistema las condiciones climáticas, la disponibilidad de recursos y los disturbios, tanto naturales como antrópicos actúan como un filtro natural para las especies; solo aquellas con un conjunto determinado de atributos superan la barrera ambiental y logran el éxito biológico coexistiendo con otras de características funcionales similares (Keddy, 1992; Zobel, 1997; Díaz *et al.*, 1998; Lortie *et al.*, 2004; Cornwell y Ackerly, 2009).

El cambio climático modificará el régimen hidrológico global a consecuencia de alteraciones tanto en la magnitud de la precipitación, como en la temperatura y su interacción con las condiciones físicas y de vegetación de cada lugar (IPCC, 2007; Imbach *et al.*, 2010); lo anterior representa un gran riesgo para la conservación de las especies, ya que implica cambios en las condiciones naturales que son cruciales para su desarrollo en el ecosistema (Sala *et al.*, 2000; Nicotra *et al.*, 2010).

A partir de las variaciones climáticas que se prevén para Costa Rica, los ecosistemas secos y húmedos serán los más expuestos y sensibles (Locatelli y Imbach, 2010), los cuales son hábitats naturales de *Cedrela odorata* L., por lo que su permanencia en el espacio y tiempo está comprometida.

Cedrela odorata es una especie arbórea tropical de gran valor para la industria forestal; por lo tanto, su conservación es relevante para Costa Rica y el mundo, en general (Gillies *et al.*, 1997). Su distribución natural comprende desde México hasta el norte de Argentina, habita en una amplia gama de ecosistemas con distintas condiciones ambientales (Pennington y Sarukhán, 2005; Rojas-Rodríguez y Torres-Córdoba, 2013). En Costa Rica, crece en ambientes estacionalmente secos, así como en sitios muy húmedos, en ambos presenta características fenotípicas distintas (Navarro *et al.*, 2002; Cavers *et al.*, 2003).

En respuesta a las condiciones y restricciones del hábitat, los taxa ajustan la magnitud de expresión de sus caracteres funcionales, lo que resulta en fenotipos aptos y capaces de alcanzar el éxito biológico (Bolnick *et al.*, 2003; Jung *et al.*, 2010; Bolnick *et al.*, 2011). Esta divergencia entre individuos de la misma especie se le conoce como variación intraespecífica, y se considera como un proceso microevolutivo (Masuelli y Marfil, 2011). La variabilidad intraespecífica de caracteres/rasgos morfológicos podría ser el origen de la resiliencia de los taxones y por tanto, de los ecosistemas ante las modificaciones climáticas (Garzón *et al.*, 2011; Jung *et al.*, 2014; Moran *et al.*, 2016).

Estudiar la variabilidad intraespecífica permite entender el potencial de respuesta de las especies a factores de alteración, como el cambio climático (Cianciaruso *et al.*, 2009; Salgado, 2016; Des Roches *et al.*, 2018). Sin embargo, a la fecha su correcta medición no es clara, ya que los protocolos para su evaluación se han enfocado, principalmente, en la variación entre especies e ignoran la intraespecífica; es decir, la mayoría de los estudios sobre rasgos funcionales se centran en la variabilidad interespecífica (Albert *et al.*, 2010a; Albert *et al.*, 2011).

El objetivo del presente estudio fue evaluar la variabilidad intraespecífica de los rasgos funcionales que manifiestan las poblaciones de *Cedrela odorata* en tres tipos de bosques naturales con distintos regímenes de precipitación en la Península de Nicoya, Costa Rica. La selección de los caracteres se basó en su reconocida relación con procesos vitales de la planta, como la adquisición y asignación de recursos, adaptación a factores de cambio y la sobrevivencia a disturbios (Cuadro 1) (Cornelissen, 1999; Poorter y Jong, 1999; Poorter y Garnier, 2001; Hacke *et al.*, 2001; Mediavilla *et al.*, 2001; Wright y Cannon, 2001; Westoby *et al.*, 2002; Wright y Westoby, 2002; King *et al.*, 2006; Poorter y Bongers, 2006; Sterkt *et al.*, 2006; Álvarez-Clare y Kitajama, 2007; Chao *et al.*, 2008; Curran *et al.*, 2008; Wright *et al.*, 2017). Se espera que los individuos de *C. odorata* no presenten valores constantes de estos caracteres a lo largo del gradiente ambiental, ya que la manera en que un individuo expresa sus rasgos funcionales tiene una estrecha relación con las condiciones ambientales específicas del hábitat donde cada uno persigue el éxito biológico (Poorter, 2008; Albert *et al.*, 2010b).

Cuadro 1. Lista de rasgos funcionales medidos, abreviatura; así como las unidades en las que se evalúan.

Rasgo funcional	Abreviatura	Unidad
Foliares		
Área foliar	AF	mm ²
Área foliar específica	AFE	mm ⁻² mg
Contenido de materia seca foliar	CMSF	mg ⁻¹ g
Tallo		
Densidad de madera	DM	g cm ⁻³
Grosor de corteza	GC	cm

Los resultados contribuyen al conocimiento de este proceso microevolutivo y hacen posible vislumbrar el potencial de respuesta que las especies vegetales expresan ante variaciones ambientales, y lo que esto implica para su conservación.

Materiales y Métodos

Se evaluó la variabilidad intraespecífica de cinco caracteres morfológicos: área foliar (mm²), área foliar específica (mm⁻² mg), contenido de materia seca foliar (mg⁻¹ g), densidad de madera (g cm⁻³) y grosor de corteza (cm) de 90 individuos de *C. odorata*, en tres bosques naturales bajo distintos regímenes de precipitación anual.

Los escenarios de cambio climático sugieren que los regímenes hidrológicos serán potencialmente afectados (Arnell, 1999; Arnell 2003); sin embargo, el conocimiento sobre cómo las plantas responderán ante esa situación es escaso; por ello, en este trabajo se consideró solo la precipitación media anual como el filtro ambiental con efecto sobre el proceso de ajuste de los valores correspondientes a los rasgos antes citados.

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la región de la Península de Nicoya, Costa Rica ($10^{\circ}51'5''$ - $9^{\circ}34'10''$ LN; $85^{\circ}42'27.3''$ - $85^{\circ}06'41.6''$ LO). La topografía, generalmente, es plana, solo con una elevación en la zona central que alcanza los 900 msnm. De acuerdo a datos climáticos de *Worldclim* (<http://www.worldclim.org/>), el área presenta un gradiente de precipitación de N-S; las condiciones de baja precipitación y estacionalidad de las lluvias se ubican hacia la parte norte de la península, en el límite con Nicaragua; mientras que hacia el sur, las condiciones son más húmedas (Figura 1).

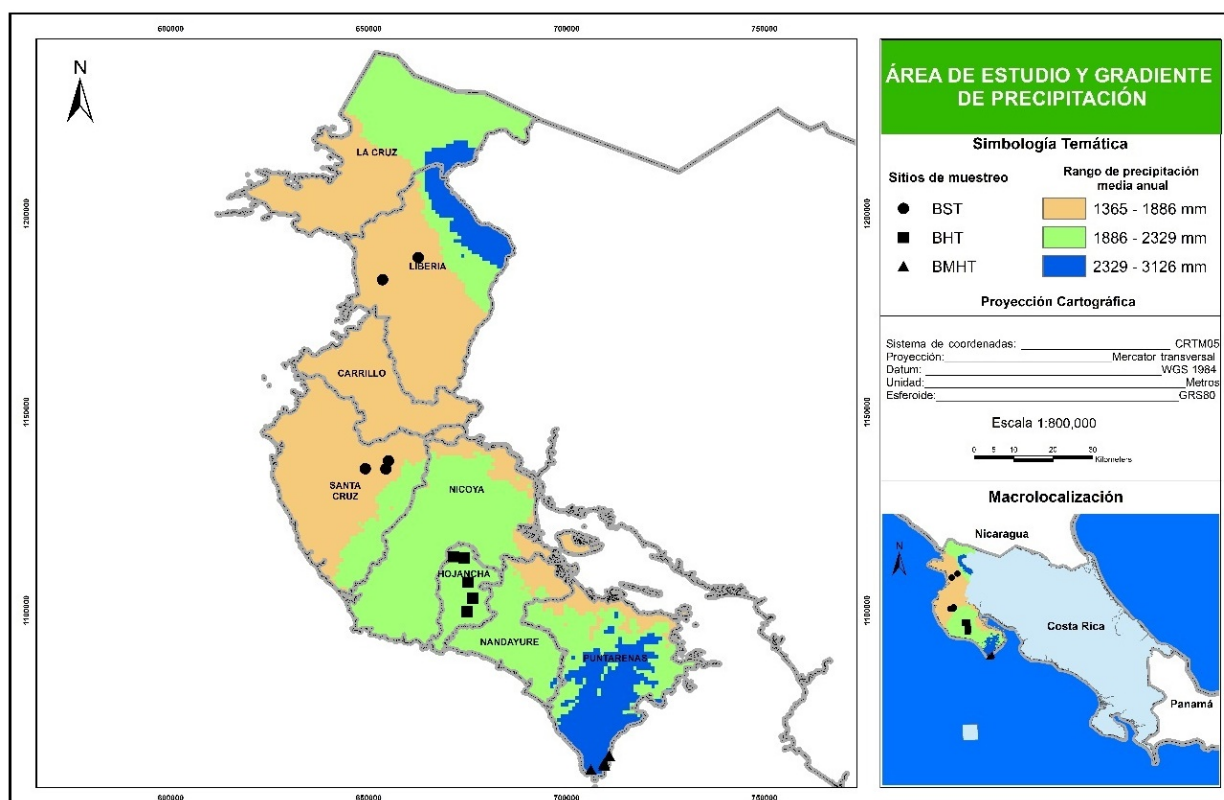


Figura 1. Área de estudio, gradiente de precipitación y ubicación de los sitios de muestreo por cada estrato.

Para definir espacialmente el gradiente de precipitación en la península, se utilizó el *software Arc Gis* versión 10.2 y la capa ráster de la variable bioclimática “precipitación anual” de la base de datos en línea de *Worldclim*. Se dividió el gradiente de precipitación en tres estratos (Cuadro 2); cada uno asociado a una zona de vida de *Holdridge* (Holdridge, 1967).

Cuadro 2. Estratificación del gradiente de precipitación en la Península de Nicoya, Costa Rica.

Estratificación del gradiente	Intervalo de precipitación media anual (mm)	Zona de vida <i>Holdridge</i>
Estrato 1	1 365-1 886	Bosque seco tropical (BST)
Estrato 2	1 886-2 329	Bosque húmedo tropical (BHT)
Estrato 3	2 329-3 126	Bosque muy húmedo tropical (BMHT)

Muestreo y evaluación de caracteres/rasgos morfológicos

Para cada estrato del gradiente se midieron los rasgos funcionales de 30 individuos de *Cedrela odorata*. Se utilizaron 14 sitios de muestro (Figura 1) dentro de parches de bosque secundario, según la definición de Finegan (1996). Los sitios muestreados eran relativamente planos, pendiente entre 0 y 15 %, y la separación mínima entre individuos fue de 50 m. Únicamente, se midieron árboles de *C. odorata* con aspecto sano y diámetro normal (DN) de 30 a 100 cm.



Variables evaluadas

En cada árbol se midieron los cinco atributos anteriormente mencionados. La medición y estimación de AF, AFE, CMSF y GC se realizó de acuerdo con el protocolo estandarizado de rasgos funcionales de las plantas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Para la DM se utilizó el método de gravedad específica (Williamson y Wieman, 2010). El valor de este rasgo por individuo correspondió directamente al estimado con el método propuesto. Los rasgos fueron medidos durante el período de muestreo que coincidió con la época en la cual los árboles tenían el follaje completo, en el año de 2017. Solo se consideraron las hojas de la parte expuesta al sol, maduras y sin evidencia de herbivoría o daño por patógenos.

Para la estimación del área foliar se manejó un escáner convencional marca HP modelo HP *Scanjet 300 Flatbed* y el software *Leaf Area Measurement* versión 1.3. Además, una balanza analítica *OHAUS SCOUT* modelo H-5851 para pesar las muestras, y equipo convencional de laboratorio como probetas y vasos de precipitado de la marca *Kimax*. Para la medición del grosor de corteza se utilizó un calibrador de corteza de la marca *Suunto*.

El protocolo para el registro de rasgos funcionales indica que para especies leñosas se requieren 10 hojas por taxon y preferiblemente 20 hojas provenientes de 10 individuos (dos hojas de 10 individuos al azar); sin embargo, el procedimiento está diseñado para la realización de estudios a nivel interespecífico, en el cual únicamente se utiliza el valor promedio de los rasgos de la comunidad y se ignora la amplia variabilidad que pueden presentar miembros de la misma especie.

A la fecha, la elección de la mejor estrategia de muestreo para capturar valores medios de caracteres morfológicos de una especie o población, mientras se mantiene la información de la variabilidad de los atributos y se minimiza el tamaño y esfuerzo de muestreo, es un tema abierto para la ecología de rasgos funcionales (Pretuzzellis *et al.*, 2017).

Por tanto, para incluir la mayor variabilidad intraespecífica de caracteres morfológicos posible por individuo, en el presente estudio se recolectaron y midieron 20 hojas por

árbol, sin considerar el peciolo de los folíolos, por lo que se retiró antes de procesar las muestras. Así, el valor individual de los rasgos foliares (AF, AFE, CMSF) fue la media de los valores de las 20 hojas consideradas por árbol.

Análisis de datos

Se realizó un modelo lineal de efectos mixtos para conocer el efecto del gradiente de precipitación sobre la variación de los valores de los rasgos funcionales. Los atributos fueron la variable respuesta del modelo, el sitio del muestreo el factor aleatorio y la zona de vida del gradiente el factor fijo. Posteriormente, se hizo una prueba de comparación múltiple por el método LSD (*Fisher*) con un nivel de significancia de 0.05 (Williams y Abdi, 2010), para conocer qué poblaciones difieren estadísticamente entre sí. Además, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) de los cinco caracteres evaluados, con la finalidad de obtener la agrupación de los 90 individuos evaluados, con relación a la magnitud de expresión de sus rasgos morfológicos. Todos los análisis se efectuaron en la plataforma estadística *InfoStat* versión 2008 (Di Rienzo *et al.*, 2018).

Resultados y Discusión

Variación intraespecífica de rasgos entre estratos

La variabilidad de un conjunto de rasgos en una población determinada puede deberse a la adaptación local o a la plasticidad fenotípica; es decir, la gama de fenotipos que un mismo genotipo expresa en respuesta a la heterogeneidad ambiental, en el espacio y tiempo (epigenética, microevolución) (Geber y Griffen, 2003; Richards *et al.*, 2010; Violle *et al.*, 2012).

Las plantas muestran gran variabilidad intraespecífica de rasgos en respuesta a las restricciones abióticas o bióticas del ecosistema (Violle *et al.*, 2007; Violle *et al.*, 2012). Dicha habilidad les permite sobrevivir, crecer y reproducirse en nuevas condiciones ambientales (Joshi *et al.*, 2001). Se ha comprobado que, incluso en áreas relativamente

pequeñas, muchas poblaciones vegetales presentan gran variación fenotípica sobre un conjunto de caracteres, que comprenden características de formas de vida, resistencia a patógenos y herbivoría, así como de diferenciación de estrategias de adquisición y distribución de nutrientes (Wellstein *et al.*, 2013).

En este estudio, *C. odorata* presentó variación intraespecífica en todos los rasgos funcionales evaluados. El intervalo de variación de los caracteres morfológicos fue el siguiente: DM: 0.27-0.48 g cm⁻³, GC: 0.7-4.34 cm, CMSF: 115-372 mg⁻¹ g, AF: 22 048–68 566 mm² y el AFE: 15.4-53.6 mm⁻² mg. El grosor de la corteza y el área específica foliar fueron los rasgos funcionales con mayor variación a lo largo del gradiente de precipitación (Cuadro 3). El análisis del modelo lineal de efectos mixtos y su prueba de comparación de medias demostraron la existencia de un efecto significativo del estrato sobre la variación en los valores de los caracteres funcionales de cada individuo evaluado (Cuadro 4).

Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales evaluados en *Cedrela odorata* L. en la Península de Nicoya, Costa Rica.

Rasgo	Unidad	n	Media	E.E	C.V	Min.	Máx.
AF	mm ²	90	40 287	872	20.53	22 048	685 666
AFE	mm ⁻² mg	90	26.2	1	36.25	15.4	53.6
CMSF	mg ⁻¹ g	90	242.2	6.04	23.65	115	372.2
DM	g cm ⁻³	90	0.4	0	11.748	0.27	0.48
GC	cm	90	2.2	0.08	34.37	0.74	4.34

AF = Área foliar; AFE = Área foliar específica; CMSF = Contenido de materia seca foliar; DM = Densidad de madera; GC = Grosos de corteza; E.E = Error estándar;

CV = Coeficiente de variación.

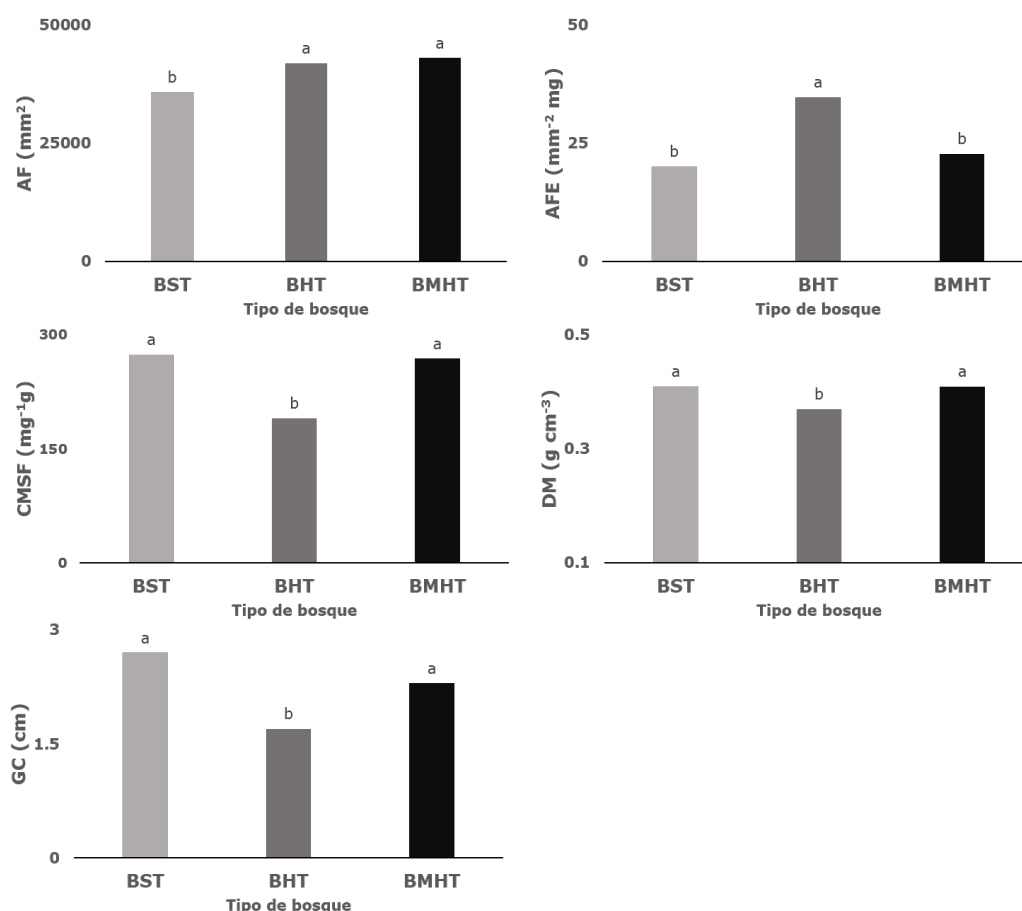
Cuadro 4. Lista de rasgos funcionales analizados, valores medios, y efecto del gradiente para cada estrato.

Rasgo	Unidad	BST	BHT	BMHT	F	P
AF	mm ²	35 869±1 712.5 b	41 936±1 681.1 a	43 059±17 36.7 a	4.95	0.029*
AFE	mm ⁻² mg	20.1 ± 2.8 b	35 ± 2.82 a	23 ± 3.13 b	7.59	0.009**
CMSF	mg ⁻¹ g	274 ±16.87 a	190 ±16.8 b	269 ± 18.6 a	7.63	0.008**
DM	g cm ⁻³	0.41 ±0.1 a	0.4 ± 0.1 b	0.41 ±0.1 a	4	0.05*
GC	cm	2.7 ± 0.14 a	1.7 ± 0.14 b	2.3 ± 0.15 a	13.7	0.001**

AF = Área foliar; AFE = Área foliar específica; CMSF = Contenido de materia seca foliar; DM = Densidad de madera; GC = Grosor de corteza; BST = Bosque seco tropical; BHT = Bosque húmedo tropical; BMHT = Bosque muy húmedo tropical; Valores de medias con letras distintas representan diferencias estadísticamente significativas. El nivel de significancia se expresa en: *P<0.05, **P <0.01.



El BST y el BHT registraron diferencias significativas en todos los rasgos funcionales evaluados ($p \leq 0.05$); lo cual indicó que las poblaciones de ambos ecosistemas se distinguen significativamente entre sí, ya que cada una de ellas expresó en diferente magnitud los cinco rasgos considerados. La población del BST tuvo una menor lámina foliar, menos área específica foliar, mayor contenido de materia seca por foliolo y de densidad específica de madera y un espesor de corteza superior, con respecto a la población del BHT (Figura 2).



Letras distintas representan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Figura 2. Variabilidad intraespecífica de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* L. entre tipos de bosque.

El BST y el BMHT no registraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) con respecto a DM, GC, CMSF, y AFE, pero sí para el caso del AF. Para este atributo, el BHT y el BMHT se distinguieron significativamente del BST, el cual evidenció la lámina foliar más pequeña de los tres (Figura 2).

La variación de AF fue gradual, de acuerdo a las condiciones de humedad del gradiente de precipitación (Figura 2). El valor medio fue superior en el BHT y BMHT, con $41\,936 \pm 1\,681.1 \text{ mm}^2$ y $43\,059 \pm 1\,736.7 \text{ mm}^2$ respectivamente, ecosistemas que presentaban mayor precipitación dentro del área de estudio; mientras que, en el BST el AF fue de $35\,869 \text{ mm}^2$, cuya diferencia fue significativa ($p \leq 0.05$).

La reducción en el tamaño de la lámina foliar, generalmente, se interpreta como una adaptación a la sequía y al alto grado de radiación (Givnish, 1987; Cornelissen *et al.*, 2003). Se ha observado que este rasgo tiene una relación positiva con la precipitación (Hamann, 1979; Mencuccini y Grace, 1995; Yates *et al.*, 2010; Wright *et al.*, 2017). Xu *et al.* (2009), argumentan que la variación en el tamaño de la lámina foliar a lo largo de un gradiente climático puede deberse a las distintas demandas de evapotranspiración.

Resulta poco apropiado interpretar por separado la variación de cada carácter, ya que los órganos de las plantas cumplen con más de una función, como es el caso del grosor de la corteza; la que además de tener funciones protectoras ante factores bióticos y abióticos, también se relaciona con la asignación y distribución de los nutrientes y el agua al interior de la planta; con la respiración y la fotosíntesis a nivel del tallo (Roth, 1981; Pfanz *et al.*, 2002; Paine *et al.*, 2010; Cernusak y Hutley, 2011; Lawes *et al.*, 2011; Poorter *et al.*, 2014; Pausas, 2015; Rosell *et al.*, 2015; Rosell, 2016). La compensación podría ser en toda la planta y no solo en un órgano, en particular. El ajuste de los valores de los rasgos funcionales, posiblemente, es el resultado de la compensación coordinada dentro de cada individuo (Rosell, 2014).



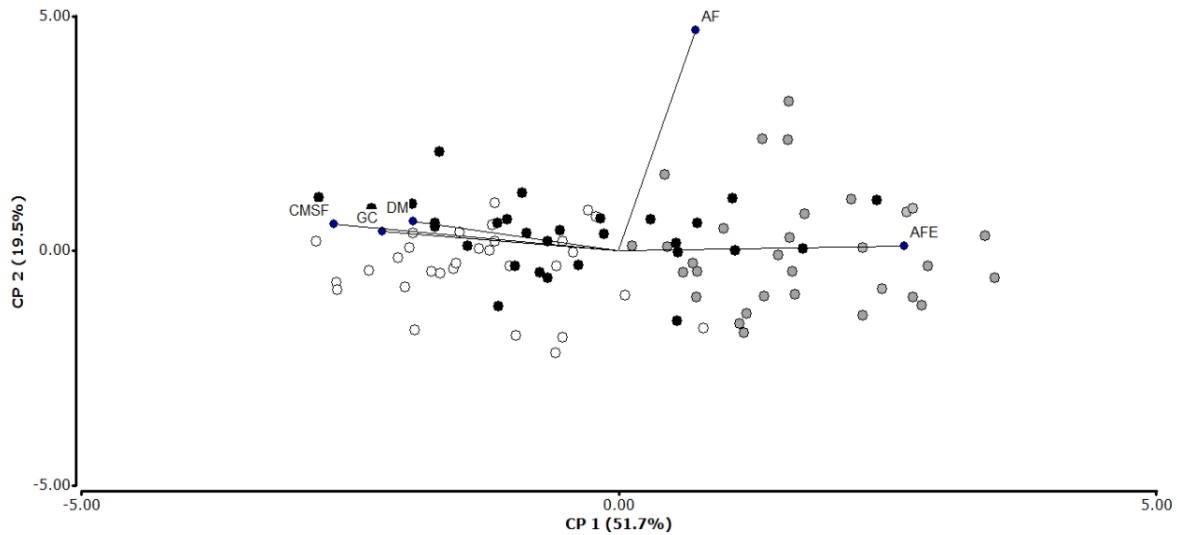
Estrategias funcionales en el uso de recursos

En respuesta a la disponibilidad heterogénea de recursos en el ambiente y para aprovecharlos de manera eficiente, la ecología funcional sugiere que las especies vegetales pueden desplazarse dentro de un espectro de variación funcional a lo largo de ejes específicos de especialización (Wright *et al.*, 2004; Freschet *et al.*, 2010; Freschet *et al.*, 2012; Reich, 2014), y alternar entre estrategias conservativas en ambientes donde las condiciones naturales acentúan la barrera ambiental (especies conservativas) y estrategias adquisitivas, en las que se persigue una rápida adquisición y renovación de recursos (especies adquisitivas). Esa compensación se basa en la inversión de recursos en los distintos órganos y tejidos de la planta, con respecto a su durabilidad y grado de tolerancia a distintos tipos de condiciones ambientales.

Las especies conservativas se caracterizan por invertir en tejidos más densos, duraderos y protectores; mientras que, las adquisitivas optan por tejidos blandos y de rápido crecimiento (Díaz *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Baraloto *et al.*, 2010; de la Riva *et al.*, 2014; Díaz *et al.*, 2016).

El análisis de componentes principales (Figura 3) muestra un eje principal que explica la mayor parte de la variabilidad (51.7 %), en el cual se distribuyen los rasgos funcionales y los individuos a lo largo de este primer eje de especialización de estrategias adquisitivas y conservativas del uso de recursos. Así, en el extremo negativo se ubicaron los individuos asociados con estrategias conservativas (altos contenidos de materia seca foliar, mayor densidad de madera y mayor grosor de corteza); en el lado opuesto, se agruparon los individuos asociados con estrategias más adquisitivas (valores elevados para las áreas específicas de sus hojas).





Círculos blancos = Individuos del BST; Círculos grises = Individuos del BHT; Círculos negros = Individuos del BMHT. (Ver abreviaturas en cuadros 1 y 2).

Figura 3. Análisis de componentes principales para los 5 rasgos funcionales y los 90 individuos *Cedrela odorata* L. considerados en este estudio.

Se aprecia que los árboles del BST y 66 % de la población del BMHT se encuentran en la región conservativa del eje. Con base en los valores de AFE, CMSF, DM y GC se infiere que esta población de *C. odorata* tiene una tasa fotosintética y un crecimiento relativo bajo, ya que invierten sus recursos en tejidos foliares y de tallo más densos y fuertes, lo que les provee de una mayor resistencia a los agentes patógenos, a la herbivoría y a daños físicos por factores abióticos; por tanto, la esperanza de vida de esos individuos es mayor, mientras que en el extremo opuesto se hallan todos los individuos del BHT y el resto de la población del BMHT. De acuerdo con los valores de los rasgos de esta población, se deriva que sus árboles tienen una tasa fotosintética más alta respecto a la población conservativa, por lo que su crecimiento relativo es mayor. Sin embargo, sus tejidos foliares y de tallo son menos resistentes a los factores bióticos y abióticos, por lo que su esperanza de vida es menor.

El AF no tuvo relación con estos rasgos debido a que su varianza está asociada al eje dos (19.5 %) y es independiente de los otros rasgos; probablemente la variación de dicho carácter morfológico está asociada a otro eje de especialización.

Las poblaciones de los extremos del gradiente (BST y BMHT) presentaron similitud en los valores de sus rasgos funcionales, lo que sugiere que la precipitación no es el filtro con el efecto mayor sobre el proceso de ajuste de sus rasgos funcionales. Es probable que exista otro factor o la sinergia de varios que influyen sobre la variación intraespecífica en *C. odorata* en el área de estudio (Bergholz *et al.*, 2017). Lohbeck *et al.* (2013) sugieren que cuando el efecto de la disponibilidad de agua decrece, otros elementos ambientales, como la disponibilidad de luz por competencia inter e intraespecífica adquieren mayor fuerza, por lo que los individuos conducen sus estrategias funcionales a tolerar la baja disponibilidad de luz, debido a la presencia de un dosel más cerrado.

De acuerdo con diferentes escenarios de cambio climático, para el área de estudio, Fung *et al.* (2017) estiman que en el año 2060 el bosque seco de la Península de Nicoya desplazará al bosque húmedo. Este cambio, aparentemente, será rápido ya que el terreno plano característico de la zona favorecerá el proceso. En ese sentido, los resultados del presente trabajo sugieren que las poblaciones de *C. odorata* existentes en la Península de Nicoya tienen el potencial para modular la expresión de sus rasgos funcionales y adecuarse a las nuevas condiciones ambientales que el cambio climático supone para esta zona del planeta. Sin embargo, se desconoce la rapidez con la cual la especie podría ajustar sus caracteres y, por lo tanto, si dichos ajustes permitirían su supervivencia.

Los resultados señalan que las plantas tienen una gran variabilidad entre fenotipos y resaltan la importancia de considerar la variabilidad intraespecífica de atributos cuando se pretende entender las respuestas adaptativas de las especies a las alteraciones ambientales. El estudio de la variación de los rasgos funcionales es necesario para conocer cómo los organismos vivos podrían responder ante los cambios globales (McGill *et al.*, 2006). Tales respuestas dependerán del tipo de carácter y su heredabilidad (Lloyd-Smith *et al.*, 2005).

Conclusiones

El estudio sobre variación de rasgos funcionales de *Cedrela odorata* prueba que existe un grado de divergencia entre fenotipos a lo largo de un gradiente de precipitación en la Península de Nicoya, Costa Rica. Además, se aprecia que el área foliar es mayor generalmente en los individuos pertenecientes a los ecosistemas húmedos.

Se demuestra que, en esta área geográfica, *Cedrela odorata* evidencia sus caracteres morfológicos dentro de un eje de especialización adquisitivo-conservativo para el uso de los recursos. Al respecto, los resultados sugieren que esta especie tiene el potencial de adaptarse a las nuevas condiciones ambientales que se prevén para la zona Nicoya, sin embargo, el cambio climático es un escenario complejo en el que la respuesta de las especies puede estar fuertemente condicionada por la geografía del área de estudio, la escala espacio-temporal considerada, la naturaleza y amplitud del gradiente ambiental muestreado o incluso el genotipo de los individuos. Por lo que se requiere mayor investigación sobre la variabilidad intraespecífica de los rasgos morfológicos para determinar cómo el cambio climático afectará el rendimiento y distribución de los taxones.

Agradecimientos

Se agradece a la cátedra de Bosques y Cambio Climático del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), al Centro Agrícola Cantonal de Hojanca (CACH) y al Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica (Minae) Oficina regional Hojanca por su apoyo logístico y material, a Higinio Juárez y Angelica Osorio por su importante colaboración en la fase de campo, al Ing. Oscar Cantú por la elaboración de los mapas y por último al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico mediante una beca de excelencia.



Conflicto de intereses

Los autores de esta obra declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Luis Alan Galindo Segura: planeación y ejecución del proyecto, revisión y corrección del manuscrito; Bryan Finegan, Diego Delgado-Rodríguez y Francisco Mesén Sequeira: asesoría en la elaboración y ejecución del proyecto, redacción y corrección del manuscrito.

Referencias

Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, R. Douzet, S. Aubert and S. Lavorel. 2010a. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24(6): 1192-1201.

Doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x.

Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone and S. Lavorel. 2010b. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98(3): 604-613. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x.

Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13(3): 217-225.

Doi:10.1016/j.ppees.2011.04.003.

Álvarez-Clare, S. and K. Kitajima. 2007. Physical defense traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology* 216: 1044-1054.

Doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01320.x.

Arnell, N. W. 1999. Climate change and global water resources. *Global environmental change* 9: S31-S49. Doi: 10.1016/s0959-3780(99)00017-5.

- Arnell, N. W. 2003. Effects of IPCC SRES* emissions scenarios on river runoff: a global perspective. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 7(5): 619-641. Doi:10.5194/hess-7-619-2003.
- Baraloto, C., C. E. T. Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A.-M. Domenach, B. Hérault, S. Patiño, J.-C. Roggy and J. C. Chave. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13(11):1338-1347. Doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01517.x.
- Bergholz, K., F. May, M. Ristow, I. Giladi, Y. Ziv and F. Jeltsch. 2017. Two Mediterranean annuals feature high within-population trait variability and respond differently to a precipitation gradient. *Basic and Applied Ecology* 25: 48-58. Doi:10.1016/j.baae.2017.11.001.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey and M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161(1): 1-28. Doi:10.1086/343878.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26(4): 183-192. Doi:10.1016/j.tree.2011.01.009.
- Cavers, S., C. Navarro and A. Lowe. 2003. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units in *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in Costa Rica. *Conservation Genetics* 45: 571-580. Doi: 10.1023/A:1025692321860.
- Cernusak, L. A. and L. B. Hutley. 2011. Stable isotopes reveal the contribution of cortical photosynthesis to growth in branches of *Eucalyptus miniata*. *Plant physiology* 155(1): 515-523. Doi: 10.1104/pp.110.163337.

- Chao, K.-J., O. L. Phillips, E. Gloor, A. Monteagudo, A. Torres-Lezama y R. Vásquez M. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96(2): 281-292. Doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson and A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4): 351-366. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- Cianciaruso, M. V., M. A. Batalha, K. J. Gaston and O. L. Petchey. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90(1): 81-89. Doi: 10.1890/07-1864.1.
- Cornelissen J., H. C. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118(2): 248-255. Doi: 10.1007/s004420050725.
- Cornelissen, J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. Reich, H. Ter Steege, H. Morgan and M. Van Der Heijden. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 514: 335-380. Doi: 10.1071/BT02124.
- Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 791: 109-126. Doi: 10.1890/07-1134.1.
- Curran, T. J., L. N. Gersbach, W. Edwards and A. K. Krockenberger. 2008. Wood density predicts plant damage and vegetative recovery rates caused by cyclone disturbance in tropical rainforest tree species of North Queensland, Australia. *Austral Ecology* 33(4): 442-450. Doi: 10.1111/j.1442-9993.2008.01899.x.

de la Riva, E. G., I. M. Pérez-Ramos, C. M. Navarro-Fernández, M. Olmo T. Marañón y R. Villar. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. Revista Ecosistemas 23(2): 82-89. Doi:10.7818/ECOS.2014.23-2.11.

Des Roches, S., D. M. Post, N. E. Turley, J. K. Bailey, A. P. Hendry, M. T. Kinnison, J. A. Schweitzer and E. P. Palkovacs. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. Nature Ecology & Evolution 2(1): 57-64. Doi: 10.1038/s41559-017-0402-5.

Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C. W. Robledo. 2018. InfoStat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar> (17 de octubre de 2017).

Díaz, S., M. Cabido and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science 91:113-122. Doi:10.2307/3237229.

Díaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghanm, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, A., G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. Journal of Vegetation Science 15(3):295-304. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x.



Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, b. Reu, M. Kleyer, C. Wirth, I. Colin P., E. Garnier, G. Bönisch, M. Westoby, H. Poorter, P. B. Reich, A. T. Moles, J. Dickie, A. N. Gillison, A. E. Zanne, J. Chave, S. J. Wright, S. N. Sheremet'ev, H. Jactel, C. Baraloto, B. Cerabolini, S. Pierce, B. Shipley, D. Kirkup, F. Casanoves, J. S. Joswig, A. Günther, V. Falczuk, N. Rüger, M. D. Mahecha and L. D. Gorné. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529(7585): 167-171. Doi: 10.1038/nature16489.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in ecology & evolution* 11(3): 119-12. Doi:10.1016/0169-5347(96)81090-1.

Freschet, G. T., J. H. Cornelissen, R. S. Van Logtestijn and R. Aerts. 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98(2): 362-373. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x.

Freschet, G. T., R. Aerts and J. H. C. Cornelissen. 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology* 26(1): 56-65. Doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x.

Fung, E., P. Imbach, L. Corrales, S. Vilchez, N. Zamora, F. Argotty, L. Hannah and Z. Ramos. 2017. Mapping conservation priorities and connectivity pathways under climate change for tropical ecosystems. *Climatic Change* 141(1):77-92. Doi:10.1007/s10584-016-1789-8.

Garzón, M. B., R. Alía, T. M. Robson y M. A. Zavala. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20(5):766-7. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x.

Geber, M. A. and L. R. Griffen. 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3): 21-42. Doi: 10.1086/368233.

- Gillies, A. C. M., J. P. Cornelius, A. C. Newton, C. Navarro, M. Hernández and J. Wilson. 1997. Genetic variation in Costa Rican populations of the tropical timber species *Cedrela odorata* L., assessed using RAPDs. *Molecular Ecology* 6(12): 1133-1145. Doi:10.1046/j.1365-294X.1997.00287.x.
- Givnish, T. J. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New phytologist* 106: 131-160. Doi:10.1111/j.1469-8137.1987.tb04687.x.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis and K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126(4):457-461. Doi: 10.1007/s00442010.
- Hamann, O. 1979. On Climatic Conditions, Vegetation Types, and Leaf Size in the Galápagos Islands. *Biotropica* 11(2):101-122. Doi:10.2307/2387785.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Life zone ecology. Tropical Science Center. The University of Texas. Austin, TX, USA. 207 p.
- Imbach, P., L. Molina, B. Locatelli y L. Corrales. 2010. Vulnerabilidad de los servicios ecosistémicos hidrológicos al cambio climático en Mesoamérica. Adaptación al cambio climático y servicios ecosistémicos en América Latina. CATIE. Turrialba, Costa Rica. pp. 32-43.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. *In*: Parry, M. L., O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden and C. E. Hanson (eds.). Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 976 p.
- Joshi, J., B. Schmid, M.C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. Good, R. Harris, A. Hector, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, A. Minns, C. P. H. Mulder, J. S. Pereira, A. Prinz, M. Scherer-Lorenzen, A.-S.D. Siamantziouras, A.C. Terry, A. Y. Troumbis and

- J. H. Lawton. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 46:536-544. Doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00262.x.
- Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann and S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98(5):1134-1140. Doi:10.1111/j.1365-2745.2010.001687.x.
- Jung, V., C. H. Albert, C. Violle, G. Kunstler, G. Loucougaray and T. Spiegelberger. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* 102(1):45-53. Doi:10.1111/1365-2745.12177.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3(2):157-164. Doi: 10.2307/3235676.
- King, D. A., S. T. Davies, S. Tan and M. D. Noor. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94:670-680. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x.
- Lavorel, S. and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5):545-556. Doi: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.
- Lawes, M. J., A. Richards, J. Dathe and J. J. Midgley. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology* 212(12):2057-2069. Doi: 10.1007/s11258-011-9954-7.
- Lloyd-Smith, J. O., S. J. Schreiber, P. E. Kopp and W. M. Getz. 2005. Superspreading and the effect of individual variation on disease emergence. *Nature* 438:355-359. Doi: 10.1038/nature04153.

- Locatelli, B. y P. Imbach. 2010. Migración de ecosistemas bajo escenarios de cambio climático: el rol de los corredores biológicos en Costa Rica. Adaptación al cambio climático y servicios ecosistémicos en América Latina. CATIE. Turrialba, Costa Rica. pp. 44-53.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, A. Tauro and F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94(6): 1211-1216. Doi: 10.1890/12-1850.1.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107(2): 433-438. Doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x.
- Masuelli, R. W. y C. F. Marfil. 2011. Variabilidad epigenética en plantas y evolución. *BAG. Journal of Basic and Applied Genetics* 22(1):1-8.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21(4):178-185. Doi:10.1016/j.tree.2006.02.002.
- Mediavilla, S., A. Escudero and H. Heilmeyer. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21(4):251-259. Doi: 10.1093/treephys/21.4.251.
- Mencuccini, M. and J. Grace. 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* 15(1):1-10. Doi: 10.1093/treephys/15.1.1.
- Moran, E. V., F. Hartig and D. M. Bell. 2016. Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* 22(1): 137-150. Doi: 10.1111/gcb.13000.

Navarro, C., S. Ward and M. Hernández. 2002. The tree *Cedrela odorata* (Meliaceae): a morphologically subdivided species in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 50(1): 21-29.

Nicotra, A. B., O. K. Atkin, S. P. Bonser, A. M. Davidson, E. J. Finnegan, U. Mathesius and M. van Kleunen. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science* 15(12): 684-692. Doi: 10.1016/j.tplants.2010.09.008.

Paine, C. T., C. Baraloto, J. Chave and B. Hérault. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120(5): 720-727. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19110.x.

Pausas, J. G. 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29(3): 315-327. Doi: 10.1111/1365-2435.12372.

Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México. 3ª ed. México, D.F., México. 523 p.

Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234. Doi: 10.1071/BT1225_CO.



- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino and J. H. C. Cornelissen. 2016. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 64(8): 715-716. Doi: 10.1071/BT12225_CO.
- Petruzzellis, F., C. Palandrani, T. Savi, R. Alberti, A. Nardini and G. Bacaro. 2017. Sampling intraspecific variability in leaf functional traits: Practical suggestions to maximize collected information. *Ecology and evolution* 7(24): 11236-11245. Doi:10.1002/ece3.3617.
- Pfanz, H., G. Aschan, R. Langenfeld-Heyser, C. Wittmann and M. Loose. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* 89(4): 147-162. Doi: 10.1007/s00114-002-0309-z.
- Poorter, H. and R. de Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *The New Phytologist* 143(1):163-176. Doi: 10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x.
- Poorter, H. and E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of functional plant ecology* 20: 81-120. Doi: 10.1201/9781420007626.ch3.
- Poorter, L. and F. Bongers. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87(7):1733-1743. Doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2.

Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. Licona, M. Martinez-Ramos and S. Mazer. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89(7):1908-1920. Doi: 10.1890/07-0207.1.

Poorter, L., A. McNeil, V.-H. Hurtado, H. H. Prins and F. E. Putz. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry-and moist forest trees. *Functional Ecology* 28(1):232-242. Doi: 10.1111/1365-2435.12158.

Reich, P. B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102(2): 275-301. Doi: 10.1111/1365-2745.12211.

Richards, C. L., O. Bosssdorf and M. Pigliucci. 2010. What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution? *BioScience* 60(3):232-237. Doi: 10.1525/bio.2010.60.3.9.

Rojas-Rodríguez, F. y G. Torres-Córdoba. 2013. Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción Cedro amargo (*Cedrela odorata* L.). *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 11(26):25-27. Doi: 10.18845/rdmk.v11i26.1593.

Rosell, J. A., S. Gleason, R. Méndez-Alonzo, Y. Chang and M. Westoby. 2014. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist* 201(2):486-497. Doi: 10.1111/nph.12541.

Rosell, J. A., M. Castorena, C. A. Laws and M. Westoby. 2015. Bark ecology of twigs vs. main stems: functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia* 178(4): 1033-1043. Doi: 10.1007/s00442-015-3307-5.

Rosell, J. A. 2016. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytologist* 211:90-102. Doi: 10.1111/nph.13889.

- Roth, I. 1981. Structural patterns of tropical barks. Encyclopedia of Plant Anatomy Vol. IX, Part 3. Schweizerbart publishers. Stuttgart, Germany. 609 p.
- Sala, O. E., F. S. Chapin III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. LeRoy P., M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker and D. H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287(5459):1770-1774. Doi:10.1126/science.287.5459.1770.
- Salgado N., B. (ed.). 2016. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 p.
- Sterck, F. J., L. Poorter and F. Schieving. 2006. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. The American Naturalist 167(5):758-765. Doi: 10.1086/503056.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional. Oikos 116(5):882-892. Doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology Evolution 27(4):244-252. Doi: 10.1016/j.tree.2011.11.014.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk and I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual review of ecology and systematics 33(1): 125-159. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.

Wellstein, C., S. Chelli, G. Campetella, S. Bartha, M. Galiè, F. Spada and R. Canullo. R. 2013. Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and Conservation* 22(10): 2353-2374. Doi: 10.1007/s10531-013-0484-6.

Williams, L. J. and H. Abdi. 2010. Fisher's least significant difference (LSD) test. *Encyclopedia of research design* 218: 840-853.

Williamson, G. B. and M. C. Wiemann. 2010. Measuring wood specific gravity... Correctly. *American Journal of Botany* 97(3):519-524. Doi: 10.3732/ajb.0900243.

Wright, I. J. and K. Cannon. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15(3): 351-359. Doi:10.1046/j.1365-2435.2001.00522.x.

Wright, I. J. and M. Westoby. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist* 155(3): 403-416. Doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00479.x.

Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Guillas, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Nvas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklass and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827. Doi: 10.1038/nature02403.

Wright, I. J., N. Dong, V. Maire, I. C. Prentice, M. Westoby, S. Díaz, R. V. Gallagher, B. F. Jacobs, R. Kooyman, E. A. Law, M. R. Leishman, Ü. Niinemets, P. B. Reich, L. Sack, R. Villar, H. Wang and P. Wilf. 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357(6354):917-921. Doi: 10.1126/science.aal4760.

Xu, F., W. Guo, W. Xu, Y. Wei and R. Wang. 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science* 19(12):1789-1798. Doi: 10.1016/j.pnsc.2009.10.001.

Yates, M. J., G. Anthony Verboom, A. G. Rebelo and M. D. Cramer. 2010. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology* 24(3):485-492. Doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01678.x.

Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12(7):266-269. Doi:10.1016/S0169-5347(97)01096-3.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0* [Atribución-No Comercial \(CC BY-NC 4.0 Internacional\)](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/), que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.